



Thèse présentée pour obtenir le grade de
Docteur de l'Université Louis Pasteur
Strasbourg I

Discipline : Sciences de la Vie
Par Claude STOLL

HISTOIRE DES IDEES SUR L'EVOLUTION DE L'HOMME

Tome II

Soutenue publiquement le 24.10.2008

Membres du Jury

Directeur de Thèse : M. Jean-Marie VETTER, Professeur, ULP
Co-Directeur de Thèse : M. Jean-Claude GALL, Professeur, ULP
Rapporteur Interne : M. Jean-Jacques ROEDER, DR, CNRS
Rapporteur Externe : Mme Brigitte SENUT, Professeur, MNHN
Rapporteur Externe : M. Josué FEINGOLD, DR INSERM, U.155

ANNEXE 1 : LINNÉ

A cette époque, un changement radical s'était manifesté dans l'interprétation de l'harmonie de la nature. Les théologiens naturels avaient repris un thème déjà en vogue chez certains philosophes grecs, selon lequel il y aurait une merveilleuse harmonie entre les animaux, les plantes et leur environnement. Tout était ordonné, de telle sorte que tout était en équilibre avec tout. Si une espèce se répandait par trop, quelque chose se passait pour la ramener à son effectif antérieur. La notion d'interdépendance des diverses formes de vie était la preuve de la sagesse et de la bonté du Créateur (Derham, 1713). Bien entendu, les prédateurs détruisent les espèces qui leur servent de proies. Mais ces prédateurs, une fois créés, doivent vivre. Les proies ont été providentiellement façonnées afin de produire un surplus reproductif, et ainsi de la subsistance pour les prédateurs. L'apparente lutte pour l'existence n'est qu'un phénomène superficiel; nulle part, elle ne perturbe l'harmonie de la nature, si grande que les espèces ne peuvent ni changer ni s'éteindre. Elles n'ont pas besoin non plus de s'améliorer, parce qu'il n'y a pas de degré plus élevé de perfection.

Le concept, et le terme même de "lutte pour l'existence", est tout à fait ancien. Les XVII^e et XVIII^e siècles y font fréquemment allusion, selon Zirckle (1941). Cependant, cette lutte était considérée par Linné (Hofsten, 1958), Kant, Herder, Cuvier et beaucoup d'autres, comme une affaire relativement bénigne, permettant les corrections nécessaires à l'équilibre de la nature. A mesure que les connaissances progressèrent, une interprétation opposée gagna du terrain : on parla de la férocité de la lutte pour l'existence. Cette nouvelle vision est esquissée dans quelques écrits de Buffon, et dans des déclarations de Linné; elle est exprimée chez l'historien allemand Herder, et elle fut soulignée par de Candolle, à qui Lyell la reprit. Dans les écrits de Lyell — et non pas chez Malthus —, Darwin rencontra pour la première fois le concept de lutte pour l'existence.

Comme nous l'avons vu, du Moyen Age au XIX^e siècle, la pensée occidentale fut dominée par l'essentialisme. L'accent était mis sur l'espèce, et il n'est pas étonnant que le problème de l'espèce suscite les premières réflexions au sujet de l'hérédité — celles de Linné, de Kölreuter, de Unger et de Mendel.

Linné ne se demanda jamais quelle importance biologique avait la variation. « Les variétés sont des plantes changées par quelque cause accidentelle. » (Phil. Bot., 1751: para. 158)

Dans sa *Philosophia Botanica* (para. 158), Linné caractérisa la variété de cette façon : « Il y a autant de variétés qu'il y a de plantes différentes produites par les graines d'une espèce. Une variété est une plante changée par une cause accidentelle : le climat, le sol, la température, les vents, etc. Une variété revient donc à sa condition originelle lorsque l'on change le sol. » Par cette définition, il donne à la variété le statut de ce que nous appellerions aujourd'hui une modification non-génétique du phénotype. Dans sa discussion des variétés dans le règne animal (para. 259), Linné indique qu'il inclut sous le terme de "variété" non seulement les variations climatiques non génétiques, mais aussi les races d'animaux domestiques et les variants génétiques intra-populationnels. Lorsqu'on parcourt attentivement ses écrits, on découvre que sous le nom "variété", Linné inclut au moins quatre sortes de phénomènes : 1) les modifications non-génétiques dues aux différences d'alimentation, de climats, de contextes agricoles, et à d'autres effets de l'environnement sur le phénotype; 2) les races d'animaux domestiques ou de plantes cultivées; 3) les variations génétiques à l'intérieur des populations; 4) les races géographiques, telles que les races humaines.

Le temps passant, on s'aperçut de l'hétérogénéité des phénomènes que l'on avait regroupés sous le terme de "variété" et de nouveaux termes furent proposés pour les différentes sortes de variétés. Cependant, la terminologie complexe qui en résulta (voir Plate, 1914 :124-143) n'élimina pas le problème, puisqu'elle n'avait pas éliminé la confusion conceptuelle. La plupart des auteurs furent incapables de distinguer 1) variation génétique et non-génétique; 2) variation continue et discontinue; 3) variation géographique et individuelle. Par conséquent, lorsque différents auteurs discutaient des "variétés", ils se référaient souvent à des phénomènes différents. Cette situation fut aggravée par le fait qu'à partir de Linné, deux traditions se développèrent, qui divisèrent les botanistes et les zoologistes. Lorsque ces derniers parlaient de variétés, ils désignaient généralement les races géographiques, tandis que les botanistes visaient des variétés cultivées ou des variants intra-populationnels. Cependant, l'institution de ces deux traditions représenta le premier signe d'une tentative pour distinguer les différentes variations.

On décrit souvent Linné comme un professeur pédant, qui ne s'intéressait à rien d'autre qu'à la classification artificielle. Il est vrai qu'il fit preuve d'une application obsessionnelle à classer tout ce qui, sous le soleil, arborait quelque variation. D'un autre côté, il surprend souvent qui s'aventure à lire ses essais, par des réflexions hétérodoxes sur toutes sortes de sujets d'histoire naturelle. Comme c'est le cas pour les auteurs riches d'idées, il avança souvent simultanément, ou au moins consécutivement, des points de vue contradictoires. Son changement de conception, en ce qui concerne la nature des espèces, illustre bien ce fait. Dans ses premiers travaux, la notion fondamentale était l'invariance de l'espèce. Sa devise, *Tot sunt species* (1735), est le plus connu de ses dogmes. Cependant, durant la dernière partie de sa vie, il émit l'idée que les espèces naturelles s'hybrident librement entre elles. Dans l'une de ses thèses (Haartman, 1764; Amoën. Acad., 3 : 28-62), pas moins d'une centaine d'espèces, supposées hybrides, sont énumérées, dont 59 décrites en détail. Dans un essai (1760) traitant de la nature du sexe chez les plantes, composé pour l'Académie des Sciences de Saint-Pétersbourg, Linné décrit deux hybrides qu'il dit avoir produit artificiellement par pollinisation croisée réalisée manuellement. L'un était un salsifis hybride (*Tragopogon pratensis* x *T. porrifolius*), l'autre une véronique hybride (*Veronica maritima* x *Verbena officinalis*).

Il n'est pas très important de savoir si oui ou non les plantes que Linné avait produites étaient issues du croisement entre les espèces parentales mentionnées ci-dessus (ce qui est assez douteux). Mais ce que Linné affirmait à ce moment-là était remarquable : une nouvelle espèce invariante — c'est-à-dire une essence entièrement nouvelle — pouvait être obtenue par hybridation de deux espèces. Cette position était en contradiction avec ses idées antérieures et celles d'autres essentialistes. L'hybride, à moins qu'il n'ait eu les deux essences à la fois, devait avoir une essence intermédiaire, et s'il s'hybridait de nouveau avec l'un des parents, ou avec une autre espèce, il devait conduire à une gradation continue d'essences, ce qui était incompatible avec les discontinuités nettes entre espèces rencontrées dans la nature. Néanmoins, Linné était tellement convaincu d'avoir produit de nouvelles essences, qu'il donna de nouveaux noms d'espèce à ses deux hybrides dans son fameux traité *Species Plantarum* (1753).

Linné envoya quelques graines de son salsifis hybride à Saint-Pétersbourg, où elles furent mises en culture par le botaniste allemand Kölreuter qui s'occupait aussi de croisements entre espèces de plantes. Les salsifis cultivés par Kölreuter en 1761, probablement des générations F2, manifestèrent une variation considérable, ce qui réfutait totalement l'affirmation de Linné selon laquelle il avait produit de nouvelles espèces invariantes.

On a régulièrement trouvé, chez les plantes cultivées, des variants aberrants; en fait, la plupart d'entre eux ont été à l'origine de beaucoup des variétés d'horticulture les plus connues

(en particulier lorsque les variations affectaient la forme ou la couleur des fleurs). De même, on a toujours observé des variants aberrants chez les animaux domestiques, comme des vaches sans cornes ou des moutons aux pattes très courtes (cette souche, dite "Ancon", a joui à une époque d'une grande popularité, parce que ces moutons ne pouvaient sauter par-dessus les clôtures). Dans tous ces cas, les éleveurs avaient pu obtenir des souches pures grâce au croisement en retour avec les parents, et à des croisements consanguins ultérieurs. Ils avaient alors observé ce que nous appellerions aujourd'hui une hérédité mendélienne stricte. Il n'y avait pas de "mélange", pas de retour graduel au type parental, contrairement à ce qu'avait trouvé Kölreuter avec les hybrides entre espèces. Curieusement, ce fait resta ignoré de Jenkin et de Darwin, dans leur fameuse controverse sur l'hérédité par mélange.

Linné n'était pas évolutionniste. Cependant Zimmermann (1953 :195-210) souligne à juste titre que Linné connaissait très bien de nombreux faits utilisés ensuite par Darwin comme preuves de l'évolution. Comme l'apparition d'une mutation frappante (celle de *Peloria*), qui restait constante dans les générations suivantes et cependant pouvait être croisée avec l'espèce parentale (*Linaria*). Il connaissait la riche faune fossile trouvée dans certaines régions de son pays, mais il était incapable de lui trouver une interprétation évolutionniste. Sachant pertinemment à quel point les flores et les faunes différaient d'un continent à l'autre, Linné ne put pourtant atteindre les conclusions de Darwin, parce qu'il restait attaché à l'interprétation littérale de la Bible, selon laquelle Adam et Ève avaient nommé toutes les créatures et l'arche de Noé avait déposé tous ses passagers en un seul lieu. Cependant, il admit que les flores locales d'Amérique du Nord, d'Afrique, et d'autres parties du monde, contenaient tant d'espèces similaires «que leur apparition originelle à partir d'une seule espèce paraît possible» (in ses *Fundamentum Fructificationis*, 1762; in *Amœnitates Academicae*, 6: 279-304). La manière dont Linné avait traité la systématique de l'homme et des grands singes se prêtait facilement à une interprétation évolutionniste. Finalement, on trouve, disséminés dans ses écrits, des signes qu'il en était venu à accepter l'idée que le monde pouvait être très âgé (Nathorst, 1908).

ANNEXE 2.1 : DARWIN SELON LE MUSEUM OF NATURAL HISTORY OF NEW-YORK. (<http://www.amnh.org/exhibitions/darwin/>)

Ce brillant observateur de la nature garde ses idées les plus originales et les plus révolutionnistes sous le manteau pendant des décennies. Aujourd'hui, 200 ans après sa naissance, tout le monde connaît son nom. Pourquoi ? Car Darwin perçut que des fossiles de paresseux aux oiseaux moqueurs, des primevères aux enfants, nous sommes tous apparentés. Toutes les choses vivantes ont un ancêtre commun et la grande diversité de la vie sur Terre résulte de processus actifs au cours de millions d'années et encore en action aujourd'hui. Pour expliquer cela, Darwin propose la théorie de l'évolution par sélection naturelle. Cette proposition transforme notre compréhension du monde vivant tout autant que les idées de Galilée et de Newton révolutionnèrent notre compréhension de l'univers physique.

La théorie de l'évolution par sélection naturelle nous permet de comprendre les collections de fossiles terrestres et la riche biodiversité. Simple aujourd'hui, controversée, mal comprise et mal utilisée pour des buts sociaux après sa formulation, cette théorie demeure le concept central de la biologie.

LE MONDE AVANT DARWIN

Le monde, avant Darwin, était figé. Les espèces n'étaient pas reliées en un seul arbre familial. Elles n'étaient pas apparentées, elles ne changeaient pas depuis le moment de leur création. On pensait que la Terre elle-même était si jeune – peut-être à peine 6000 ans – que les espèces n'auraient pas eu le temps de changer. Le monde était perçu comme stable et sans changement. Il y avait un ordre naturel pour les choses.

La nature des espèces :

Vers 1800, les naturalistes européens avaient un grand nombre de connaissances sur les plantes et les animaux. Ils récoltaient des spécimens, les étudiaient soigneusement et même classaient les espèces similaires en groupes. Mais seulement un nombre restreint de penseurs, comprenant Jean-Baptiste Lamarck et Erasmus Darwin, le grand-père de Charles Darwin, soupçonnaient que les espèces ont évolué.

Pourquoi pas plus de personnes ne saisirent que les similitudes des structures squelettiques – si clairement visibles – étaient un argument pour penser que les espèces sont apparentées ? En partie car personne ne pouvait expliquer avec conviction comment l'évolution fonctionne, comment des caractères distinctifs, comme le long nez des fourmiliers, sont apparus au cours du temps. Comment de nouvelles espèces pouvaient-elles apparaître ? Peu de naturalistes se posaient ces questions. La plupart d'entre eux se contentaient de la pensée dominante que chaque espèce était le résultat d'une action créatrice spéciale d'un Créateur.

L'évolution avant Darwin

Les premiers évolutionnistes comme Lamarck avaient des difficultés à expliquer comment apparaissent de nouvelles espèces. Lamarck avait réalisé que de nombreux animaux semblaient avoir acquis des adaptations utiles, le grand cou de la girafe, par exemple, était parfait pour se nourrir de plantes situées en hauteur. Mais comment la girafe a-t-elle obtenu son long cou ? Lamarck pensait que cela était dû aux efforts constants pour atteindre la nourriture. L'usage constant d'une partie du corps le rend plus grand et plus fort, pensait Lamarck. Mais, il y avait un problème crucial. Était-il possible que des changements produits pendant la durée de vie d'un animal soient transmis à ses descendants ? Lamarck pensait que

de tels caractères peuvent être hérités, mais peu de gens étaient de son avis. Un mécanisme concluant pour expliquer l'évolution devait être découvert.

NON SEULEMENT UN AUTRE ANIMAL

Avant Darwin, les humains n'étaient pas considérés comme faisant partie du monde naturel. Malgré d'indéniables similarités entre les hommes et les autres primates, tels l'orang-outan ou le chimpanzé, seulement quelques rares naturalistes classaient les humains également comme des animaux.

Pendant le 18^{ème} siècle et le début du 19^{ème} siècle, peu de personnes remettaient en question l'histoire biblique de la création. La vision prédominante était que les humains avaient été créés pour être au-dessus des animaux. Les naturalistes pouvaient percevoir qu'un chimpanzé pouvait avoir un peu l'apparence d'un humain, mais l'idée que nous pouvions, d'une certaine manière, être apparentés aux singes, était impensable.

Quel est l'âge de la Terre ?

Avant 1800, en rapport avec l'interprétation de la Bible, la plupart des personnes pensaient que la Terre n'avait que 6000 ans et qu'elle n'était pas assez vieille pour avoir pu évoluer.

Aujourd'hui, grâce à des datations radiométriques, nous savons que la Terre est âgée de 4,5 milliards d'années. Si les naturalistes des 18^{ème} et 19^{ème} siècles avaient su cela, les premières idées sur l'évolution auraient pu être prises plus au sérieux.

DARWIN, JEUNE NATURALISTE

Darwin est né en 1809 d'une famille aisée de l'Angleterre rurale. Il passa des heures à observer les oiseaux et, couché sous la table de la salle à manger, à lire. Enfant, il collectionne les crustacés, les scarabées, les phalènes et les minéraux. Il était un écolier moyen et l'école l'ennuyait. Il n'aimait pas étudier le latin et mémoriser des vers, car chaque vers était oublié en 48 heures. Mais il n'était jamais fatigué d'étudier les détails du monde naturel.

Adolescent, Darwin était intéressé par la chimie, la biologie, la botanique et la géologie. Par devoir, il envisageait les carrières que son père avait choisies pour lui : docteur et ensuite homme d'Eglise. Etudiant, à l'Université de Cambridge, Darwin était repéré par un cercle élitiste d'enseignants qui reconnurent ses potentialités. Finalement, son vrai talent pour l'histoire naturelle émergea.

La famille Wedgwood

La mère de Darwin, Susannah, était la fille de Josiah Wedgwood, le fondateur de la poterie Wedgwood célèbre dans le monde entier et qui était un exemple de la révolution industrielle britannique naissante.

Les parents de Darwin, bien que non aristocrates, étaient issus de familles représentant la classe émergente d'entrepreneurs progressistes et technologistes. Les familles étaient unies par l'amitié, les affaires et de nombreux mariages : le père de Charles, sa sœur et lui-même épousèrent des Wedgwood.

La famille Darwin

Le grand-père de Charles, Erasmus, a rendu la famille célèbre, bien avant la naissance de Charles. Il était l'une des sommités médicales anglaises. Le roi Georges III lui demanda d'être son médecin personnel. Il était également un poète populaire et un philosophe naturel. Il émit une théorie de l'évolution des décennies avant Charles. Son fils Robert, le père de Charles, était également médecin.

Chasse, chiens et capture de rats ?

Charles était le 5^{ème} de 6 enfants. La mère de Darwin meurt lorsqu'il avait 8 ans. Darwin fut alors envoyé dans une école locale à Shrewsbury. Il haïssait le curriculum de cette école basé sur la mémorisation du latin et du grec. Son père l'envoya alors à l'Université d'Edimbourg en Ecosse, pour étudier la médecine comme son père et son grand-père. Le jeune Charles n'était pas intéressé par la médecine. Son père, qui lui reprochait de n'être intéressé que par la chasse, les chiens et la capture de rats, l'envoya alors à l'Université de Cambridge pour préparer une carrière d'homme d'Eglise. Charles n'y vit pas d'objection. Toutefois, il était si passionné de botanique qu'il suivit trois fois le cours de botanique.

Une passion de toute une vie.

Pour lui, une passion scientifique était au-dessus de tout : la collection de papillons. Il fut encouragé par un professeur libre-penseur et évolutionniste précoce, admirateur des écrits sur l'évolution de Lamarck et d'Erasmus Darwin. Grant était intéressé par la vie primitive de la mer comme les éponges et les bryozoaires car il croyait que toutes les plantes et tous les animaux ont un ancêtre commun marin. Darwin s'intéressa également à cette idée et, en 1827, il fit une présentation sur un bryzoaire appelé « Flustra » à un groupe d'étudiants.

Un monde de changement

Lorsque Darwin était étudiant dans les années 1820, aucune science n'exerçait une plus grande emprise sur l'imagination populaire que la géologie. A cette époque, les géologues avaient démontré que la Terre n'est pas statique ou fixée, mais qu'elle avait subi des changements au cours du temps et qu'elle était, en fait, toujours en changement. Cette idée eut une grande influence sur la pensée de Darwin, ce qui l'aidera plus tard à façonner ses idées sur les changements que les plantes et les animaux ont également subi au cours de millions d'années.

A Cambridge, l'intérêt de Darwin pour l'histoire naturelle se développa en quelque chose bien plus qu'en passe-temps. Un cercle d'éminents professeurs servit comme mentor et modèle à Darwin qui devint le protégé du Révérend J.S. Henslow, un botaniste brillant et charismatique. Darwin dira que sa rencontre avec Henslow a été l'événement qui a influencé, plus que tout autre, sa carrière.

Henslow introduisit Darwin à Adam Sedgwick, l'un des plus éminents géologues britanniques. Le Révérend Sedgwick emmena Darwin dans des expéditions géologiques à travers le Pays de Galles.

L'homme qui marche avec Henslow

Darwin et Henslow devinrent si proches que Darwin était connu comme l'homme qui marche avec Henslow. Ce dernier façonna profondément la pensée de Darwin sur la nature des espèces.

Darwin obtint son diplôme en Janvier 1831, finissant 10^{ème} sur 178. Il resta à Cambridge deux semestres de plus pendant lesquels il fut obsédé par le désir de voyager et il commença à envisager un voyage aux Iles Canaries.

UN VOYAGE AUTOUR DU MONDE.

En 1831, Darwin reçut une invitation stupéfiante, celle de venir se joindre au Beagle comme naturaliste, pour un voyage autour du monde. Pendant 5 ans, le Beagle inspecte la côte de l'Amérique du Sud, laissant la liberté à Darwin d'explorer le continent et les îles, y compris les Galápagos. Darwin remplit des dizaines de cahiers d'observation avec une observation soigneuse des animaux, des plantes et de la géologie. Il rassemble des milliers de spécimens qu'il renvoya en Angleterre pour des études ultérieures.

Plus tard, Darwin appela le voyage sur le Beagle comme l'évènement le plus important de sa vie disant qu'il déterminait toute sa carrière. Quand il embarque, le jeune Darwin âgé de 22 ans était un jeune diplômé de l'Université, envisageant encore une carrière de clergyman. A son retour, il était un naturaliste expérimenté, bien connu à Londres par les étonnantes collections qu'il y avait envoyées. Il était également passé d'un observateur prometteur à un théoricien. Le voyage du Beagle lui procure les semences d'une théorie sur laquelle il travaille pour le reste de sa vie.

Un tout petit navire de seulement 90 pieds de longueur.

Le voyage initialement prévu devait durer 2 ans. En réalité, il dura près de 5 ans, de décembre 1831 à octobre 1836. Le but du voyage, payé par le gouvernement britannique, était de surveiller et de cartographier les ports d'Amérique du Sud. De plus, il était entendu que Darwin devait faire des observations scientifiques. Deux tiers de son temps étaient passés à terre pour explorer et rassembler des spécimens. Il en ramena plus de 1500 espèces différentes dont des centaines n'avaient jamais été vues auparavant en Europe. Le Beagle appareille de Plymouth le 27 décembre 1831 et il va s'arrêter au Cap Vert (il ne put s'arrêter aux Iles Canaries dont rêvait Darwin à cause d'une épidémie de choléra), à Salvador, Rio de Janeiro, Punta Alta, la Terre de feu, les îles Falkland, Rio Negro, le détroit de Magellan, Chiloé, Valdivia, Valparaiso, les Galápagos, Sydney, les îles Cocos, l'île Maurice, le Cap de Bonne Espérance, Bahia et Falmouth le 2 octobre 1836.

Darwin emporte 2 pistolets, un fusil, un bon télescope, une bible, un clinomètre pour ses observations géologiques. Pendant ce voyage, Darwin s'intéresse aux relations des espèces vivantes avec les espèces éteintes, avec les espèces similaires vivant à proximité et avec les autres espèces isolées sur les îles. Ces relations, initialement obscures, l'amènent, dans les années suivantes, à une conclusion que toutes les espèces, en fait, sont apparentées.

Durant son voyage, Darwin vit que la Terre a subi de grands changements: les montagnes sont issues de la mer, les climats ont changé, de nombreuses espèces ont subi une extinction, laissant des fossiles comme preuve. Comment ces choses ont-elles pu survenir ? Les études géologiques de Darwin le convainquirent que la plupart de ces changements se sont produits au cours d'une très longue durée. Darwin se demanda si les montagnes se sont formées au cours de millions d'années, était-il possible que la même chose soit vraie pour les espèces.

Darwin rassembla, à chaque étape, un grand nombre de scarabées, de papillons, de mouches et autres insectes. Il observa les adaptations. Par exemple, les oies et les oiseaux sur les îles n'ont pas peur de l'homme alors que sur le continent les mêmes espèces ont peur des chasseurs et évitent les humains. Certains animaux ont une adaptation idéale comme, par exemple, le canard des îles Falkland dont le bec est assez puissant pour casser les crustacés, son alimentation de base, et dont les ailes, trop petites pour voler, sont utilisées uniquement comme pagaie pour se déplacer sur l'eau.

Les fossiles font se poser beaucoup de questions : ils démontrent que le monde a été habité par des espèces différentes des espèces modernes, les anciennes espèces ont disparu et nouvelles espèces sont apparues et ceci au même endroit. Les relations entre anciennes et

nouvelles espèces deviendront une des principales évidences qui vont amener Darwin à sa théorie de l'évolution.

Aux îles Falkland, Darwin casse, avec son marteau, quelques rochers qui paraissent primitifs et trouve des fossiles. Les îles Falkland étaient pleines de fossiles de brachiopodes. Avec 35000 espèces vivant à des époques différentes, au cours de 570 millions d'années, les brachiopodes sont excellents pour dater les roches dans lesquelles on les trouve.

En Argentine, Darwin trouve une similarité intrigante entre les petits armadillos qu'il vit et les fossiles qui ressemblent à des armadillos géants. Beaucoup d'espèces anciennes éteintes semblaient être des versions géantes des espèces vivantes. Est-ce que de si nombreuses espèces sont devenues éteintes uniquement pour être remplacées par des espèces similaires ?

De retour en Angleterre, Darwin se demandera si, au cours de longues périodes de temps, les espèces anciennes n'auraient pas évolué en de nouvelles espèces.

A Punta Alta, Argentine, Darwin trouva d'innombrables os dans les falaises, des crânes et des plaques d'armures de 6 animaux différents puisqu'il trouva un squelette entier d'un paresseux géant, le Mégathérium, certains de la taille d'éléphants. Les paresseux vivants, à trois orteils, vivent dans les forêts d'Amérique du Sud. « Les merveilleuses relations, sur le même continent, entre les animaux vivants et ceux qui sont morts, donnera plus de lumière sur l'apparition des êtres organiques sur notre terre » écrit Darwin à Henslow.

Durant son voyage, Darwin remplit des cahiers d'observation. Il écrit 368 pages de notes sur les animaux mais remplit 1383 pages avec de la géologie. Ces notes représentent les observations de base qu'il transcrivit à son retour par thèmes, dans de nouveaux cahiers d'observation. A son retour, il prévoyait d'écrire plusieurs livres sur la géologie et la zoologie.

La distribution intrigante des plantes et des animaux en Amérique du Sud et aux Galápagos amènera plus tard Darwin à se poser la question : Comment les espèces surviennent-elles ? Si chaque plante et chaque animal avaient été créés pour leur propre habitat, pourquoi les mêmes espèces n'apparaissent-elles pas dans des environnements similaires ? Pourquoi créer une autruche en Afrique et un oiseau courant différent, le marsupial (rhea) en Amérique ? Et pourquoi dans chaque continent y a-t-il tant de variations ? De plus, il y a 2 rhéas différents en Amérique du Sud, vivant dans des régions adjacentes. Comme Darwin réalisera plus tard, si les deux espèces étaient issues d'un même ancêtre, il serait censé pour elles de vivre proches l'une de l'autre. Les modalités de la séparation géographique que Darwin observe, sont exactement ce que l'on pourrait prévoir si de nouvelles espèces évoluaient à partir d'espèces existantes.

Evidence pour l'évolution : les espèces des îles : les étranges plantes et animaux des îles Galápagos intriguèrent Darwin. Beaucoup vivaient uniquement dans les îles Galápagos et quelquefois même sur une île spécifiée. Comment ces espèces sont-elles venues ici ? Et pourquoi n'étaient-elles pas les mêmes que celles qui sont sur des îles similaires autour du monde. A la place, dans de nombreux détails, elles étaient plus semblables aux espèces du continent sud-américain. Cela aurait du sens si elles étaient migrantes. Mais bien que ressemblant aux espèces sud-américaines, elles étaient différentes.

Avant que le Beagle ne retourne en Angleterre, Darwin commença à se demander si les espèces du continent n'avaient pas atteint les Galápagos et ensuite changées comme elles s'adaptaient à ce nouvel environnement. Qu'est-ce qui est possible ? Les espèces peuvent-elles changer au cours du temps ?

Différents sur chaque île : Darwin était étonné de découvrir que chaque île des Galápagos était habitée par des séries différentes d'animaux. Par exemple les tortues géantes (200 livres) étaient un peu différentes sur chaque île. En regardant leur carapace le vice-gouverneur pouvait dire de quelle île elles étaient issues. Il en était de même pour certaines plantes que l'on ne trouvait que sur les Galápagos, de plus chaque espèce n'était que sur une seule île.

Darwin trouva des espèces de Cormoran (qui ne savaient pas voler et dont les ailes étaient adaptées pour la nage) et de pingouins (vivant près des tropiques), des espèces uniques qui ne vivaient que dans les îles Galápagos.

Peu de temps après avoir quitté les Galápagos, Darwin note, pour la première fois, que les oiseaux moqueurs qu'il avait récoltés dans différentes îles, n'étaient pas tous pareils. Il découvrit plus tard qu'ils différaient même d'une île à l'autre tout comme les pinsons. En 1836, Darwin, dans ses notes ornithologiques, se demanda si ces variétés d'oiseaux moqueurs ne représentaient pas les premiers stades d'apparition de nouvelles espèces. Darwin ne notait pas toujours la provenance exacte de son matériel.

L'IDEE PREND FORME

Après son retour en Angleterre, Darwin s'installa à Londres. Avec l'ambition de rejoindre les « vrais naturalistes », il se plongea dans la tâche d'écrire sa recherche sur le Beagle. En même temps, une idée importante prend forme dans sa tête : de nouvelles espèces pouvaient-elles survenir à partir d'anciennes espèces ? si oui, comment cela se produit-il ?

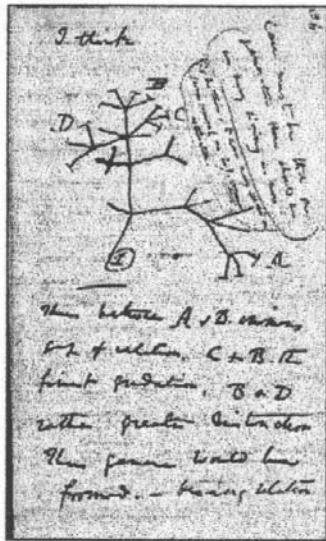
Les années londoniennes de Darwin furent intenses, pleines de fièvre créatrice. Là, il se fera un nom en science. Là, il se mariera et aura ses deux premiers enfants. Et là, il commencera un autre voyage, celui à l'intérieur de sa pensée. C'est là qu'il rassembla les parties de sa théorie de l'évolution par sélection naturelle. Et ensuite, en tout juste 5 années, il abandonne la cité de brouillard pour sa campagne anglaise bien aimée.

Darwin attendait avec anxiété les avis des experts sur son matériel. Darwin n'était pas un botaniste. Il comptait que Henslow étudierait les plantes qu'il avait envoyées et ramenées, mais ce dernier en étudia très peu. Par contre, l'ornithologiste renommé James Gould lui dira que les oiseaux que Darwin considérait comme étant des espèces différentes étaient tous, en réalité, des pinsons, Darwin avait ramené 3 espèces totalement nouvelles de pinsons, deux des trois provenant d'îles différentes. Darwin perçut rapidement ce que cela signifiait pour l'évolution. Les îles et l'isolement auraient-ils menacé des espèces nouvelles ? Ces pinsons et oiseaux moqueurs tous différents se seraient-ils diversifiés à partir d'ancêtres sud-américains ? Ces oiseaux avaient des becs de forme et de taille très différents les uns des autres. Voyant cette sorte de variation, Darwin se posa la question de la fixité et du non changement des espèces.

Il en fut de même pour les autruches et pour des fossiles comme ceux du Toxodon qui n'a pas de descendants modernes mais beaucoup des fossiles de Darwin semblaient des variants énormes du même genre d'animaux qu'il avait vu dans la nature pendant ses explorations.

Richard Owen, le paléontologiste analysa les fossiles de mammifères du voyage du Beagle. Darwin édita un livre : la zoologie du voyage du H.S.M. Beagle. Le livre ne fut qu'une partie de la production scientifique de Darwin pendant ses années londoniennes. Il écrivit également un traité sur la formation des récifs de corail et son populaire Journal de Recherches.

Je pense : dans ses cahiers de notes, Darwin inscrit des idées privées, des questions et des fragments de conversation en relation avec ce qu'il pense de la transmutation, ce que



nous appelons aujourd'hui l'évolution. Ces cahiers révèlent une grande idée : les plantes et les animaux ne sont pas fixés et inchangés. Au lieu de cela, toutes les espèces sont apparentées par des ancêtres communs et ils changent au cours du temps. Darwin avança rapidement. Un mois seulement après avoir ouvert le premier cahier de notes sur la transmutation, en juillet 1837, il dessina le premier arbre évolutionniste: l'arbre de vie. Les formes les plus anciennes étant en bas et leurs descendants se branchent irrégulièrement le long du tronc, révélant que Darwin avait compris que toutes les plantes et tous les animaux sont apparentés. Au-dessus de son arbre, Darwin écrivit : «Je pense».

Une épouse : ce spécimen le plus intéressant.

Après un an à Londres, le jeune Darwin, âgé de 29 ans, pense sérieusement à se marier. Il propose le mariage à une cousine germaine qu'il connaissait depuis son enfance : Emine Wedgwood. Les deux parties et les deux familles étaient d'accord : c'est une liaison parfaite. Le scepticisme croissant de Darwin sur la religion cause une grande peine à Emine. Darwin commença à souffrir d'épisodes maladifs sévères et mystérieux qui retentiront sur toutes sa vie de travail.

Variété infinie : Darwin savait que dans un nid ou une fratrie, deux individus ne sont pas tout à fait pareils et il commença à se poser des questions sur les petites différences entre individus de la même sorte. Darwin, gentleman de la campagne, savait aussi que les éleveurs d'animaux domestiques croisent entre eux des animaux avec des caractères désirables et qu'un cheval croisé pour la chasse est très différent d'un cheval croisé pour tirer de lourdes charges, de même pour les chiens. Darwin pensait que la variation est la clé pour comprendre comment les espèces changent.

Une théorie sur laquelle travailler : Darwin lisait beaucoup. Fin septembre 1838, il lut, pour amusement « L'Essai sur les populations » d'un économiste politique, le révérend Thomas MALTHUS. Dans cet essai, Malthus argumentait que la population humaine pourrait rapidement dépasser les ressources en aliment. La compétition pour les éléments ou l'espace est une force constante qui maintient la population en suspension. Darwin vit immédiatement que l'idée pouvait s'appliquer au monde naturel. Plus d'animaux sont nés que d'animaux qui peuvent survivre. Ils se battent constamment entre eux pour la nourriture ou l'espace. Ceci signifie qu'un animal avec une tendance compétitive, une tolérance à la sécheresse, un pelage plus épais que la moyenne, pourrait vivre plus longtemps et laisser plus de descendants que ses compagnons. Darwin vit ainsi que les individus avec des caractères utiles pourraient, en moyenne, survivre pour se reproduire et donner ces caractères utiles à leurs descendants.

Trois principes : le cahier de notes E : Octobre 1838 – Juillet 1839, est le dernier de la série consacré à la transmutation. Darwin y considère des sujets comme l'adaptation de la capacité entre organismes et leur place, dans la nature, et la démarche du changement géologique. Peut-être plus important dans son cahier de notes, il appelle la théorie de la sélection naturelle :

Trois principes comptent pour tous :

1. petits enfants comme grands-parents
2. tendance à un petit changement, particulièrement avec changement physique

3. grande fertilité en proportion de l'aide des parents

Le dernier principe fait référence à la pression de la population de Malthus.

L'ajoutant : A la fin de l'été 1842, Darwin se sentit prêt pour mettre sa théorie sur papier. Au cours du temps, les espèces peuvent changer sous l'effet de ce processus de « sélection naturelle ». C'est la première fois que Darwin utilise ce terme. Cependant Darwin garde ses idées sous le manteau, pendant presque deux décennies. Pourquoi ? Parce-qu'il n'avait pas fini de penser. Certains détails critiques devaient encore venir et il savait qu'il fallait qu'il amène un grand nombre d'évidences pour convaincre les autres d'une idée aussi radicale. Mais le temps n'était pas venu. En train d'établir sa carrière, Darwin redoutait le ridicule venu de scientifiques respectés comme Charles Lyell et Richard Owen. Et il savait que ces idées seraient perçues comme des attaques contre la religion et la société établie. Il était préférable d'attendre.

L'été 1842, Darwin et sa femme visitèrent la famille de cette dernière dans la campagne anglaise. C'est là que Darwin prit la plume et remplit 35 pages de papier rugueux avec un aperçu de sa théorie. Ce premier jet que Darwin révisa et étendit jusqu'à ce que ses idées trouvent place dans l'origine des espèces, était uniquement pour ses yeux.

Hommes et singes :

Un orang-outan appelé Jenny, fut le premier singe que vit Darwin et l'un des premiers jamais apparu au zoo de Londres. Les gardiens du zoo accroissaient les qualités humaines de ces expositions populaires en habillant les animaux avec des vêtements d'enfants et en leur apprenant les habitudes humaines. Mais Darwin aurait vu une ressemblance entre Jenny et ses propres enfants sous le costume. Il écrivit que lorsque Jenny était fâchée contre son gardien, l'animal se couchait sur le dos, donnait des coups de pieds et pleurait comme un enfant vilain.

Pratiquement, dès qu'il commença à penser évolution, Darwin comprit ceci : ce qui s'applique aux plantes et aux animaux s'applique également aux humains. Nous avons évolué, également. Il écrivit dans un cahier de notes : «Il est absurde de parler d'un animal qui est supérieur à un autre» et dans un autre «les singes font les hommes». A cette époque, cette pensée était outrageuse.

Thomas Huxley, le bulldog de Darwin, publie dans son livre : «La place de l'Homme dans la nature», 8 ans avant la Descendance de l'Homme de Darwin, une illustration montrant des squelettes de gibbon, d'orang-outan, de chimpanzé, de gorille et d'homme marchant debout, de profil. Huxley, un orateur doué et provocateur, lors de ses conférences sur l'évolution, mettait souvent son bras autour du squelette d'un gorille.

UN TRAVAIL DE TOUTE UNE VIE.

En 1842, Darwin et sa famille quittèrent Londres pour trouver la paix et la tranquillité dans un petit village à 16 miles en dehors de la cité. C'est là que pour les 40 prochaines années, la maison appelée Down House, fut la retraite, l'endroit de recherche et le centre du vaste réseau scientifique de Darwin.

Mais pour presque deux décennies, Darwin garde son secret à l'abri du monde. Il fallut une lettre de l'archipel malais, une lettre décrivant la version d'un autre homme de la sélection naturelle – pour le décider à publier. S'enfermant dans son étude, travaillant fébrilement, Darwin produit finalement l'origine des espèces. Toute la recherche que fit Darwin à Down pendant 40 ans tourne autour d'un seul grand thème : l'évolution par sélection naturelle. Dans au moins 16 livres et de nombreux articles, Darwin explore variation et adaptation. Il travailla infatigablement pour démontrer comment la sélection naturelle agit

sur la variation pour produire la merveilleuse adaptation qu'il voyait. Les études directes sur la nature sauvage étaient inimaginables pour tout naturaliste de cette époque.

Darwin se tourna vers les animaux domestiques, il éleva des pigeons, il en avait 90 à un moment donné, qu'il croisa entre eux après sélection pour des caractères désirés, pour obtenir de nouvelles espèces. Couleur, taille et placement des plumes sont les marqueurs des croisements entre pigeons mais aussi le squelette, crânien en particulier. Si la sélection artificielle pouvait produire une telle diversité en quelques décennies, que pourrait produire la sélection naturelle en des millions d'années ?

Darwin travailla aussi sur les plantes et il appelait ses expériences sur les plantes « un grand amusement ». Darwin était intéressé, dans la structure et le comportement des plantes. Sa recherche sur les plantes démontre le pouvoir de l'évolution par la sélection naturelle. Il s'intéresse aux moyens variés par lesquels les orchidées anglaises et étrangères sont fertilisées par les insectes. Darwin vit dans les adaptations qui permettaient aux orchidées de recevoir leurs insectes pollinisateurs, un cas parfait de sélection naturelle. Il disséquait les orchidées. Il manipula les fleurs avec un crayon, mimant l'action d'un insecte. Observant une masse de pollen collée à la pointe de son crayon, il réalise que les fleurs et les insectes pollinisateurs ont évolué ensemble, il écrivit : « j'ai trouvé le travail sur les orchidées éminemment utile ».

La lettre reçue en 1858 à Down House était choquante,. Envoyée par le jeune naturaliste Alfred Russel Wallace, elle décrivait une théorie de l'évolution par sélection naturelle, comme celle de Darwin. Wallace citait même le passage de Malthus que Darwin avait cité dans ses cahiers de notes, 20 ans auparavant. Darwin était égaré : après toutes ces années de travail, un autre allait en tirer le bénéfice. Mais les amis de Darwin, le botaniste Joseph Hooker et le géologue Charles Lyell savaient que Darwin avait écrit un essai contenant ces idées 15 ans auparavant. Ainsi il avait développé la théorie le premier. Ils arrangeront un compromis : Wallace et Darwin pouvaient tous deux présenter des communications sur la théorie à la « Linnean Society » de Londres. Wallace fut satisfait et Darwin décida de publier sa théorie sans autre délai. En un peu moins d'un an, il publia son livre le plus important : sur l'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle (préservation des races favorisées dans la lutte pour l'existence).

Le monde réagit

L'origine des espèces causa une sensation non seulement en Angleterre mais autour du monde. Le livre fut épuisé le premier jour. L'éditeur réédita 3000 exemplaires de plus tout de suite.

Les scientifiques réagirent également intensément. Herschel l'astronome appelle la sélection naturelle la loi du marchandage. Mais beaucoup de jeunes étaient admiratifs. Darwin laissa sa défense publique à d'autres. Huxley, en particulier, mena le combat et en un temps très court, l'orage passa, du moins pour les scientifiques. L'évolution par sélection naturelle fit partie de leur langage.

Le problème le plus élevé et le plus intéressant

« *La descendance de l'homme* », publiée une douzaine d'années après l'origine des espèces, en 1871, traite de ce que Darwin savait être le sujet le plus controversé de l'évolution par sélection naturelle : les humains aussi. Darwin répondit clairement à ce qu'il appelait le problème le plus élevé et le plus intéressant pour un naturaliste. L'homme, avec toutes ses nobles qualités, porte dans le cadre de son corps, la marque indélébile de ses basses origines. Ce qui signifie que nous partageons un ancêtre avec les autres primates.

Dans ce livre, Darwin proposa un mécanisme évolutionniste additionnel, la sélection sexuelle. Considérant les oiseaux, suggère Darwin « les femelles ne pourraient-elles pas avoir un standard de beauté qui les conduiraient à sélectionner durant des milliers de générations, les mâles les plus mélodieux et les plus beaux. Si cela se passe ainsi, cela compterait pour la queue si belle mais si peu maniable d'un paon et la couleur si vive d'un mâle cardinal, les deux semblant rendre les mâles plus vulnérables aux prédateurs. Si les femelles choisissent ces mâles avec la plus longue queue et les couleurs les plus brillantes, ces mâles pourraient avoir plus de petits que leurs frères sans attrait ». On admet maintenant que la sélection sexuelle est une force évolutionniste puissante.

ANNEXE 2.2. : DARWIN ET L'ORIGINE DES ESPECES.

Tous les biographes de Darwin s'accordent pour reconnaître que sa participation au voyage sur le *Beagle* fut l'événement crucial de sa vie. Lorsque le *Beagle* quitta Plymouth le 27 décembre 1831, Darwin avait vingt-deux ans, et à son retour en Angleterre, le 2 octobre 1836, cinq ans plus tard, c'était un naturaliste accompli. Lorsqu'il quitta le *Beagle*, il était mieux entraîné et plus expérimenté que beaucoup de ses pairs. Ce voyage lui avait donné une expérience plus complète et plus riche qu'aucune université au monde. Il fallait quelqu'un d'enthousiaste, doté d'une grande capacité d'observation, capable de travailler des heures d'affilé, d'accumuler méthodiquement des notes, et peut-être, par-dessus tout, animé d'une curiosité inextinguible, pour en bénéficier à ce point. La contre-partie du voyage, c'était une vie à bord extrêmement inconfortable, d'autant plus que Darwin était sensible au mal de mer. Il resta allongé les trois premières semaines du voyage. Il eut très envie, lorsque la terre ferme fut en vue, de plier bagages et de s'en retourner; mais il resta à bord bien que, durant tout le voyage (prévu pour deux ans, mais qui en dura cinq), il fût malade chaque fois que la mer devenait mauvaise.

Darwin s'était joint au voyage sur le *Beagle* en tant que naturaliste, mais il était mieux préparé comme géologue, et c'est sur la géologie qu'il se concentra la plupart du temps. Il avait avec lui les *Principles of geology* de Lyell, qui venaient juste d'être publiés. A son passage à Montevideo en octobre 1832, il reçut le second volume, contenant les arguments de Lyell à l'encontre de Lamarck et de l'évolution. Ces deux tomes donnèrent à Darwin de solides connaissances sur l'uniformitarisme, mais ils lui donnèrent aussi des doutes, qui réapparaîtront bien plus tard. Sur le *Beagle*, Darwin était obligé de faire des observations et de les ranger dans un cadre d'interprétation signifiant. Lui qui se décrit dans son autobiographie comme un incorrigible flâneur, il était sans doute de l'équipage celui qui travaillait le plus. Sa cabine étroite l'obligea à un rangement draconien, et il attribue à la discipline acquise sur le bateau sa méthode de rangement systématique des notes. Son intention de devenir prêtre, dit-il « mourut de mort naturelle, lorsqu'ayant quitté Cambridge, je rejoignais le *Beagle*, en tant que naturaliste » (*A u t o* : 57). En fait, les lettres que Darwin envoyait à Henslow et à sa famille, ainsi que les fragments de ses journaux et les spécimens qu'il expédiait en Angleterre, avaient causé beaucoup d'excitation, de sorte que le jeune Darwin était déjà célèbre lorsqu'il revint au pays. On ne pouvait plus rien objecter à son désir de faire une carrière de naturaliste.

Après avoir quitté le *Beagle*, en octobre 1836, Darwin alla à Cambridge, pour trier et distribuer ses collections, puis le 7 mars 1837, il partit pour Londres. En janvier 1839, il épousa sa cousine Emma Wedgwood, et en septembre 1842, le jeune couple s'installa dans une maison de campagne dans le petit village de Down (Kent), à vingt-cinq kilomètres au sud de Londres, où Darwin vécut jusqu'à sa mort, le 19 avril 1882. Il fit peu de visites à Londres, et ne voyagea en Angleterre que pour assister à des colloques scientifiques et faire des cures thermales. Après 1827, il n'a plus jamais traversé la Manche.

Son état de santé, qui avait commencé à se détériorer peu après son arrivée à Londres, rendait nécessaire une installation à la campagne. Les symptômes consistaient en de sévères maux de tête, des accès de nausées presque quotidiens, des troubles digestifs, des insomnies, une irrégularité du rythme cardiaque et des périodes de fatigue extrême. Après trente ans, il connut de longues périodes pendant lesquelles il était incapable de travailler plus de deux ou trois heures par jour; parfois, il était même invalide durant des mois. L'étiologie exacte de ces maux reste controversée (Colp, 1977), mais tous ces symptômes indiquent un dysfonctionnement du système nerveux autonome. Selon Mayr (1980), « Il est presque incroyable qu'en dépit de son mauvais état de santé, il ait été capable de mener à bien un tel

labeur. Ce lui fut possible parce qu'il avait adopté une extraordinaire discipline de travail, et s'était réfugié dans une retraite à la campagne, loin de toute obligation ».

Jusqu'à il y a peu, tout ce que nous savions de Darwin reposait sur ses ouvrages publiés, une autobiographie expurgée, et deux correspondances soigneusement sélectionnées. Depuis le jubilé de Darwin, en 1959, une véritable "industrie" s'est développée autour de lui. Chaque année, deux ou trois volumes lui sont consacrés ainsi que de nombreux articles, et des aspects encore inconnus de son oeuvre sont rendus publics. L'épluchage du riche trésor que constituent ses notes inédites, ses manuscrits et ses lettres (regroupés à la bibliothèque de l'université de Cambridge) se poursuit, et l'ensemble de la littérature darwinienne ne peut plus être maîtrisé par une seule personne. En outre, le nouveau matériel mis à jour n'a pas permis de résoudre toutes les divergences d'interprétation; il a, en fait, probablement soulevé plus de nouvelles questions qu'il n'en a résolu d'anciennes. Comme le dit Mayr (1989) : « On ne peut comprendre comment Darwin devint évolutionniste, ni l'opposition qui s'éleva contre lui, si l'on n'a pas débrouillé les fils multiples dont est tissée sa théorie de l'évolution ».

Pour bien comprendre Darwin, Mayr (1989) pense qu'il faut bien séparer les deux composantes qui définissent l'évolution, la transformation qui relève de la composante verticale, adaptative et la composante horizontale, la diversification.

« Un survol rétrospectif des diverses définitions de l'évolution proposées depuis 1800, révèle les ambiguïtés et les incertitudes qui ont troublé les évolutionnistes pratiquement jusqu'à aujourd'hui (Bowler, 1975). Est-il utile de dire : « L'évolution est l'histoire du monde vivant ? » Non, car on serait obligé de faire entrer dans cette définition les créations spéciales épisodiques, et surtout parce que cet énoncé ne mentionne pas que l'évolution organique comprend deux processus indépendants, qu'on pourrait appeler la transformation et la diversification. La définition adoptée au cours des dernières décennies — « l'évolution est le changement de fréquence des gènes dans les populations » — ne prend en compte que la transformation. Elle ne dit rien de la multiplication des espèces ou de l'apparition de la diversité. Une définition plus large serait nécessaire, qui inclurait la diversification. La transformation relève de la composante "verticale" (généralement adaptative) du changement au cours du temps. La diversification relève de processus qui se produisent simultanément, et peut être appelée composante "horizontale" ; elle se manifeste dans les populations divergentes et les espèces naissantes. Quoique Darwin ait été conscient de cette différence (Red Notebook, p. 130; Herbert, 1979), il ne souligna pas suffisamment par la suite l'indépendance de ces composantes de l'évolution, et cela a été à la source de plusieurs controverses après lui. Deux auteurs post-darwiniens, cependant, firent une nette distinction entre ces deux modes. Gulick (1888) utilisa le terme d'évolution monotypique pour désigner la transformation et celui d'évolution polytypique pour la diversification. Romanes (1897: 21), qui adopta la terminologie de Gulick, se référa aussi à la transformation comme à une "transformation dans le temps", et à la diversification comme à une "transformation dans l'espace". Gulick et Romanes (ce dernier surtout) se rendaient compte qu'il s'agissait de composants très différents de l'évolution, opinion oubliée après 1897, jusqu'à ce que Mayr (1942) et d'autres la ramènent à la surface au moment de la synthèse évolutionniste ».

« Lamarck s'était intéressé à l'évolution vue sous l'angle (vertical) de la transformation. Il avait mis l'accent sur le changement avec le temps et le développement conduisant des groupes inférieurs aux groupes perfectionnés. Darwin, au contraire, s'intéressa à la diversification (évolution horizontale), surtout dans les premières années de sa carrière. Les deux fondateurs de l'évolutionnisme établirent ainsi deux traditions, qui persistent encore (Mayr, 1977). La plupart des évolutionnistes se sont concentrés sur l'une des deux composantes et ont montré peu de compréhension pour l'autre. Les chefs de file de la nouvelle systématique, par exemple, portèrent presque exclusivement leur attention sur l'origine de la

diversité, tandis que les paléontologistes ne s'occupaient, il y a peu de temps encore, que de l'évolution verticale, c'est-à-dire de l'évolution phylétique, du progrès évolutif, des alternances adaptatives et de l'acquisition de nouveautés évolutives. Les spécialistes de l'anatomie comparée, et la plupart des biologistes expérimentalistes avaient, de même, des intérêts restrictifs. Ils ne se préoccupaient pas de l'espèce en tant qu'ensemble de populations reproductivement isolées, ils ne cherchaient pas à savoir comment s'acquerraient les mécanismes de l'isolement reproductif; en d'autres termes, ils fermaient les yeux sur l'évolution des populations et sur le problème de la multiplication des espèces ».

A la question de savoir comment Darwin a-t-il élaboré ses conceptions, Mayr (1989) répond qu'il y a d'abord eu des changements dans sa foi. « On s'est longtemps demandé quand et comment Darwin était devenu évolutionniste. Le passage d'une démarche créationniste à une attitude évolutionniste exige une profonde réorientation conceptuelle — en fait, une réorientation idéologique; il nous faut par conséquent examiner la position de Darwin vis-à-vis du christianisme. Il est impossible à un fondamentaliste qui croit que le monde a été créé, de développer une théorie de l'évolution, et pour comprendre la conversion de Darwin à l'évolutionnisme, il nous faut examiner les changements intervenus dans sa foi.

Darwin fut élevé dans une stricte obéissance religieuse; beaucoup plus tard, il réalisa que son père avait été agnostique, ou comme le disait Darwin, sceptique. Sa lecture favorite était le Paradis perdu de Milton, livre qu'il emportait avec lui dans toutes ses excursions lors de son périple avec le Beagle. Avant d'aller à Cambridge étudier la théologie, il avait lu de nombreux traités dans ce domaine. «Et comme alors, je n'avais pas le moindre doute sur la stricte et littérale vérité de chaque mot de la Bible, je me persuadai bientôt que le credo de notre [Église d'Angleterre] devait être totalement accepté. » Parmi ses lectures d'alors, il y avait aussi plusieurs volumes du théologien naturel Paley. «Et faisant confiance aux prémisses de Paley, j'étais subjugué et convaincu par toute son argumentation. » A bord du Beagle, dit Darwin, « j'étais tout à fait orthodoxe et je me rappelle avoir suscité les rires de plusieurs officiers parce que j'avais cité la Bible comme autorité irréfutable sur quelque point de moralité » (Auto.: 85).

Son conformisme impliquait qu'il croyait en un monde créé, peuplé d'espèces invariables. Les scientifiques et philosophes avec qui il eut des contacts, à Cambridge et à Londres — Henslow, Sedgwick, Lyell et Whewell — professaient des vues similaires. Avant 1859, Lyell affirmait l'invariabilité des espèces (bien qu'il rejetât l'idée d'un âge récent de la terre).

Darwin abandonna le christianisme dans les deux années qui suivirent son retour en Angleterre. En partie parce qu'il eut une approche plus critique de la Bible (de l'Ancien Testament), et en partie à cause de sa découverte que l'argument du Dessein n'était pas tenable. En effet, lorsqu'il eût trouvé un mécanisme — la sélection naturelle — qui pouvait rendre compte de l'évolution graduelle, de l'adaptation et de la diversité, il n'eut plus besoin du recours à l' "Horloger" surnaturel. Sa femme et nombre de ses amis restant de pieux théistes, Darwin s'exprima avec beaucoup de précautions dans son autobiographie, mais conclut : « Le mystère du commencement de toute chose nous est incompréhensible, et je me contenterai pour ma part de rester agnostique.» (Auto. : 94, 45)

Dans ses écrits scientifiques, Darwin n'aborde ce problème qu'une seule fois, en conclusion de l'ouvrage intitulé "The Variation of Animals and Plants under Domestication", publié en 1868. Il déclare carrément qu'on a le choix entre croire à la sélection naturelle ou croire en «un Créateur omnipotent et omniscient qui ordonne et prévoit toute chose. Ainsi, on arrive à une difficulté aussi insoluble que celle de la libre volonté ou de la prédestination » (p. 432; voir aussi Gruber, 1974). Ce qui est certain, c'est que, lorsqu'il se mit à étudier de près

ses collections, sa foi chrétienne était assez affaiblie pour qu'il puisse abandonner la fixité des espèces.

Et à ce stade, le problème de l'espèce devint le centre de son attention ».

L'ouvrage fondamental de Darwin, l'Origine des espèces, fut publié en 1859.

Darwin intitula son grand ouvrage l'Origine des espèces, parce qu'il considérait que le changement d'une espèce en une autre était le problème fondamental de l'évolution. L'espèce fixe, essentialiste, était un concept qui devait être détruit; ceci accompli, la pensée évolutionniste sourdrait par la brèche.

Comme le dit Mayr (1989) : « Curieusement, l'origine des espèces n'avait pas été un problème avant le XVIII^e siècle. Aussi longtemps que l'on n'avait pas fait de distinction réelle entre l'espèce et les variétés, que les graines d'une plante pouvaient donner des plantes d'une autre espèce — c'est-à-dire aussi longtemps que le concept des "sortes" d'organismes était resté vague —, la spéciation n'était pas une préoccupation sérieuse. Elle le devint quand les taxinomistes, en particulier Ray et Linné, eurent souligné que la diversité de la nature consiste en espèces fixes bien définies. Puisque les espèces étaient conçues à cette époque de manière "essentialiste", elles ne pouvaient naître que d'un événement soudain, une saltation ou "mutation" (comme la nomma plus tard de Vries). C'était l'explication avancée par Maupertuis: «Ne pourrions-nous expliquer de cette manière comment, à partir de deux individus seulement, la multiplication des espèces les plus diverses s'est produite? Leur première apparition pourrait être due simplement à quelque production faite au hasard, au cours de laquelle les particules élémentaires n'auraient pas gardé l'ordre qu'elles avaient chez les individus paternel et maternel : chaque degré d'erreur aurait fait naître une nouvelle espèce; et par déviation répétée, l'infinie diversité des animaux que nous connaissons aujourd'hui aurait pu être engendrée. » (1756 : 150-151)

Darwin n'était pas le premier à se préoccuper de l'origine de la diversité, mais les solutions pré-darwiniennes n'étaient pas évolutionnistes. Selon les théologiens naturels, et d'autres théistes, toutes les espèces et tous les taxa supérieurs avaient été créés par Dieu, tandis que Lamarck voyait leur origine dans un *deus ex machina*, la génération spontanée. Chaque lignée évolutive, selon lui, était le produit d'une génération spontanée distincte de formes simples, qui évoluaient par la suite vers des organismes supérieurs. Ceci n'expliquait rien.

Ce dont tous les essentialistes, de Maupertuis à Bateson, avaient conscience, c'est que si l'espèce est définie typologiquement, alors la spéciation instantanée par le biais d'une mutation drastique est l'un des modes de spéciation concevables. Qu'une spéciation instantanée puisse réellement se produire (par le biais de la polyploïdie) ne fut pas prouvé avant la seconde décennie du XX^e siècle. Le seul mécanisme possible dans le cadre du paradigme essentialiste, c'était la spéciation par hybridation, qu'a proposé Linné (Larson, 1971: 102). Après que Linné ait trouvé trois ou quatre hybrides naturels et les ait nommés "nouvelles espèces", l'idée lui vint que toutes les espèces étaient nées par hybridation. Au cours des années 1760-1770, ses conceptions devinrent de plus en plus bizarres, et à la fin de sa vie, il pensait que Dieu avait créé seulement les ordres de plantes, et que tous les taxa des catégories en dessous de l'ordre, jusqu'à l'espèce, étaient le résultat de "mélanges", c'est-à-dire d'hybridations.

Cette conclusion fut vigoureusement combattue par ses contemporains. Kölreuter réalisa de nombreuses hybridations de plantes dans les années 1760 et démontra que, contrairement à ce qu'affirmait Linné, ces hybrides n'étaient pas stables. Dans les générations issues d'hybrides, il observa une ségrégation des caractères et une dislocation graduelle des

prétendues nouvelles espèces. Ce fut un grand soulagement pour les essentialistes, car il aurait été tout à fait inimaginable que l'on puisse produire de nouveaux *eidos* en mélangeant et en faisant fusionner des *eidos* préexistants.

C'est pourquoi Mayr (1989) a beaucoup insisté sur ce point. « Les biologistes aujourd'hui oublient facilement qu'avant Darwin, pratiquement tout le monde était essentialiste. Chaque espèce avait sa propre essence, et de ce fait, il lui était impossible de changer ou d'évoluer. Voilà la pierre de touche de la pensée de Lyell. Toute la nature, selon lui, consiste en types constants, chacun ayant été créé en un temps défini. « Il existe des limites fixes au-delà desquelles les descendants de parents communs ne peuvent jamais dévier d'un certain type. » Et il déclara expressément : « Il est oiseux [...] de discuter de la possibilité théorique qu'aurait une espèce de se convertir en une autre, alors qu'il y a des causes connues, tellement plus actives, qui doivent intervenir en permanence pour prévenir la réalisation de telles conversions. » (1835, II : 162) Cependant, on chercherait en vain, dans les Principes de Lyell, mention de ces causes. Il était impossible d'arriver à un mode de pensée évolutionniste, tant que le dogme de la fixité des espèces n'était pas détruit. Lyell, tout comme ses opposants "catastrophistes", montrait que les fossiles étaient conciliables avec une conception non-évolutionniste de l'histoire de la terre.

Prendre en compte la domination qu'exerçait la pensée essentialiste permet de résoudre une autre énigme. Pourquoi, durant les cent cinquante ans qui avaient précédé l'Origine des espèces, tous les essais pour développer une théorie conséquente de l'évolution, de Leibniz à Lamarck et Chambers, avaient-ils échoué? On attribue généralement cet échec au fait que ces auteurs n'avaient pas de mécanisme explicatif raisonnable. C'est vrai en partie, mais en partie seulement; d'ailleurs, la majorité des biologistes qui acceptèrent la théorie de l'évolution après 1859 rejetèrent simultanément le mécanisme explicatif proposé par Darwin, c'est-à-dire la sélection naturelle. Ils n'étaient pas finalement convertis à l'évolutionnisme parce qu'ils disposaient d'un mécanisme plausible d'évolution, mais parce que Darwin avait montré le potentiel évolutif des espèces, rendant possible la théorie de la descendance d'ancêtres communs, laquelle expliquait pratiquement toute la diversité organique. Le renversement du concept de fixité des espèces, la prise en compte et la résolution du problème de la multiplication des espèces, étaient les préalables indispensables à l'édification d'une solide théorie de l'évolution ».

Mayr insiste à nouveau sur le fait que Darwin n'avait pas été influencé par Lamarck mais par Lyell : « Darwin n'avait pas pris chez Lamarck, ou chez l'un de ses prétendus précurseurs, cette nouvelle manière d'approcher le problème de l'évolution. Ceux-ci se préoccupaient de l'évolution verticale, de la montée vers la perfection, de l'évolution dans son acception la plus vaste. Ce fut Lyell, l'anti-évolutionniste, qui apporta la contribution cruciale, en élaborant une démarche réductionniste qui disséquait le mouvement évolutif en ses éléments les plus simples, les espèces. Lyell avait la conviction qu'on ne pourrait jamais atteindre de conclusions solides concernant l'histoire de la vie organique tant qu'on formulerait le problème dans le cadre de généralités telles que progression et tendance vers la perfection, comme l'avait fait Lamarck. La vie organique, disait-il, consiste en espèces. S'il y avait une évolution, les espèces devaient en être l'agent. Ainsi, le problème de l'évolution ne pouvait être résolu que par l'étude d'espèces concrètes, de leur apparition et de leur extinction. Il en vint à s'interroger sur quelques problèmes très spécifiques : Les espèces sont-elles constantes? Peuvent-elles changer? Si elles sont constantes, peut-on situer pour chacune son apparition dans l'espace et dans le temps? Les espèces s'éteignent : ont-elles une vie limitée? L'extinction et l'introduction de nouvelles espèces peuvent-elles être observées actuellement, et attribuées à des facteurs d'environnement observables ?

Lyell posait, de manière admirable, les bonnes questions, sur lesquelles Darwin et Wallace allaient réfléchir durant les décennies suivantes. Lyell, essentialiste convaincu, ne donna, lui, que les mauvaises réponses. Pour lui, il s'agissait de types qui naissaient et s'éteignaient. L'extinction et la naissance des espèces étaient les deux faces de la même médaille. Il ne comprit jamais, du moins jusqu'à ce que Darwin et Wallace le lui eurent démontré, que l'évolution d'une nouvelle population représentant une espèce était un processus différent de l'extinction des derniers survivants d'une espèce mourante.

Dans les années 1820, la plupart des géologues avaient admis que de nombreuses espèces se sont éteintes au cours du temps, et qu'elles ont été remplacées par de nouvelles. Des théories concurrentes furent proposées pour rendre compte à la fois des extinctions et de l'introduction de nouvelles espèces. Certains géologues croyaient que les extinctions avaient été catastrophiques, le cas le plus extrême étant celui où Dieu avait, à plusieurs reprises, détruit sa création antérieure, comme le suggérait Agassiz. D'autres auteurs pensaient que les espèces mouraient individuellement, soit parce qu'elles étaient arrivées à leur terme, soit parce que les conditions de leur environnement étaient devenues insupportables. Très important pour le développement de la théorie de Darwin : Lyell opta pour la deuxième face de l'alternative et dirigea ainsi l'étude vers l'écologie, la géographie, et leur contribution à l'histoire des faunes et des flores ».

Les *Principles of Geology* de Lyell furent la "Bible" de Darwin en ce qui concerne l'évolution. Durant tout le voyage sur le *Beagle*, Darwin accepta ses conclusions sans les remettre en question. Lyell était parti des mêmes observations que Lamarck : les espèces vivent dans un monde changeant constamment (mais lentement); elles sont bien adaptées à leur mode de vie. Lamarck croyait que les espèces ne pouvaient s'éteindre, et il conclut qu'elles devaient subir un changement évolutif constant afin de rester adaptées aux changements de leur environnement. Lyell, en tant qu'essentialiste et théiste, pensait que les espèces étaient constantes, par suite, qu'elles ne pouvaient s'adapter aux changements de leur environnement, et devaient s'éteindre.

L'explication de Lyell était plausible. Il avança une idée importante, qui serait, par la suite, développée par Darwin : les seuls facteurs physiques environnementaux ne peuvent provoquer les extinctions, la concurrence des autres espèces, mieux adaptées, joue également. Cette explication était en accord avec le concept de lutte pour l'existence, concept connu et accepté avant même que Darwin ait lu Malthus.

Toutefois, comme l'explique Mayr (1989), il est impossible de bâtir une théorie évolutionniste sur les bases de l'essentialisme : Lyell était beaucoup moins convaincant dans ses tentatives d'explication du remplacement des espèces éteintes. Afin de se conformer à son principe d'uniformitarisme, il postula que les nouvelles espèces étaient introduites à une vitesse constante, mais il fut incapable de fournir une donnée quelconque sur ces introductions, ni d'en suggérer un mécanisme. Il prêta ainsi le flanc à la critique de l'auteur qui fit le compte rendu des *Principles* (Bronn), lequel accusa Lyell d'avoir abandonné le principe d'uniformité en ce qui concerne la vie organique. Lyell (1881) essaya de se défendre dans une lettre à son ami Herschel, en disant que des causes intermédiaires inconnues pouvaient peut-être être responsables de l'introduction de nouvelles espèces. Cependant, dans sa description de ce processus, il invoquait autre chose que des causes secondaires : « Les espèces ont pu être créées successivement dans tels lieux et telles époques, afin de leur permettre de se multiplier, de durer une période déterminée, et d'occuper une place déterminée à la surface du globe. » L'usage répété du terme « déterminé » indique que pour Lyell, chaque création était un événement planifié (Mayr, 1972 b). Cet appel au surnaturel le troublait un peu, aussi fut-il soulagé par les déclarations de Herschel : « Nous sommes conduits par analogie à supposer que [le Créateur] opère par une série de causes intermédiaires, et qu'en conséquence,

l'apparition des nouvelles espèces, si jamais nous pouvions l'observer, nous semblerait un processus naturel, pas du tout un miracle.» En tant que mathématicien et astronome, Herschel ne se rendait pas compte qu'à part l'évolution (et, comme nous le savons aujourd'hui, certains processus chromosomiques), aucune cause intermédiaire ne pourrait produire des espèces constantes, au bon moment et à la bonne place. En fait, les théories de Herschel et de Lyell impliquaient bien le recours au miracle, bien qu'ils s'en défendissent. Ailleurs, il est vrai, Lyell admit franchement qu'il adhérait à "l'hypothèse de l'intervention perpétuelle" dans la Création (Lyell, 1832: 89). Il n'est pas étonnant, dès lors, que Darwin ait consacré tant de place, dans l'Origine des espèces, à réfuter l'hypothèse des créations spéciales (Gillespie, 1979) ».

Selon Mayr (1989) : « Il est tout à fait impossible de bâtir une théorie évolutionniste sur les bases de l'essentialisme. Les essences étant invariables dans l'espace et dans le temps, elles représentent des phénomènes dépourvus de dimension. Elles sont incapables de variation, elles ne peuvent donc évoluer pour donner des espèces naissantes. Lyell pensait qu'il avait résolu le problème de l'introduction des nouvelles espèces en soulignant qu'elles allaient occuper des stations vides (niches). En tant qu'essentialiste, il concevait la spéciation en termes d'introduction d'une seule paire d'individus qui serait à l'origine d'une nouvelle espèce. Darwin, avant 1837, devait soutenir des idées typologiques similaires. Il décrivit dans ce sens l'origine de la seconde espèce *Rhea* (espèce d'autruche éteinte d'Amérique du Sud). Aucun progrès ne fut accompli dans le domaine de la spéciation avant que les naturalistes eussent découvert que les taxa du niveau de l'espèce ont des dimensions. Les espèces s'étendent dans l'espace et dans le temps; elles sont structurées et consistent en populations qui, au moins en partie (lorsqu'elles sont isolées) restent indépendantes les unes des autres. Ainsi, contrairement à ce qu'affirmait Lyell, les espèces varient, et chaque population isolée est une espèce naissante et une source potentielle de diversité. Selon la thèse de Lyell, la niche vide de l'oiseau moqueur des îles Galapagos devait être remplie par "l'introduction" (quel que fut le moyen) de l'espèce "oiseau moqueur" dans ces îles. Pourtant, chaque île de l'archipel avait sa propre espèce pour cette niche, et cela ne s'expliquait guère par la thèse de Lyell. En revanche, les phénomènes d'isolement et d'évolution graduelle pouvaient l'expliquer. C'est la leçon que Darwin apprit de l'avifaune des Galapagos ».

Darwin s'est approprié, sans aucun remerciement, le concept de divergence comme il apparaît dans l'origine des espèces de l'article de Wallace de 1855 : de la loi qui a régulé l'introduction de nouvelles espèces et du manuscrit que Wallace a adressé à Darwin tôt dans l'année 1858. Nous reviendrons plus loin sur ce problème crucial.

En février 1863, 3 ans après la publication de son livre et un an après la première traduction en français, Darwin écrit à Camille Dareste : « autant que je sache, mon livre n'a produit aucun effet en France ».

En effet, des essais, pour faire une traduction, n'ont produit aucun effet. Les éditeurs majeurs Baillière, Masson et Hachette refusent le livre.

En septembre 1861, des arrangements sont finalement faits avec l'éditeur Guillaumin et la 3^{ème} édition anglaise est envoyée à Clémence-Auguste Royer (1830-1902) une femme qui a enseigné le Lamarckisme revu philosophiquement, à Lausanne quelques années auparavant. La traduction apparut en 1862 avec le titre, sans l'autorisation de Darwin : De l'origine des espèces ou des lois du progrès chez les êtres organisés avec, de plus, une préface de 55 pages contenant des déclarations répétées et non équivoques sur la foi dans le progrès et une image séculaire de la nature.

En réalité, il y eut en France, selon Huxley, une conspiration du silence qui entourait la publication de l'Origine des Espèces dont Mlle Royer n'est pas responsable. Aucun naturaliste français ne fut du côté de Darwin. Ses théories furent constamment mal

représentées, réduites à un renouvellement de vieux credo transformistes ou rejetées a priori comme hypothèses épistémologiques. Entre 1870 et 1878, Darwin fut candidat six fois à l'Académie des Sciences dans la section zoologique. Quant il fut finalement élu, en 1878, ce fut dans la section botanique, un résultat que Darwin ne considère pas comme un succès.

Pour Mayr (1989) la théorie darwinienne a évolué en cinq sous-théories :

1. l'évolution en tant que telle,
2. la descendance commune qui furent adoptées très rapidement, en 15 ans après la publication de "l'Origine des espèces", à l'inverse du gradualisme qui a eu à se battre, la pensée populationnelle était un concept qui était apparemment très difficile à adopter pour toute personne qui n'était pas un naturaliste, même encore aujourd'hui ; si l'on prend, par exemple, les discussions sur l'équilibre ponctué. Ce qui compte n'est pas la taille de la mutation individuelle, mais seulement si l'introduction de nouveautés évolutionnistes fonctionnent par leur incorporation dans les populations ou par la production de nouveaux individus isolés qui sont les progéniteurs de nouvelles espèces ou de taxa supérieurs.
3. la multiplication des espèces est maintenant admise mais comment elle fonctionne est encore controversé. La spéciation allopatrique, et surtout sa forme spéciale de spéciation péripatrique, son mode le plus commun, est beaucoup discuté. Il en est de même des spéciations sympatriques et parapatriques.
4. la sélection naturelle est acceptée par tous. Des théories rivales comme les théories finalistes, le néo-lamarckisme et le saltationnisme sont rejetées et ne sont plus sérieusement discutées.

Là où les biologistes modernes diffèrent peut être le plus de Darwin, est de donner un bien plus grand rôle que Darwin ou les néo-darwiniens aux processus stochastiques. La chance joue un rôle non seulement durant la première phase de la sélection naturelle, la production de nouveaux individus, génétiquement uniques mais également durant le processus probabilistique de la détermination du succès reproductif de ces individus.

Si l'on regarde toutes les modifications qui ont été faites dans les théories darwiniennes entre 1859 et 1984, on se rend compte qu'aucun de ces changements n'affecte la structure des théories darwiniennes.

Darwin est né en 1809, l'année de la publication de la Philosophie zoologique de Lamarck. Il est mort en 1882. Il publiera, en 1859, son travail essentiel, « L'origine des espèces », à la hâte car il eut peur d'être précédé par Alfred Russel Wallace (1823-1913) qui allait publier une théorie très proche de la sienne.

Comme le dit Pichot (2004,764), Darwin a été l'homme d'un seul travail : « Darwin présente la particularité d'être l'homme d'un seul travail. L'antiquité d'Aristote et de Galien exclut ceux-ci de la comparaison. La biologie n'était qu'un des centres d'intérêt de Descartes ; pour l'histoire il est avant tout philosophe et mathématicien. Les travaux d'histologie et d'anatomie de Bichat lui assurent une gloire plus certaine que sa définition de la vie. Lamarck, s'il n'avait pas écrit sa Philosophie zoologique, serait resté pour la postérité le grand classificateur des invertébrés (qui représentent à peu près 80% des espèces vivantes). Quant à Cl. Bernard, ses travaux de physiologie sont beaucoup plus célèbres que sa conception générale de la vie exposée dans le chapitre précédent. Darwin, lui, est l'homme d'une seule thèse, sa théorie sur l'origine des espèces ; ses autres travaux sont tout à fait négligeables et la postérité n'en a pour ainsi dire rien retenu. Tout cela n'est pas encore très original, il est d'autres cas semblables. Pas

très original non plus le fait que ce que nous appelons aujourd'hui "darwinisme" ne soit pas véritablement ce qu'a pensé Darwin ; il est normal qu'une théorie évolue. Nous avons déjà évoqué le fait que Darwin, tout comme Lamarck, croyait à l'hérédité des caractères acquis ; aussi n'y reviendrons-nous pas ici, quoiqu'une prétendue opposition Lamarck-Darwin sur cette question fasse aussi partie du mythe darwinien.

Un point plus intéressant est la sorte de révolution, et de scandale, que "L'origine des espèces" aurait provoquée en son temps. Il est extrêmement difficile de se faire une idée exacte de cette question, tant la légende a brouillé l'histoire. Avant d'essayer de comprendre le mouvement d'idées déclenché par L'origine des espèces, il est peut-être nécessaire de présenter quelques points historiques incontestables ».

La transformation des espèces n'était pas inconnue, comme nous l'avons vue avec Lamarck. Darwin lui-même, dans la notice historique précédant « L'origine des espèces », cite 21 auteurs qui, entre Lamarck (1809) et lui, ont parlé de la possibilité d'une transformation des espèces. Une fois cette idée admise, la communauté scientifique n'accepta pas d'emblée l'explication de Darwin, qui n'est pas celle du darwinisme, comme le dit Pichot (2004,769). Notamment le rôle de la sélection naturelle fut longtemps contesté.

Ce sont les progrès de la génétique qui, entre 1890 et 1930, élimineront les éléments lamarckiens et imposeront une explication, que l'on appellera alors darwinisme. C'est seulement à ce moment que la théorie de l'évolution a été confondue avec la thèse de Darwin. Il faut prendre garde ici à éviter deux erreurs ; la première est de confondre la thèse de Darwin avec ce que le darwinisme en a fait ; la seconde est de juger l'accueil fait à cette thèse en oubliant cette différence et ce qu'étaient les connaissances scientifiques de l'époque (un fixisme encore dominant mais en déclin, un transformisme en progrès, une ignorance quasi totale de la biologie de la reproduction et de l'hérédité).

A tout cela, pour essayer de comprendre le rôle de Darwin et le "scandale" qu'il a pu provoquer, il faut ajouter que, d'une manière générale, se sont développées autour de sa thèse une idéologie et une manière d'argumenter qui ont favorisé les polémiques.

Darwin n'évoque nullement le cas de l'homme dans L'origine des espèces, Plus tard, dans La descendance de l'homme et la sélection sexuelle (1871), il évoquera la question, et il le fera dans une optique qui est celle du darwinisme social : les dangers que la civilisation fait peser sur l'espèce humaine, avec la nécessité du célibat pour les classes inférieures.

L'exposé des idées proprement dites de Darwin n'excède pas quelques pages dans son livre de 1859. La quasi-totalité de l'ouvrage est ce qu'on peut appeler "un exposé de cas" plutôt qu'un développement (Pichot, 2004,776).

Le darwinisme sera marqué définitivement par ce procédé, sans cesse, il cherchera sa justification dans l'explication de cas....d'où, ici encore, une atmosphère de polémiques et de chicanes (Pichot, 2004,777).

Parmi les cas exposés par Darwin, on s'intéresse, comme le dit Pichot, à la description d'écosystèmes qu'ils présentent. Certains de ces cas sont assez peu convaincants, comme par exemple la queue de la girafe ou l'appivoisement des lapins sauvages et domestiques. « La queue de la girafe ressemble à un chasse-mouches artificiel ; il paraît donc d'abord incroyable que cet organe ait pu être adapté à son usage actuel par une série de légères modifications qui l'auraient mieux approprié à un but aussi insignifiant que celui de chasser les mouches. Nous devons réfléchir, cependant, avant de rien affirmer de trop positif même dans ce cas, car nous savons que l'existence et la distribution du bétail et d'autres animaux dans l'Amérique

méridionale dépendent absolument de leur aptitude à résister aux attaques des insectes ; de sorte que les individus qui ont les moyens de se défendre contre ces petits ennemis peuvent occuper de nouveaux pâturages. Ce n'est pas que, à de rares exceptions près, les gros mammifères puissent être réellement détruits par les mouches, mais ils sont tellement harassés et affaiblis par leurs attaques incessantes, qu'ils sont plus exposés aux maladies et moins en état de se procurer leur nourriture en temps de disette, ou d'échapper aux bêtes féroces.

Des organes aujourd'hui insignifiants ont probablement eu, dans quelques cas, une haute importance pour un ancêtre reculé. Après s'être lentement perfectionnés à quelque période antérieure, ces organes se sont transmis aux espèces existantes à peu près dans le même état, bien qu'ils leur servent fort peu aujourd'hui ; mais il va sans dire que la sélection naturelle aurait arrêté toute déviation désavantageuse de leur conformation. On pourrait peut-être expliquer la présence habituelle de la queue et les nombreux usages auxquels sert cet organe chez tant d'animaux terrestres dont les poumons ou vessies natatoires modifiés trahissent l'origine aquatique, par le rôle important que joue la queue, comme organe de locomotion, chez tous les animaux aquatiques. Une queue bien développée s'étant formée chez un animal aquatique, peut ensuite s'être modifiée pour divers usages, comme chasse-mouches, comme organe de préhension, comme moyen de se retourner, chez le chien par exemple, bien que, sous ce dernier rapport, l'importance de la queue doive être très minime, puisque le lièvre, qui n'a presque pas de queue, se retourne encore plus vite que le chien.

Il est peu d'animaux plus difficiles à apprivoiser que les jeunes lapins sauvages, aucun animal, au contraire, ne s'apprivoise plus facilement que le jeune lapin domestique ; or, comme je ne puis supposer que la facilité à apprivoiser les jeunes lapins domestiques ait jamais fait l'objet d'une sélection spéciale, il faut bien attribuer la plus grande partie de cette transformation héréditaire d'un état sauvage excessif à l'extrême opposé, à l'habitude et à une captivité prolongée » (Darwin, 1859).

Selon Pichot (2004) : « Comme dans le cas du darwinisme social, Darwin n'est pas tout à fait innocent de l'usage d'arguments *ad hominem* auquel aura parfois recours le darwinisme. Il n'y a certes rien de commun entre les quelques piques qu'il fait çà et là dans ses ouvrages et le comportement de certains de ses partisans, mais le germe est là ; d'une certaine manière, la structure même de la théorie darwinienne et l'absence de véritables démonstrations rendaient, sinon inévitable, du moins fortement probable qu'on en vînt là ».

Prise à la manière dont elle est présentée par Darwin, la sélection naturelle est une tautologie, comme l'ont souligné plusieurs auteurs, en particulier Pichot (2004). En effet, la sélection naturelle établit une relation signifiante entre des entités. Dans les populations naturelles, on a une mortalité différentielle qui élimine les gènes portés par les individus qui meurent avant de s'être reproduits, et qui raréfie ceux des individus qui disparaissent avant d'avoir terminé de se reproduire. Il existe également une fécondité différentielle qui augmente la proportion des gènes portés par ceux qui se reproduisent le plus et diminue celle des gènes portés par ceux qui se reproduisent le moins. De nombreuses études théoriques, observations et expérimentations confirment l'existence de la sélection naturelle, non seulement pour des caractères déterminés par des gènes mendéliens connus, mais aussi pour les caractères quantitatifs à variation continue pour lesquels il existe des corrélations significatives entre les caractères des parents et ceux de leurs descendants. Ceci implique que la sélection naturelle est fondamentale pour les caractères de mesures et de formes des organismes qui répondent à ce critère d'héritabilité, ainsi que le prouve la forte réponse de ces caractères à la sélection artificielle, en expérimentation ou en élevage. En quelques dizaines de générations on peut changer complètement les formes et les dimensions, en prenant comme seuls reproducteurs les individus les plus performants de chaque génération. La sélection naturelle, qui procède de même, quoique moins rapidement, existe donc certainement. Toutefois, de nombreux travaux

montrent qu'en dehors des cas où elle porte sur des variations provoquant de fortes mortalités, son action est surtout importante sous forme de fécondité différentielle. Comme une forte fécondité a peu de raisons d'être associée avec la vigueur, la force physique ou l'aptitude, les notions de survie des plus aptes et de lutte pour l'existence ne sont généralement pas pertinentes. L'importance de la fécondité différentielle fait que la sélection naturelle tend plus vers l'optimisation de la reproduction que vers celle des autres caractères du phénotype, qui en sont souvent indépendants. Comme le note Langaney (1997), la « loi du plus fécond n'a, en général, pas de raison de se confondre avec celle du plus fort ou du plus apte. A la décharge de Darwin, il faut rappeler que, ne connaissant pas la génétique et croyant à la transmission du "type", il avait des excuses que n'ont plus les néodarwiniens pour entretenir ce genre de confusion. L'observation éthologique a confirmé dans plusieurs cas, dans la nature ou en expérimentations, que ce n'était ni les individus dominants, ni les plus vigoureux et encore moins les plus agressifs, qui se reproduisaient le plus. En particulier, chez les mammifères où les femelles choisissent très souvent et préfèrent des partenaires plus discrets.

Le débat sur la sélection naturelle ne porte pas sur son existence - c'est une propriété mécanique de toute population où il y a variation génétique - mais sur son aptitude à expliquer une part plus ou moins grande des changements des caractères dans les lignées évolutives d'êtres vivants. A ce jour, la sélection, à partir de variations par mutation, de gènes non encore connus, est la seule explication vraisemblable des modifications graduelles plus ou moins rapides de formes, de dimensions et de pigmentations observées dans la nature. C'est aussi l'explication de système de "polymorphismes équilibrés" tels ceux qui maintiennent les gènes des maladies génétiques récessives dans les populations en augmentant la fécondité de leurs porteurs sains. Pourtant, ceci n'explique qu'une faible partie de l'évolution moléculaire observée dans toutes les espèces. Par ailleurs, la théorie de la sélection, surtout dans sa version néodarwinienne gradualiste, n'explique pas l'apparition des macromutations indispensables à la compréhension des grands changements d'organisation des phénotypes ou des chromosomes. Si elle s'applique, *a posteriori*, à ces changements, ceux-ci supposent des mécanismes qui orientent parfois des variations des lignées évolutives avant qu'elle n'exerce son tri. Les recherches de ces dernières années sur les caryotypes des vertébrés ou sur les gènes maîtres et organisateurs, montrent l'insuffisance du modèle néodarwinien et la nécessité d'introduire dans la théorie de l'évolution des mécanismes, connus ou à découvrir, mais contradictoires avec les principes de base de ce modèle. Une théorie incluant des macromutations, des "ponctuations" et des sauts évolutifs, ne peut être qualifiée de néodarwinienne, ne serait-ce que par fidélité à Darwin qui, en son temps et sans nos connaissances actuelles, avait des alibis pour refuser ce genre d'événements, malgré les mises en garde de Huxley ».

Quant à Pichot (2004), il envisage ainsi une critique majeure faite à la théorie de Darwin, celle de dire qu'il s'agit de tautologie : « Voyons maintenant ce qu'il en est de la critique qui taxe la théorie darwinienne de tautologie (c'est de ce caractère quasi tautologique que viennent la difficulté à convaincre et l'usage d'arguments *ad hominem*). Ici encore, comme toujours avec Darwin et le darwinisme, les choses ne sont pas très claires.

Une première difficulté vient de ce que Darwin semble avoir été d'un naturel assez indécis, plus encore que prudent. Il a fallu que Wallace proposât une théorie proche de la sienne pour qu'il se décidât à rédiger et publier (dans la hâte) *L'origine des espèces* (ce qui en explique sans doute certaines faiblesses). Il n'a osé aborder le cas de l'homme que bien plus tard, après que divers auteurs l'eurent fait dans le cadre de sa propre théorie. Dans ses textes, chaque affirmation est tempérée d'un nombre invraisemblable de considérations, où le fil du raisonnement se perd et d'où il n'est finalement plus possible de conclure quoi que ce soit. Chez Cl. Bernard, les contradictions sont très nettes et leur multiplicité se ramène à une

contradiction fondamentale. Chez Darwin, les contradictions ne sont pas tranchées et ne s'analysent pas aussi facilement ; le texte est protéiforme, l'impression générale qui s'en dégage est celle d'une grande mollesse où rien n'apparaît clairement et où tout est possible.

Une deuxième difficulté vient de la nature même de la théorie, plus encore que de la manière dont Darwin la présente. Le darwinisme a manifestement un pouvoir explicatif, et personne ne peut nier que la sélection naturelle ait une réalité (quoi qu'on puisse dire de sa généralité). Il n'en est pas moins vrai qu'il y a souvent, et cela chez Darwin lui-même, une tentation généralisée de la tautologie. On trouve dans *L'origine des espèces* toutes sortes de raisonnements à qui l'on peut faire dire ce qu'on a envie de leur faire dire. Par exemple, page 112, Darwin explique et argumente le fait que l'isolement géographique est particulièrement favorable à la formation de nouvelles espèces, et ceci de manière tout à fait convaincante ; mais, pages 113 et 114, il explique et argumente, de manière non moins convaincante, qu'une "vaste contrée ouverte" est, elle aussi, particulièrement favorable à la formation de nouvelles espèces ; par la suite, il se sert de l'un ou l'autre selon les besoins de ce qu'il veut démontrer. Il y a ainsi toutes sortes de paramètres utilisables dans un sens ou dans l'autre, grâce auxquels on peut expliquer chaque cas par un scénario vraisemblable (la complexité de l'organisation, la densité de peuplement, la diversité des espèces, la quantité de nourriture, etc.) ». On peut aller plus loin et dire que la sélection naturelle, elle-même, est une tautologie. En effet, en dehors des cas où la sélection naturelle porte sur des variations entraînant une forte mortalité, son action est marquée principalement par une fécondité différentielle. Or, une fécondité marquée n'a pas de raisons d'être associée avec l'aptitude ou la force physique ou la survie du plus apte ou la lutte pour la vie. L'importance de la fécondité différentielle fait que la sélection naturelle va être plus dirigée vers l'optimisation de la reproduction que vers celle des autres composantes du phénotype qui ne lui sont pas forcément liées ou qui lui sont, voire même, opposées. La loi du plus apte ne doit pas être confondue avec la loi du plus fécond » (Pichot, 2004).

Pichot démontre ensuite quelques contradictions et erreurs qui sont contenues dans l'ouvrage de Darwin, comme, par exemple :

« J'ai pensé, à une époque, et d'autres ont pensé comme moi, que la stérilité des premiers croisements et celle des hybrides pouvait provenir de la sélection naturelle, lente et continue, d'individus un peu moins féconds que les autres [dans les hybridations] ; ce défaut de fécondité, comme toutes les autres variations, se serait produit chez certains individus d'une variété croisés avec d'autres appartenant à des variétés différentes. En effet, il est évidemment avantageux pour deux variétés ou espèces naissantes qu'elles ne puissent se mélanger avec d'autres, de même qu'il est indispensable que l'homme maintienne séparées l'une de l'autre deux variétés qu'il cherche à produire en même temps [il y a évidemment un avantage dans la sélection artificielle, mais absolument aucun dans la sélection naturelle qui se préoccupe peu de différencier les espèces les unes des autres ; ici Darwin confond l'intérêt pour la spéciation et la valeur sélective]. En premier lieu, on peut remarquer que des espèces habitant des régions distinctes restent stériles quand, on les croise. Or, il n'a pu évidemment y avoir aucun avantage à ce que des espèces séparées deviennent ainsi mutuellement stériles, et, en conséquence, la sélection naturelle n'a joué aucun rôle pour amener ce résultat ; on pourrait, il est vrai, soutenir peut-être que, si une espèce devient stérile avec une espèce habitant la même région, la stérilité avec d'autres est une conséquence nécessaire. En second lieu, il est pour le moins aussi contraire à la théorie de la sélection naturelle qu'à celle des créations spéciales de supposer que, dans les croisements réciproques, l'élément mâle d'une forme ait été rendu complètement impuissant sur une seconde, et que l'élément mâle de cette seconde forme ait en même temps conservé l'aptitude à féconder la première. Cet état particulier du système reproducteur ne pourrait, en effet, être en aucune façon avantageux à l'une ou l'autre des deux

espèces. Au point de vue du rôle que la sélection a pu jouer pour produire la stérilité mutuelle entre les espèces, la plus grande difficulté qu'on ait à surmonter est l'existence de nombreuses gradations entre une fécondité à peine diminuée et la stérilité.

On peut admettre qu'il serait avantageux pour une espèce naissante de devenir un peu moins féconde si elle se croise avec sa forme parente ou avec une autre variété, parce qu'elle produirait ainsi moins de descendants bâtards et dégénérés pouvant mélanger leur sang avec la nouvelle espèce en voie de formation [d'habitude Darwin considère avec raison les croisements consanguins comme néfastes, on ne voit pas pourquoi ici il présente les croisements entre variétés comme néfastes, si ce n'est que de tels croisements ne favorisent pas la spéciation]. Mais si l'on réfléchit aux degrés successifs nécessaires pour que la sélection naturelle ait développé ce commencement de stérilité et l'ait amené au point où il en est arrivé chez la plupart des espèces ; pour qu'elle ait, en outre, rendu cette stérilité universelle chez les formes qui ont été différenciées de manière à être classées dans des genres et dans des familles distincts, la question se complique considérablement. Après mûre réflexion, il me semble que la sélection naturelle n'a pas pu produire ce résultat. Prenons deux espèces quelconques qui, croisées l'une avec l'autre, ne produisent que des descendants peu nombreux et stériles ; quelle cause pourrait, dans ce cas, favoriser la persistance des individus qui, doués d'une stérilité mutuelle un peu plus prononcée, s'approcheraient ainsi d'un degré vers la stérilité absolue ? Cependant, si on fait intervenir la sélection naturelle, une tendance de ce genre a dû incessamment se présenter chez beaucoup d'espèces, car la plupart sont réciproquement stériles. Nous avons, dans le cas des insectes neutres [stériles], des raisons pour croire que la sélection naturelle a lentement accumulé des modifications de conformation et de fécondité, par suite des avantages indirects qui ont pu en résulter pour la communauté dont ils font partie sur les autres communautés de la même espèce. Mais chez un animal qui ne vit pas en société, une stérilité même légère accompagnant son croisement avec une autre variété n'entraînerait aucun avantage, ni direct pour lui, ni indirect pour les autres individus de la même variété, de nature à favoriser leur conservation ».

Il y a un mélange de raisonnement correct et de raisonnement incorrect ou incompréhensible chez Darwin.

En ce qui concerne la théorie darwinienne de l'origine des espèces, Pichot pense que pour Darwin, comme pour Lamarck, un problème majeur a été la difficulté de définir précisément les espèces. C'est ce qui ressort de ce qu'écrivait Darwin (1859) :

« Jusqu'à présent on n'a pu tracer une ligne de démarcation entre les espèces et les sous-espèces, c'est-à-dire entre les formes qui, dans l'opinion de quelques naturalistes, pourraient être presque mises au rang des espèces sans le mériter tout à fait. On n'a pas réussi davantage à tracer une ligne de démarcation entre les sous-espèces et les variétés fortement accusées, ou entre les variétés à peine sensibles et les différences individuelles. Ces différences se fondent l'une dans l'autre par des degrés insensibles, constituant une véritable série ; or, la notion de série implique l'idée d'une transformation réelle (Darwin, L'origine des espèces, 56-57) ».

Selon Pichot (1993), la thèse darwinienne proprement dite est très simple, elle repose sur quatre principes :

- Il naît plus d'êtres vivants que les ressources naturelles ne permettent d'en nourrir ; par conséquent, ces êtres sont en concurrence pour la possession de ces ressources nécessaires à leur vie.
- Les différents membres d'une même espèce présentent, pour de multiples raisons en général non élucidées, des différences individuelles, le plus souvent très légères.

- Les êtres que favorisent leurs différences individuelles sont avantagés dans la concurrence pour les ressources naturelles.
- L'accumulation de ces légères différences individuelles ainsi sélectionnées finit par créer de nouvelles espèces.

Toute la thèse darwinienne est contenue dans ces quatre propositions.

On peut regrouper en deux parties les variations sur ces principes et leurs combinaisons : la sélection naturelle et les variations individuelles, après quoi, il est possible de récapituler la théorie darwinienne.

1) La sélection naturelle

La sélection naturelle se présente sous deux formes. La principale concerne la plus ou moins bonne aptitude à accéder aux ressources naturelles (essentiellement alimentaires) dans la compétition avec les autres individus ; elle touche donc à la capacité de l'individu à survivre, et par là à laisser des descendants. La seconde forme est la sélection sexuelle, elle ne concerne que la capacité de l'individu à se reproduire, en général celle du mâle dans la concurrence vis-à-vis des femelles. Cette seconde forme est bien moins importante que la première (elle est peu étudiée dans *L'origine des espèces*, et ne le sera qu'en 1871 dans *La descendance de l'homme et la sélection sexuelle*).

Pour Darwin la sélection naturelle est comprise comme la sélection artificielle qu'il a vu pratiquer par les éleveurs.

« Nous ne pouvons supposer, en effet, que toutes ces races [domestiques] ont été soudainement produites avec toute la perfection et toute l'utilité qu'elles ont aujourd'hui ; nous savons même, dans bien des cas, qu'il n'en a pas été ainsi. Le pouvoir de sélection, d'accumulation, que possède l'homme, est la clef de ce problème ; la nature fournit les variations successives, l'homme les accumule dans certaines directions qui lui sont utiles. (Darwin, *L'origine des espèces*, 31)

L'homme n'a aucune influence immédiate sur la production de la variabilité ; il expose seulement, souvent sans dessein, les êtres organisés à de nouvelles conditions d'existence ; la nature agit alors sur l'organisation et la fait varier. Mais l'homme peut choisir les variations que la nature lui fournit, et les accumuler comme il l'entend ; il adapte ainsi les animaux et les plantes à son usage et à ses plaisirs. Il n'est aucune raison évidente pour que les principes dont l'action a été si efficace à l'état domestique, n'aient pas agi à l'état de nature. La persistance des races et des individus favorisés pendant la lutte incessante pour l'existence constitue une forme puissante et perpétuelle de sélection. (Darwin, *L'origine des espèces*, 550-551) ».

Pour Pichot (2004), dans l'étude de la sélection naturelle darwinienne, il y a deux points très importants à prendre en considération :

- a) Cette sélection s'effectue essentiellement dans le cadre de la concurrence entre individus (en général d'une même espèce) ;
- b) elle présuppose qu'il y ait au départ de la compétition un grand nombre d'individus, et même, comme en général il s'agit de compétition pour la nourriture, un nombre plus grand que les conditions naturelles n'en peuvent admettre.

En ce qui concerne la variation, Darwin dit qu'elle est faite de différences individuelles transmises par hérédité, fournissant des matériaux bruts sur lesquels la sélection peut agir. « On peut donner le nom de différences individuelles aux différences nombreuses et légères qui se présentent chez les descendants des mêmes parents, ou auxquelles on peut assigner cette cause, parce qu'on les observe chez des individus de la même espèce, habitant une même

localité restreinte. Nul ne peut supposer que tous les individus de la même espèce soient coulés dans un même moule. Ces différences individuelles ont pour nous la plus haute importance, car, comme chacun a pu le remarquer, elles se transmettent souvent par hérédité ; en outre, elles fournissent ainsi des matériaux sur lesquels peut agir la sélection naturelle et qu'elle peut accumuler de la même façon que l'homme accumule, dans une direction donnée, les différences individuelles de ses produits domestiques. Ces différences individuelles affectent ordinairement des parties que les naturalistes considèrent comme peu importantes ; je pourrais toutefois prouver, par de nombreux exemples, que des parties très importantes, soit au point de vue physiologique, soit au point de vue de la classification, varient quelquefois chez des individus appartenant à une même espèce. (Darwin, *L'origine des espèces*, 47).

Pour ce qui est de la lutte pour l'existence, Darwin dit qu'elle est due à la règle que tout être se multiplie tellement rapidement que, s'il n'est pas détruit, il n'y aurait bientôt plus de place sur terre : « La lutte pour l'existence résulte inévitablement de la rapidité avec laquelle tous les êtres organisés tendent à se multiplier. Tout individu qui, pendant le terme naturel de sa vie, produit plusieurs oeufs ou plusieurs graines, doit être détruit à quelque période de son existence, ou pendant une saison quelconque, car, autrement, le principe de l'augmentation géométrique étant donné, le nombre de ses descendants deviendrait si considérable, qu'aucun pays ne pourrait les nourrir. Aussi, comme il naît plus d'individus qu'il n'en peut vivre, il doit y avoir, dans chaque cas, lutte pour l'existence, soit avec un autre individu de la même espèce, soit avec des individus d'espèces différentes, soit avec les conditions physiques de la vie. C'est la doctrine de Malthus appliquée avec une intensité beaucoup plus considérable à tout le règne animal et à tout le règne végétal, car il n'y a là ni production artificielle d'alimentation, ni restriction apportée au mariage par la prudence. Bien que quelques espèces se multiplient aujourd'hui plus ou moins rapidement, il ne peut en être de même pour toutes, car le monde ne pourrait plus les contenir.

Il n'y a aucune exception à la règle que tout être organisé se multiplie naturellement avec tant de rapidité que, s'il n'est détruit, la terre serait bientôt couverte par la descendance d'un seul couple. L'homme même, qui se reproduit si lentement, voit son nombre doublé tous les vingt-cinq ans, et, à ce taux, en moins de mille ans, il n'y aurait littéralement plus de place sur le globe pour se tenir debout. Linné a calculé que, si une plante annuelle produit seulement deux graines – et il n'y a pas de plante qui soit si peu productive – et que l'année suivante les deux jeunes plants produisent à leur tour chacun deux graines, et ainsi de suite, on arrivera en vingt ans à un million de plants. (Darwin, *L'origine des espèces*, 68-69 ».

Ceci n'est pas différent de ce que l'inspirateur de Darwin, Malthus, a écrit : « Nous pouvons être certains que lorsque la population n'est arrêtée par aucun obstacle, elle double tous les vingt-cinq ans, et croît ainsi de période en période selon une progression continue. Il est moins facile de mesurer l'accroissement des produits de la terre. Cependant, nous sommes sûrs que leur accroissement se fait à un rythme tout à fait différent de celui qui gouverne l'accroissement de la population. Ainsi, mille millions d'hommes doubleront en vingt ans en vertu du seul principe de population, tout comme mille hommes.

Mais on n'obtiendra pas avec la même facilité la nourriture nécessaire, pour faire face au doublement de mille millions d'hommes (Malthus, 1826) !

Cette tendance à la multiplication des individus est confrontée à des obstacles, ce que Darwin appelle des freins, les conditions naturelles, et c'est ce qui va entraîner la transformation des espèces : « Une grande variabilité, et, sous ce terme, on comprend toujours les différences individuelles, est évidemment favorable à l'action de la sélection naturelle. La multiplicité des individus, en offrant plus de chances de variations - avantageuses dans un temps donné, compense une variabilité moindre chez chaque individu pris personnellement, et

c'est là, je crois, un élément important de succès. Bien que la nature accorde de longues périodes au travail de la sélection naturelle, il ne faudrait pas croire, cependant, que ce délai soit indéfini. En effet, tous les êtres organisés luttent pour s'emparer des places vacantes dans l'économie de la nature ; par conséquent, si une espèce, quelle qu'elle soit, ne se modifie pas et ne se perfectionne pas aussi vite que ses concurrents, elle doit être exterminée. (Darwin, L'origine des espèces, 109-110)

La seule durée du temps ne peut rien par elle-même, ni pour ni contre la sélection naturelle. J'énonce, cette règle parce qu'on a soutenu à tort que j'accordais à l'élément du temps un rôle prépondérant dans la transformation des espèces, comme si toutes les formes de la vie devaient nécessairement subir des modifications en vertu de quelques lois innées. La durée du temps est seulement importante – et sous ce rapport on ne saurait exagérer cette importance – en ce qu'elle présente plus de chance pour l'apparition de variations avantageuses et en ce qu'elle leur permet, après qu'elles ont fait l'objet de la sélection, de s'accumuler et de se fixer. La durée du temps contribue aussi à augmenter l'action directe des conditions physiques de la vie dans leur rapport avec la constitution de chaque organisme. (Darwin, L'origine des espèces, 113) ».

Comment la sélection agit-elle ? Elle opère précisément dans le cadre de cette concurrence. Par exemple, le climat n'agit pas directement mais par le biais de la concurrence entre individus pour la nourriture : « Au premier abord, il semble que l'action du climat soit absolument indépendante de la lutte pour l'existence ; mais il faut se rappeler que les variations climatiques agissent directement sur la quantité de nourriture, et amènent ainsi la lutte la plus vive entre les individus, soit de la même espèce, soit d'espèces distinctes, qui se nourrissent du même genre d'aliment. Quand le climat agit directement, le froid extrême, par exemple, ce sont les individus les moins vigoureux, ou ceux qui ont à leur disposition le moins de nourriture pendant l'hiver, qui souffrent le plus. (Darwin, L'origine des espèces, 74) ».

La sélection va éliminer non pas les individus défavorisés, mais les individus moins favorisés au profit d'individus plus favorisés, c'est une élimination concurrentielle qui va produire une multitude d'individus différents. C'est cette concurrence qui est responsable de l'apparition d'espèces nouvelles, mais aussi de la disparition des espèces anciennes, ce que Lamarck était incapable d'expliquer : « D'après la théorie de la sélection naturelle, l'extinction des formes anciennes et la production des formes nouvelles perfectionnées sont deux faits intimement connexes. La vieille notion de la destruction complète de tous les habitants du globe, à la suite de cataclysmes périodiques, est aujourd'hui généralement abandonnée. Le temps pendant lequel une espèce isolée ou un genre peut persister ne paraît dépendre d'aucune loi fixe. Il y a tout lieu de croire que l'extinction de tout un groupe d'espèces doit être beaucoup plus lente que sa production. Il est cependant des cas où l'extinction de groupes entiers a été remarquablement rapide ; c'est ce qui a eu lieu pour les ammonites à la fin de la période secondaire. On a très gratuitement enveloppé de mystères l'extinction des espèces. Quelques auteurs ont été jusqu'à supposer que, de même que la vie de l'individu a une limite définie, celle de l'espèce a aussi une durée déterminée. (Darwin, L'origine des espèces, 393-394) ».

La concurrence se fait préférentiellement avec les formes les plus proches, celles qui occupent le même milieu (on dirait aujourd'hui la même niche écologique) : « Comme, dans chaque pays bien pourvu d'habitants, la sélection naturelle agit nécessairement en donnant à une forme, qui fait l'objet de son action, quelques avantages sur d'autres formes dans la lutte pour l'existence, il se produit une tendance constante chez les descendants perfectionnés d'une espèce quelconque à supplanter et à exterminer, à chaque génération, leurs prédécesseurs et leur souche primitive. Il faut se rappeler, en effet, que la lutte la plus vive se produit

ordinairement entre les formes qui sont les plus voisines les unes des autres, sous le rapport des habitudes, de la constitution et de la structure (Darwin, L'origine des espèces, 128).

La sélection naturelle n'agit que par la conservation des modifications avantageuses ; chaque forme nouvelle, survenant dans une localité suffisamment peuplée, tend, par conséquent, à prendre la place de la forme primitive moins perfectionnée, ou d'autres formes moins favorisées avec lesquelles elle entre en concurrence, et elle finit par les exterminer. Ainsi, l'extinction et la sélection naturelle vont constamment de concert. En conséquence, si nous mettons que chaque espèce descend de quelque forme inconnue, celle-ci, ainsi que toutes les variétés de transition, ont été exterminées par le fait seul de la formation et du perfectionnement d'une nouvelle forme. (Darwin, L'origine des espèces, 182)

Mais la lutte est presque toujours beaucoup plus acharnée entre les individus appartenant à la même espèce ; en effet, ils fréquentent les mêmes districts, recherchent la même nourriture, et sont exposés aux mêmes dangers. La lutte est presque aussi acharnée quand il s'agit de variétés de la même espèce, et la plupart du temps elle est courte ; si, par exemple, on sème ensemble plusieurs variétés de froment, et que l'on sème, l'année suivante, la graine mélangée provenant de la première récolte, les variétés qui conviennent le mieux au sol et au climat, et qui naturellement se trouvent être les plus fécondes, l'emportent sur les autres, produisent plus de graines, et, en conséquence, au bout de quelques années, supplantent toutes les autres variétés. (Darwin, L'origine des espèces, 81)

La concurrence est généralement plus rigoureuse, comme nous l'avons déjà démontré par des exemples, entre les formes qui se ressemblent sous tous les rapports. En conséquence, les descendants modifiés et perfectionnés d'une espèce causent généralement l'extermination de la souche mère ; et si plusieurs formes nouvelles, provenant d'une même espèce, réussissent à se développer, ce sont les formes les plus voisines de cette espèce, c'est-à-dire les espèces du même genre, qui se trouvent être les plus exposées à la destruction. (Darwin, L'origine des espèces, 397) ».

En fait Darwin ne précise pas comment la sélection naturelle agit, en dehors de la concurrence pour la nourriture. D'autres facteurs sont évoqués, comme les prédateurs, la jeunesse ou encore le grand nombre d'individus d'une espèce, mais non précisés : « Les causes qui font obstacle à la tendance naturelle à la multiplication de chaque espèce sont très obscures. Considérons une espèce très vigoureuse ; plus grand est le nombre des individus dont elle se compose, plus ce nombre tend à augmenter. Nous ne pourrions pas même, dans un cas donné, déterminer exactement quels sont les freins qui agissent. Cela n'a rien qui puisse surprendre, quand on réfléchit que notre ignorance sur ce point est absolue, relativement même à l'espèce humaine, quoique l'homme soit bien mieux connu que tout autre animal. Les oeufs ou les animaux très jeunes semblent ordinairement souffrir le plus, mais il n'en est pas toujours ainsi ; chez les plantes, il se fait une énorme destruction de graines ; mais, d'après mes observations, il semble que ce sont les semis qui souffrent le plus, parce qu'ils germent dans un terrain déjà encombré d'autres plantes. Différents ennemis détruisent aussi une grande quantité de plants.

La quantité de nourriture détermine, cela va sans dire, la limite extrême de la multiplication de chaque espèce ; mais, le plus ordinairement, ce qui détermine le nombre moyen des individus d'une espèce, ce n'est pas la difficulté d'obtenir des aliments, mais la facilité avec laquelle ces individus deviennent la proie d'autres animaux. Le climat joue un rôle important quant à la détermination du nombre moyen d'une espèce, et le retour périodique des froids ou des sécheresses extrêmes semble être le plus efficace de tous les freins. (Darwin, L'origine des espèces, 73-74).

D'autre part, dans bien des cas, il faut qu'une même espèce comporte un grand nombre d'individus relativement au nombre de ses ennemis, pour pouvoir se perpétuer. Ainsi nous cultivons facilement beaucoup de froment, de colza, etc., dans nos champs, parce que les graines sont en excès considérable comparativement au nombre des oiseaux qui viennent les manger. (Darwin, L'origine des espèces, 75).

Nous comprendrons mieux l'application de la loi de la sélection naturelle en prenant pour exemple un pays soumis à quelques légers changements physiques, un changement climatique, par exemple. Le nombre proportionnel de ses habitants change presque immédiatement aussi, et il est probable que quelques espèces s'éteignent. Nous pouvons conclure de ce que nous avons vu relativement aux rapports complexes et intimes qui relient les uns aux autres les habitants de chaque pays, que tout changement dans la proportion numérique des individus d'une espèce affecte sérieusement toutes les autres espèces, sans parler de l'influence exercée par les modifications du climat. Si ce pays est ouvert, de nouvelles formes y pénètrent certainement, et cette immigration tend encore à troubler les rapports mutuels de ses anciens habitants. Qu'on se rappelle, à ce sujet, quelle a toujours été l'influence de l'introduction d'un seul arbre ou d'un seul mammifère dans un pays. Mais s'il s'agit d'une île, ou d'un pays entouré en partie de barrières infranchissables, dans lequel, par conséquent, de nouvelles formes mieux adaptées aux modifications du climat ne peuvent pas facilement pénétrer, il se trouve alors, dans l'économie de la nature, quelque place qui serait mieux remplie si quelques-uns des habitants originels se modifiaient de façon ou d'autre, puisque, si le pays était ouvert, ces places seraient prises par les immigrants. Dans ce cas, de légères modifications, favorables à quelque degré que ce soit aux individus d'une espèce, en les adaptant mieux à de nouvelles conditions ambiantes, tendraient à se perpétuer, et la sélection naturelle aurait ainsi des matériaux disponibles pour commencer son oeuvre de perfectionnement. (Darwin, L'origine des Espèces, 87-88) ».

Darwin multiplie les exemples mais sans préciser ce qu'est vraiment la sélection naturelle. Pichot (2004,801) dit que la multiplication des exemples exposés par Darwin rend perplexé sur cette sélection qui est une sorte de concept à tout faire.

La sélection sexuelle n'est qu'un cas particulier de la sélection naturelle : « Cette forme de sélection ne dépend pas de la lutte pour l'existence avec d'autres êtres organisés, ou avec les conditions ambiantes, mais de la lutte entre les individus d'un sexe, ordinairement les mâles, pour s'assurer la possession de l'autre sexe. Cette lutte ne se termine pas par la mort du vaincu, mais par le défaut ou par la petite quantité de descendants. La sélection sexuelle est donc moins rigoureuse que la sélection naturelle. Ordinairement, les mâles les plus vigoureux, c'est-à-dire qui sont le plus aptes à occuper leur place dans la nature, laissent un plus grand nombre de descendants. Mais, dans bien des cas, la victoire ne dépend pas tant de la vigueur générale de l'individu que de la possession d'armes spéciales qui ne se trouvent que chez le mâle. Un cerf dépourvu de bois, ou un coq dépourvu d'ergots, aurait bien peu de chances de laisser de nombreux descendants. (Darwin, L'origine des espèces, 94-95) ».

La sélection naturelle est un principe purement théorique. La notion de sélection naturelle est malléable à l'infini comme le démontre le texte suivant : « Faut-il donc s'étonner, quand on voit que des variations utiles à l'homme se sont certainement produites, que d'autres variations, utiles à l'animal dans la grande et terrible bataille de la vie, se produisent dans le cours de nombreuses générations ? Si ce fait est admis, pouvons-nous douter (il faut toujours se rappeler qu'il naît beaucoup plus d'individus qu'il n'en peut vivre) que les individus possédant un avantage quelconque, quelque léger qu'il soit d'ailleurs, aient la meilleure chance de vivre et de se reproduire ? Nous pouvons être certains, d'autre part, que toute variation, si peu nuisible qu'elle soit à l'individu, entraîne forcément la disparition de celui-ci. J'ai donné le nom de sélection naturelle ou de persistance du plus apte à cette conservation des différences

et des variations individuelles favorables et à cette élimination des variations nuisibles. Les variations insignifiantes, c'est-à-dire qui ne sont ni utiles ni nuisibles à l'individu, ne sont certainement pas affectées par la sélection naturelle et demeurent à l'état d'éléments variables, tels que peut-être ceux que nous remarquons chez certaines espèces polymorphes, ou finissent par se fixer, grâce à la nature de l'organisme et à celle des conditions d'existence (Darwin, *L'origine des espèces*, 86).

La sélection naturelle ne peut déterminer chez un individu une conformation qui lui serait plus nuisible qu'utile, car elle ne peut agir que par et pour son bien. Comme Paley l'a fait remarquer, aucun organe ne se forme dans le but de causer une douleur ou de porter un préjudice à son possesseur. Si l'on établit équitablement la balance du bien et du mal causés par chaque partie, on s'apercevra qu'en somme chacune d'elles est avantageuse. Si, dans le cours des temps, dans des conditions d'existence nouvelles, une partie quelconque devient nuisible, elle se modifie ; s'il n'en est pas ainsi, l'être s'éteint, comme tant de millions d'autres êtres se sont éteints avant lui (Darwin, *L'origine des espèces*, 221).

Je dois faire remarquer que j'emploie le terme de lutte pour l'existence dans le sens général et métaphorique, ce qui implique les relations mutuelles de dépendance des êtres organisés, et, ce qui est plus important, non seulement la vie de l'individu, mais son aptitude ou sa réussite à laisser des descendants (Darwin, *L'origine des espèces*, 68).

On peut dire, par métaphore, que la sélection naturelle recherche, à chaque instant et dans le monde entier, les variations les plus légères ; elle repousse celles qui sont nuisibles, elle conserve et accumule celles qui sont utiles ; elle travaille en silence, insensiblement, partout et toujours, dès que l'occasion s'en présente, pour améliorer tous les êtres organisés relativement à leurs conditions d'existence organiques et inorganiques (Darwin, *L'origine des espèces*, 90).

La sélection naturelle agit uniquement au moyen de la conservation des variations utiles à certains égards, variations qui persistent en raison de cette utilité même (Darwin, *L'origine des espèces*, 117).

Si une conformation utile devient moins utile dans de nouvelles conditions d'existence, la diminution de cette conformation s'ensuivra certainement, car il est avantageux pour l'individu de ne pas gaspiller de la nourriture au profit d'une conformation inutile. C'est ainsi, je crois, que la sélection naturelle tend, à la longue, à diminuer toutes les parties de l'organisation, dès qu'elles deviennent superflues en raison d'un changement d'habitudes ; mais elle ne tend en aucune façon à développer proportionnellement les autres parties. Inversement, la sélection naturelle peut parfaitement réussir à développer considérablement un organe, sans entraîner, comme compensation indispensable, la réduction de quelques parties adjacentes (Darwin, *L'origine des espèces*, 160-161) ».

Ainsi, comme le fait remarquer Pichot (1993), l'un des mots qui apparaissent le plus souvent dans *L'Origine des espèces*, est le mot utilité avec ses dérivés. Il s'agit de l'utilité pour l'être vivant lui-même. Une fois l'utilité d'un caractère trouvé, son explication darwinienne est élucidée.

2) Les variations individuelles

Pour Darwin la sélection ne peut agir que si la nature lui présente des individus variés à l'intérieur de la même espèce, et pour qu'il y ait une transformation des espèces, il faut que ces variations soient héréditaires, les différences non héréditaires n'intéressent pas Darwin qui dit que :

« Toute variation non héréditaire est sans intérêt pour nous. Mais le nombre et la diversité des déviations de conformation transmissibles par hérédité, qu'elles soient insignifiantes ou qu'elles aient une importance physiologique considérable, sont presque infinis (Darwin, L'origine des espèces, 13) ».

Ces déviations de conformation transmissibles par hérédité sont les mutations, notion bien sûr inconnue de Darwin.

Selon Pichot (2004), Darwin reconnaît qu'il ignore l'origine des variations individuelles héréditaires. Il les classe en quatre groupes :

- a) les variations spontanées dont il parle très peu
- b) l'action des conditions de vie sur l'être entier. Cette action dépend à la fois des conditions externes et de l'organisation de l'individu qui y est soumis : « Autant que je puis en juger, après avoir longuement étudié ce sujet, les conditions de la vie paraissent agir de deux façons distinctes : directement sur l'organisation entière ou sur certaines parties seulement, et indirectement en affectant le système reproducteur. Quant à l'action directe, nous devons nous rappeler que, dans tous les cas, comme l'a fait dernièrement remarquer le professeur Weismann, et comme je l'ai incidemment démontré dans mon ouvrage sur la Variation à l'état domestique, nous devons nous rappeler, dis-je, que cette action comporte deux facteurs : la nature de l'organisme et la nature des conditions. Le premier de ces facteurs semble être de beaucoup le plus important; car, autant toutefois que nous en pouvons juger, des variations presque semblables se produisent quelquefois dans des conditions différentes, et, d'autre part, des variations différentes se produisent dans des conditions qui paraissent presque uniformes. Les effets sur la descendance sont définis ou indéfinis. On peut les considérer comme définis quand tous, ou presque tous les descendants d'individus soumis à certaines conditions d'existence pendant plusieurs générations, se modifient de la même manière. Il est extrêmement difficile de spécifier l'étendue des changements qui ont été définitivement produits de cette façon. Toutefois, on ne peut guère avoir de doute relativement à de nombreuses modifications très légères, telles que : modifications de la taille provenant de la quantité de nourriture ; modifications de la couleur provenant de la nature de l'alimentation ; modifications dans l'épaisseur de la peau et de la fourrure provenant de la nature du climat, etc. Chacune des variations infinies que nous remarquons dans le plumage de nos oiseaux de basse-cour doit être le résultat d'une cause efficace ; or, si la même cause agissait uniformément, pendant une longue série de générations, sur un grand nombre d'individus, ils se modifieraient probablement tous de la même manière.[...]

Le changement des conditions produit beaucoup plus souvent une variabilité indéfinie qu'une variabilité définie, et la première a probablement joué un rôle beaucoup plus important que la seconde dans la formation de nos races domestiques. Cette variabilité indéfinie se traduit par les innombrables petites particularités qui distinguent les individus d'une même espèce, particularités que l'on ne peut attribuer, en vertu de l'hérédité, ni au père, ni à la mère, ni à un ancêtre plus éloigné. Des différences considérables apparaissent même parfois chez les jeunes d'une même portée, ou chez les plantes nées de graines provenant d'une même capsule. A de longs intervalles, on voit surgir des déviations de conformation assez fortement prononcées pour mériter la qualification de monstruosité ; ces déviations affectent quelques individus, au milieu de millions d'autres élevés dans le même pays et nourris presque de la même manière ; toutefois, on ne peut établir une ligne absolue de démarcation entre les

monstruosités et les simples variations. On peut considérer comme les effets indéfinis des conditions d'existence, sur chaque organisme individuel, tous ces changements de conformation, qu'ils soient peu prononcés ou qu'ils le soient beaucoup, qui se manifestent chez un grand nombre d'individus vivant ensemble. On pourrait comparer ces effets indéfinis aux effets d'un refroidissement; lequel affecte différentes personnes de façon indéfinie, selon leur état de santé ou leur constitution, se traduisant chez les unes par un rhume de poitrine, chez les autres par un rhume de cerveau, chez celle-ci par un rhumatisme, chez celle-là par une inflammation de divers organes (Darwin, L'origine des espèces, 8-9) ».

c) l'action des conditions de vie sur le système reproducteur. Cette action, comme la précédente entraîne également des transformations définies ou indéfinies et Darwin ne la sépare de la précédente que parce que, selon lui, elle est très sensible aux conditions externes : « Passons à ce que j'ai appelé l'action indirecte du changement des conditions d'existence, c'est-à-dire les changements provenant de modifications affectant le système reproducteur. Deux causes principales nous autorisent à admettre l'existence de ces variations : l'extrême sensibilité du système reproducteur pour tout changement dans les conditions extérieures ; la grande analogie, constatée par Kölreuter et par d'autres naturalistes, entre la variabilité résultant du croisement d'espèces distinctes et celle qu'on peut observer chez les plantes et chez les animaux élevés dans des conditions nouvelles ou artificielles. Un grand nombre de faits témoignent de l'excessive sensibilité du système reproducteur pour tout changement, même insignifiant, dans les conditions ambiantes. Rien n'est plus facile que d'appivoiser un animal, mais rien n'est plus difficile que de l'amener à se reproduire en captivité, alors même que l'union des deux sexes s'opère facilement. Combien d'animaux ne se reproduisent pas, bien qu'on les laisse presque en liberté dans leur pays natal ! On attribue ordinairement ce fait, mais bien à tort, à une corruption des instincts. Beaucoup de plantes cultivées poussent avec la plus grande vigueur, et cependant elles ne produisent que fort rarement des graines ou n'en produisent même pas du tout. On a découvert, dans quelques cas, qu'un changement insignifiant, un peu plus ou un peu moins d'eau par exemple, à une époque particulière de la croissance, amène ou non chez la plante la production des graines. [...] En présence de ces deux ordres de faits, faut-il s'étonner que le système reproducteur agisse si irrégulièrement quand il fonctionne en captivité, et que les descendants soient un peu différents de leurs parents ? (Darwin, L'origine des espèces, 9-11) ».

Ici, également, Darwin propose toute une série d'explications possibles pour les variations, libre à chacun de choisir ce qui lui semble le plus vraisemblable.

d) l'usage et le non-usage des organes

Selon Darwin, l'hérédité des caractères acquis est, une source de variations individuelles mais qui est très différente de la mutation et du néo-darwinisme. Elle est affirmée très clairement en plusieurs endroits de L'origine des espèces, et même, assez curieusement, sur un mode qui est tout à fait "lamarckien", celui des effets de l'habitude, de l'usage et du non-usage des organes. En voici quelques exemples, dont certains viennent directement de Lamarck : c'est le cas de la cécité de la taupe et du cou de la girafe, où l'explication donnée par Darwin est curieusement complétée à la manière de Lamarck. Dans ces cas également, la sélection naturelle n'a plus un grand rôle : « Le changement des habitudes produit des effets héréditaires ; on pourrait citer, par exemple, l'époque de la floraison des plantes transportées d'un climat dans un autre. Chez les animaux, l'usage ou le non-usage des parties a une influence plus considérable encore. Ainsi, proportionnellement au reste du squelette, les os de l'aile pèsent moins et les os de la cuisse pèsent plus chez le canard domestique que chez le canard sauvage. Or, on peut incontestablement attribuer ce changement à ce que le canard domestique vole moins et marche plus que le canard sauvage. Nous pouvons encore citer, comme un des effets de l'usage des parties, le développement considérable, transmissible par

hérédité, des mamelles chez les vaches et chez les chèvres dans les pays où l'on a l'habitude de traire ces animaux, comparativement à l'état de ces organes dans d'autres pays. Tous les animaux domestiques ont, dans quelque pays, les oreilles pendantes ; on a attribué cette particularité au fait que ces animaux, ayant moins de causes d'alarmes, cessent de se servir des muscles de l'oreille, et cette opinion semble très fondée. (Darwin, L'origine des espèces, 12)

Les faits cités dans le premier chapitre ne permettent, je crois, aucun doute sur ce point : que l'usage, chez nos animaux domestiques renforce et développe certaines parties, tandis que le non-usage les diminue ; et, en outre, que ces modifications sont héréditaires. À l'état de nature, nous n'avons aucun terme de comparaison qui nous permette de juger des effets d'un usage ou d'un non-usage constant, car nous ne connaissons pas les formes type ; mais, beaucoup d'animaux possèdent des organes dont on ne peut expliquer la présence que par les effets du non-usage. Y a-t-il, comme le professeur Owen l'a fait remarquer, une anomalie plus grande dans la nature qu'un oiseau qui ne peut pas voler ; cependant, il y en a plusieurs dans cet état. [...] Les grands oiseaux qui se nourrissent sur le sol, ne s'envolent guère que pour échapper au danger ; il est donc probable que le défaut d'ailes, chez plusieurs oiseaux qui habitent actuellement ou qui, dernièrement encore, habitaient des îles océaniques, où ne se trouve aucune bête de proie, provient du non-usage des ailes. (Darwin, L'origine des espèces, 146-147)

Les taupes et quelques autres rongeurs fouisseurs ont les yeux rudimentaires, quelquefois même complètement recouverts d'une pellicule et de poils. Cet état des yeux est probablement dû à une diminution graduelle, provenant du non-usage, augmenté sans doute par la sélection naturelle. (Darwin, L'origine des espèces, 149)

Les habitudes sont héréditaires chez les plantes ; ainsi, par exemple, l'époque de la floraison, les heures consacrées au sommeil, la quantité de pluie nécessaire pour assurer la germination des graines, etc. (Darwin, L'origine des espèces, 152)

En résumé, nous pouvons conclure que l'habitude ou bien que l'usage et le non-usage des parties ont, dans quelques cas, joué un rôle considérable dans les modifications de la constitution de l'organisme ; nous pouvons conclure aussi que ces causes se sont souvent combinées avec la sélection naturelle de variations innées, et que les résultats sont souvent aussi dominés par cette dernière cause. (Darwin, L'origine des espèces, 155)

En ce qui concerne la girafe, la conservation continue des individus de quelque ruminant éteint, devant à la longueur de son cou, de ses jambes, etc., la faculté de brouter au-dessus de la hauteur moyenne, et la destruction continue de ceux qui ne pouvaient pas atteindre à la même hauteur, auraient suffi à produire ce quadrupède remarquable ; mais l'usage prolongé de toutes les parties, ainsi que l'hérédité, ont dû aussi contribuer d'une manière importante à leur coordination. (Darwin, L'origine des espèces, 268) ».

Ce n'est pas sur l'hérédité des caractères acquis que se fonde l'opposition de Darwin à Lamarck, mais sur la tendance des êtres vivants à se complexifier (or, c'est justement cette tendance à la complexification qui est en général oubliée lorsqu'on évoque Lamarck, et c'est justement en prêtant à Darwin cette idée d'une complexification des êtres vivants – qu'il reconnaît du bout des lèvres, en prenant bien soin de ne pas en faire une tendance – qu'on en fait le père d'une théorie de l'évolution "progressiste").

Il faut rappeler ici qu'au moment de la publication de L'origine des espèces ni les principes de la reproduction, ni ceux de l'hérédité ne sont encore connus.

En résumé de toute cette question, l'origine des variations individuelles héréditaires n'est pas précisée chez Darwin. Il admet à peu près toutes les possibilités, que ce soit la variation spontanée (sans cause connue), la variation indéfinie produite par l'action du milieu, la

variation définie produite également sous l'action du milieu, les habitudes, l'usage ou le non-usage des organes.

Darwin reconnaît cependant à la variabilité ce qu'il appelle des lois :

« La variabilité est soumise à bien des lois ; on en connaît imparfaitement quelques-unes, que je discuterai brièvement ci-après. Je désire m'occuper seulement ici de la variation par corrélation. Des changements importants qui se produisent chez l'embryon, ou chez la larve, entraînent presque toujours des changements analogues chez l'animal adulte. Chez les monstruosité, les effets de corrélations entre des parties complètement distinctes sont très curieux ; Isidore Geoffroy Saint-Hilaire cite des exemples nombreux dans son grand ouvrage sur cette question. Les éleveurs admettent que, lorsque les membres sont longs, la tête l'est presque toujours aussi. Quelques cas de corrélation sont extrêmement singuliers : ainsi, les chats entièrement blancs et qui ont les yeux bleus sont ordinairement sourds ; toutefois, M. Tait a constaté récemment que le fait est limité aux mâles. Les chiens dépourvus de poils ont la dentition imparfaite ; les pigeons à pattes emplumées ont des membranes entre les orteils antérieurs ; les pigeons à bec court ont les pieds petits ; les pigeons à bec long ont les pieds grands. Il en résulte donc que l'homme, en continuant toujours à choisir, et, par conséquent, à développer une particularité quelconque, modifie, sans en avoir l'intention, d'autres parties de l'organisme, en vertu des lois mystérieuses de la corrélation (Darwin, L'origine des espèces, 12-13) ».

Darwin, comme nous l'avons vu, croit à l'hérédité des caractères acquis et il dit que l'hérédité tend à donner des enfants identiques aux parents, que leurs caractères aient été hérités ou acquis : « Ce lien est tout simplement l'hérédité, cette cause qui, seule, autant que nous le sachions d'une manière positive, tend à produire des organismes tout à fait semblables les uns aux autres, ou, comme on le voit dans le cas des variétés, presque semblables (Darwin, L'origine des espèces, 428) ».

Ce presque semblable est indispensable à Darwin car, pour lui, les variations sont dues au milieu et non au système reproducteur : « Quelques savants croient qu'une des fonctions du système reproducteur consiste autant à produire des différences individuelles, ou des petites déviations de structure, qu'à rendre les descendants semblables à leurs parents. Mais, le fait que les variations et les monstruosité se présentent beaucoup plus souvent à l'état domestique qu'à l'état de nature, le fait que les espèces ayant un habitat très étendu sont plus variables que celles ayant un habitat restreint, nous autorisent à conclure que la variabilité doit avoir ordinairement quelque rapport avec les conditions d'existence auxquelles chaque espèce a été soumise pendant plusieurs générations successives. J'ai essayé de démontrer, dans le premier chapitre, que les changements des conditions agissent de deux façons : directement, sur l'organisation entière, ou sur certaines parties seulement de l'organisme ; indirectement, au moyen du système reproducteur. En tout cas, il y a deux facteurs : la nature de l'organisme, qui est de beaucoup le plus important des deux, et la nature des conditions ambiantes (Darwin, L'origine des espèces, 144) ».

On peut maintenant récapituler la théorie darwinienne en envisageant la complexification des êtres vivants, l'ordre naturel et la finalité et Darwin et l'évolution

3) La complexification des êtres vivants

Pour Darwin, il n'y a pas de tendance à la complexification chez les êtres vivants. C'est essentiellement par cela qu'il s'oppose à Lamarck.

Chez Lamarck, l'être vivant tend à se complexifier, et la reproduction prolonge, à travers les générations, la tendance individuelle de l'être vivant à se complexifier ; chez Darwin, l'être vivant tend à se reproduire identique à lui-même, et l'évolution ne s'explique que par la

superposition d'une variabilité inexpliquée (et externe, sinon accidentelle) à cette reproduction du semblable.

Darwin admet toutefois le principe qui relie la complexité à la possession d'appareils différenciés et spécialisés pour réaliser différentes fonctions : « Mais nous abordons ici un sujet fort compliqué, car les naturalistes n'ont pas encore défini, d'une façon satisfaisante pour tous, ce que l'on doit entendre par un "progrès de l'organisation". Pour les vertébrés, il s'agit clairement d'un progrès intellectuel et d'une conformation se rapprochant de celle de l'homme. On pourrait penser que la somme des changements qui se produisent dans les différentes parties et dans les différents organes, au moyen de développements successifs depuis l'embryon jusqu'à la maturité, suffit comme terme de comparaison ; mais il y a des cas, certains crustacés parasites par exemple, chez lesquels plusieurs parties de la conformation deviennent moins parfaites, de telle sorte que l'animal adulte n'est certainement pas supérieur à la larve. Le critérium de von Baer semble le plus généralement applicable et le meilleur, c'est-à-dire l'étendue de la différenciation des parties d'un même être et la spécialisation de ces parties pour différentes fonctions, ce à quoi j'ajouterai : à l'état adulte ; ou, comme le dirait Milne-Edwards, le perfectionnement de la division du travail physiologique. (Darwin, *L'origine des espèces*, 133) ».

Une fois ce principe admis, les organes spécialisés sont considérés comme des facteurs positifs dans la sélection naturelle. Une espèce élimine celle qui la précède parce qu'elle est plus apte à vivre, du fait notamment qu'elle possède des organes mieux différenciés et plus spécialisés. Cependant, comme le dit Pichot (2004,821) Darwin ne l'admet manifestement qu'à contrecœur : « Bien que nous n'ayons aucune preuve certaine de l'existence d'une tendance innée des êtres organisés vers un développement progressif, ce progrès résulte nécessairement de l'action continue de la sélection naturelle, comme j'ai cherché à le démontrer dans le quatrième chapitre. La meilleure définition qu'on ait jamais donnée de l'élévation à un degré plus élevé des types de l'organisation, repose sur le degré de spécialisation ou de différenciation que les organes ont atteint; or, cette division du travail paraît être le but vers lequel tend la sélection naturelle, car les parties ou organes sont alors mis à même d'accomplir leurs diverses fonctions d'une manière toujours plus efficace (Darwin, *L'origine des espèces*, 238-239).

Dans un sens plus général, les espèces nouvelles deviennent supérieures à celles qui les ont précédées ; car elles ont, dans la lutte pour l'existence, à l'emporter sur toutes les formes antérieures avec lesquelles elles se trouvent en concurrence active. Nous pouvons donc conclure que, si l'on pouvait mettre en concurrence, dans des conditions de climat à peu près identiques, les habitants de l'époque éocène avec ceux du monde actuel, ceux-ci l'emporteraient sur les premiers et les extermineraient ; de même aussi, les habitants de l'époque éocène l'emporteraient sur les formes de la période secondaire, et celles-ci sur les formes paléozoïques. De telle sorte que cette épreuve fondamentale de la victoire dans la lutte pour l'existence, aussi bien que le fait de la spécialisation des organes, tendent à prouver que les formes modernes doivent, d'après la théorie de la sélection naturelle, être plus élevées que les formes anciennes. En est-il ainsi ? L'immense majorité des paléontologistes répondrait par l'affirmative, et leur réponse, bien que la preuve en soit difficile, doit être admise comme vraie. (Darwin, *L'origine des espèces*, 412) [dans les premières versions, cette dernière phrase était rédigée ainsi : La grande majorité des paléontologistes répondraient affirmativement ; mais, après avoir lu les discussions soutenues à ce sujet par Lyell et les opinions du Dr Hooker à l'égard des plantes, je ne saurais adopter cette manière de voir qu'avec quelques restrictions ; néanmoins, on peut présumer que les recherches géologiques fourniront des preuves plus décisives de la loi du progrès général (Darwin, *L'origine des espèces*, trad. C. Royer, tome II page 350)].

La question de savoir si l'ensemble de l'organisation a progressé constitue de toute façon un problème fort compliqué. Les archives géologiques, toujours fort incomplètes, ne remontent pas assez haut pour qu'on puisse établir avec une netteté incontestable que, pendant le temps dont l'histoire nous est connue, l'organisation a fait de grands progrès. Aujourd'hui même, si l'on compare les uns aux autres les membres d'une même classe, les naturalistes ne sont pas d'accord pour décider quelles sont les formes les plus élevées. Ainsi, les uns regardent les sélaciens ou requins comme les plus élevés dans la série des poissons, parce qu'ils se rapprochent des reptiles par certains points importants de leur conformation ; d'autres donnent le premier rang aux téléostéens. [...] Il semble complètement impossible de juger de la supériorité relative des types appartenant à des classes distinctes ; car qui pourra, par exemple, décider si une seiche est plus élevée qu'une abeille, cet insecte auquel von Baer attribuait "une organisation supérieure à celle d'un poisson, bien que construit sur un tout autre modèle" ? (Darwin, L'origine des espèces, 413-414) ».

Ainsi, Darwin, s'il admet que quelquefois une organisation complexe est supérieure à une organisation simple, ce qui entraîne une complexification, d'autres fois, une organisation simple est suffisante.

4) L'ordre naturel et la finalité.

Pour Darwin l'évolution des espèces n'a plus rien de nécessaire, elle ne dépend que des variations individuelles et des variations du milieu sélectif. Si, comme le dit Pichot (2004,826), il s'en était tenu là, il aurait eu une conception cohérente. Malheureusement, il va reprendre à Lamarck l'idée que la classification des espèces doit être généalogique. Or, cette classification était déjà bien dessinée en son temps, et elle découvrait un certain ordre, notamment celui d'une complexification progressive, qui s'accordait mal avec une transformation erratique des espèces. Darwin a ici une position paradoxale : « Nous avons donc là un grand nombre d'espèces, descendant d'un ancêtre unique, groupées en genres ; ceux-ci en sous-familles, en familles et en ordres, le tout constituant une grande classe. C'est ainsi, selon moi, que s'explique ce grand fait de la subordination naturelle de tous les êtres organisés en groupes subordonnés à d'autres groupes, fait auquel nous n'accordons pas toujours toute l'attention qu'il mérite, parce qu'il nous est trop familier. On peut, sans doute, classer de plusieurs manières les êtres organisés, comme beaucoup d'autres objets, soit artificiellement d'après leurs caractères isolés, ou plus naturellement, d'après l'ensemble de leurs caractères. Nous savons, par exemple, qu'on peut classer ainsi les minéraux et les substances élémentaires ; dans ce cas, il n'existe, bien entendu, aucun rapport généalogique ; on ne saurait donc alléguer aucune raison à leur division en groupes. Mais, pour les êtres organisés, le cas est différent, et l'hypothèse que je viens d'exposer explique leur arrangement naturel en groupes subordonnés à d'autres groupes, fait dont une autre explication n'a pas encore été tentée. (Darwin, L'origine des espèces, 488-489) ».

Pichot (2004, 834-838) résume ainsi ce paradoxe : « Cuvier faisait reposer la classification sur l'organisation des êtres vivants, et il en concluait au fixisme. Lamarck faisait reposer la classification sur une généalogie qui réalisait, imparfaitement, un ordre naturel fondé sur l'organisation. Darwin ne veut admettre qu'une généalogie n'impliquant aucun ordre naturel fondé sur l'organisation. Nous allons revenir sur les motivations de Darwin. Notons ici que ce refus d'un ordre naturel va se perpétuer quasiment inchangé dans le darwinisme ultérieur. On trouve encore aujourd'hui des éloges de la contingence, souvent présentée comme une grande victoire sur la finalité biologique : si les circonstances avaient été autres, les êtres vivants auraient été autres, donc les formes vivantes n'ont pas été créées par Dieu, ni dotées par celui-ci d'une structure stable et finalisée. Pourtant, de manière générale, un chimiste n'aurait pas l'idée de rattacher la classification de Mendéléév (qui est un "ordre naturel" des éléments chimiques) à un Dieu créateur. Et un cristallographe ne verrait pas Dieu

dans le système de symétries des cristaux. On comprend mal pourquoi il devrait en être autrement en biologie ».

Darwin ne voulait pas d'un ordre naturel car un tel ordre est inhérent à un Créateur, et renvoyait ainsi au fixisme et au créationnisme, comme le démontre un changement d'opinion entre sa jeunesse et son âge mûr : « Pour passer l'examen de bachelier, il était également nécessaire de posséder les Évidences du Christianisme de Paley et sa Philosophie morale. J'y mis un grand soin, et je suis convaincu que j'aurais pu transcrire la totalité des Évidences avec une correction parfaite, mais non, bien sûr, dans la langue de Paley. La logique de ce livre, et je puis ajouter, de sa Théologie naturelle, me procura autant de plaisir qu'Euclide. L'étude attentive de ces ouvrages, sans rien essayer d'en apprendre par cœur, fut la seule partie du cursus académique qui, comme je le sentais alors et comme je le crois encore, se révéla de quelque utilité pour l'éducation de mon esprit. Je ne me préoccupais pas à cette époque des prémisses de Paley ; m'y fiant d'emblée, j'étais charmé et convaincu par la longue chaîne de son argumentation (Darwin, La vie d'un naturaliste à l'époque victorienne, autobiographie, Belin, Paris 1985, pp. 43-44).

Le vieil argument d'une finalité dans la nature, comme le présente Paley, qui me semblait autrefois si concluant, est tombé depuis la découverte de la loi de la sélection naturelle. Désormais nous ne pouvons plus prétendre que la belle charnière d'une coquille bivalve doive avoir été faite par un être intelligent, comme la charnière d'une porte par l'homme. Il ne semble pas qu'il y ait une plus grande finalité dans la variabilité des êtres organiques ou dans l'action de la sélection naturelle, que dans la direction où souffle le vent (Darwin, La vie d'un naturaliste à l'époque victorienne, autobiographie, Belin, Paris 1985, p. 72) ».

Pour Paley (1802), l'existence d'organes adaptés à leur fonction témoigne de l'existence de Dieu, alors que pour Darwin, ces organes ont été sélectionnés pour leur utilité.

5) Darwin et l'évolution

Darwin est considéré comme le père de la théorie de l'évolution. Or le mot évolution n'apparaît que dans la sixième édition de L'origine des espèces.

Selon Pichot (2004), Darwin voulait renverser le créationnisme à l'aide de la sélection naturelle. Darwin y explique même que s'il a accordé trop d'importance à celle-ci, c'est parce qu'il était parti du fixisme de Paley, qui accordait à chaque organe une utilité particulière (pour laquelle un Dieu sage et bienveillant l'avait fabriqué). Du coup, Darwin a, lui aussi, accordé trop d'importance à ces questions d'utilité, parce qu'il s'est contenté d'inverser le système de Paley (qu'il prétend, faussement, avoir été la croyance généralement admise avant 1859). On voit donc bien ici l'origine de sa théorie de la transformation des espèces : renverser le créationnisme de Paley en le retournant grâce à la notion de sélection naturelle (et non pas expliquer les êtres vivants par les lois de la physique, comme le voulait Lamarck qui se souciait assez peu de la théologie naturelle). L'approche philosophique est complètement différente ; Lamarck se préoccupait de lois physiques et, secondairement, d'un ordre de la nature (résultant du jeu de ces lois) ; Darwin ne se préoccupe aucunement des lois physiques, mais seulement d'un ordre naturel finalisé, qu'il veut à la fois renverser et expliquer par une sélection naturelle fondée sur la notion galénique d'utilité des organes (au lieu d'un Créateur). Sa thèse n'est qu'un retournement de la théologie naturelle, et aucunement une théorie de l'évolution destinée à compléter l'explication physico-chimique des êtres vivants, (Pichot, 2004) : « J'admets maintenant que, dans les premières éditions de L'origine des espèces, j'ai probablement attribué un rôle trop considérable à l'action de la sélection naturelle ou à la persistance du plus apte. J'ai donc modifié la cinquième édition de cet ouvrage de manière à limiter mes remarques aux adaptations de structure ; mais je suis convaincu, et les recherches

faites pendant ces quelques dernières années fortifient chez moi cette conviction, qu'on découvrira l'utilité de beaucoup de conformations qui nous paraissent aujourd'hui inutiles et qu'il faudra, par conséquent, les faire rentrer dans la sphère d'action de la sélection naturelle. Néanmoins je n'ai pas, autrefois, suffisamment appuyé sur l'existence de beaucoup de ces conformations qui, autant que nous pouvons en juger, paraissent n'être ni avantageuses ni nuisibles ; et c'est là, je crois, l'une des omissions les plus graves qu'on ait pu relever, jusqu'à présent, dans mon ouvrage. Qu'il me soit permis de dire comme excuse que j'avais en vue deux objets distincts : le premier, de démontrer que l'espèce n'a pas été créée séparément, et le second, que la sélection naturelle a été l'agent modificateur principal, bien qu'elle ait été largement aidée par les effets héréditaires de l'habitude, et un peu par l'action directe des conditions ambiantes. Toutefois je n'ai pu m'affranchir suffisamment de l'influence de mon ancienne croyance, alors généralement admise, à la création de chaque espèce dans un but spécial ; ce qui m'a conduit à supposer tacitement que chaque détail de conformation, les rudiments exceptés, devait avoir quelque utilité spéciale, bien que non reconnue. Avec cette idée dans l'esprit, on est naturellement entraîné à étendre trop loin l'action de la sélection naturelle dans le passé ou dans le présent (Darwin, La descendance de l'homme, 1,62) ».

On peut ici laisser conclure Pichot (2004,845-849)

« Le rôle que le darwinisme (mais pas Darwin, qui n'a rien vu de tout cela) a donné à la théorie de l'évolution dans l'explication biologique est exactement l'inverse de celui que lui avait donné Lamarck. Dans les deux cas, le problème à résoudre est celui de l'explication des êtres vivants (et plus spécialement des êtres complexes) par les lois physico-chimiques. Le lamarckisme et le darwinisme ont tous deux recours à une explication historique. Dans le cas de Lamarck, l'explication historique consiste en une canalisation du jeu des lois physico-chimiques dans une organisation particulière pendant un temps très long. Le darwinisme, lui, considère que les contraintes physiques sont applicables dans l'explication actuelle (le fonctionnement) mais qu'elles ne le sont pas dans l'explication historique (l'évolution est largement contingente). Alors que l'explication historique lamarckienne ajoutait des contraintes organisationnelles aux contraintes physiques, le darwinisme supprime les contraintes physiques dans l'évolution (en y introduisant le hasard et une sélection qui ne relève pas de principes de stabilité physique, mais d'un finalisme utilitaire de type galénique). L'histoire est désormais censée pouvoir produire à peu près n'importe quoi (le hasard l'a libérée de la physique) : si elle a produit les êtres vivants actuels c'est purement contingent (les contraintes physiologiques internes étant négligées, la seule nécessité est celle d'une adaptation à un milieu qui est, lui aussi, contingent ; l'adaptation n'étant pas, en outre, une notion physique) ».

On parle habituellement du transformisme de Lamarck et de l'évolution de Darwin, parce que le mot évolution n'avait pas au temps de Lamarck le même sens qu'au temps de Darwin et d'aujourd'hui. En réalité, il faudrait inverser les termes : le transformisme de Lamarck est une véritable évolution, l'évolution darwinienne est surtout une transformation adaptative des espèces (plus ou moins bien étendue en une vague progression des formes). Chez Lamarck, la complexification était une nécessité théorique de l'évolution, elle en était l'ossature qui permettait d'expliquer les formes complexes à partir des formes simples "à l'aide des seules lois physiques". Chez Darwin, la complexification n'a pas plus de nécessité que l'évolution elle-même ; il ne s'agit plus d'expliquer les formes complexes par un cheminement à la fois historique et physique, mais de rendre compte de la diversité et de l'adaptation des espèces actuelles par une suite de transformations aléatoires, dépendant uniquement des variations individuelles (non expliquées) et de la sélection par le milieu. Ceci fut déjà compris, à l'époque, c'est ainsi que, de Quatrefages (1892), qui était anti-darwinien,

pouvait-il écrire : "À tout prendre, le darwinisme est bien moins la doctrine de ce que nous appelons le progrès que celle de l'adaptation."

Darwin a intitulé son livre *L'origine des espèces*, et non pas *L'évolution des espèces*, car il ne s'agissait pas pour lui d'expliquer l'origine première des espèces, leur origine temporelle lointaine, par tout un cheminement commençant à l'origine de la vie et aboutissant à l'homme, mais beaucoup plus simplement d'expliquer le fait qu'il y a des espèces différentes et adaptées à leur milieu, d'expliquer l'origine de cette diversité des espèces et l'origine de leur adaptation, et cela par une transformation adaptative (au lieu d'un créationnisme). L'extension de cette explication en ce que nous appelons aujourd'hui évolution, qui part de l'origine de la vie et finit à l'homme, est assez accessoire dans *L'origine des espèces* ; une telle évolution est juste évoquée comme une conséquence de la diversification adaptative, mais elle est peu et mal étudiée.

Le cas de Darwin est décidément bien étrange. Il serait à peine exagéré de dire que l'évolution darwinienne est née d'une méprise. Celle de l'évêque d'Oxford qui accusait Darwin de vouloir faire descendre l'homme du singe, celle de C. Royer qui, dans sa préface, parlait d'évolution et de progrès, et celle de la plupart des lecteurs de *L'origine des espèces*. Les uns et les autres ont compris sa thèse comme s'il s'agissait d'une nouvelle mouture du lamarckisme (malgré les protestations de Darwin, qui ne voulait pas de cet apparentement avec Lamarck, mais qui, vu la gloire qu'il en a retirée, s'est finalement "résigné" à être le père d'une théorie de l'évolution)¹ » (Pichot, 2004).

A l'époque de la parution de *L'Origine des espèces*, le fixisme était battu en brèche. Contrairement à ce qu'affirmait Darwin, l'idée d'évolution était en train de s'affirmer. Le transformisme de Lamarck était incomplet et désuet. Darwin apporta au transformisme la théorie qui lui manquait, même si la théorie de Darwin, comme nous l'avons vu, était imparfaite et contenait des contradictions et des erreurs.

¹ Il existe une correspondance entre Darwin et Lyell qui montre bien que *L'origine des espèces* a été comprise comme une "amélioration" de la théorie de Lamarck, et le refus qu'a opposé Darwin à une telle interprétation (lettres citées par M. Landrieu, *Lamarck, le fondateur du transformisme*, pp 434-435). Pour ce qui concerne la lecture de Darwin comme une reprise de la conception lamarckienne, voir aussi les différents auteurs cités par G. Laurent, *Paléontologie et évolution en France de Cuvier-Lamarck à Darwin*, Éditions du CTHS, Paris 1987, pages 492-493

ANNEXE 3 : WALLACE

Wallace avait quitté le collège à l'âge de treize ans, et servi d'assistant à son frère, géomètre-arpenteur, durant les sept années suivantes. Parcourant sans cesse landes et montagnes, il devint un naturaliste enthousiaste. Wallace dépensait tout ce qu'il gagnait pour acheter des livres et il fréquentait assidûment les bibliothèques publiques pour y lire tout ce qui était disponible. Il collectionna d'abord les plantes, puis, devenu l'ami de l'entomologiste Henry Walter Bates, il y ajouta les papillons et les coléoptères. Plus encore que Darwin, il fut stimulé par ses lectures. Le *Journal of Researches* de Darwin, et le *Personal Narrative* de Humboldt, poussèrent les deux jeunes naturalistes à partir, en avril 1848, pour l'Amazonie, avec l'idée bien arrêtée de « réunir des faits, comme M. Wallace l'a exprimé dans une de ses lettres, dans le but de résoudre le problème de l'origine des espèces, sujet sur lequel nous avons conversé et correspondu beaucoup tous les deux », après avoir lu les *Vestiges* à l'automne de 1845 (Bates, 1863, VII). Les grands affluents de l'Amazone découpent le bassin en massifs forestiers isolés les uns des autres, de sorte que beaucoup de groupes d'espèces sont distribués parapatricement comme dans un archipel. Se rappelant cela cinquante ans plus tard, Wallace écrivait : « Depuis que j'avais lu les *Vestiges of Creation*, avant d'aller en Amazonie, j'avais réfléchi à la grande énigme que représentait le processus réel par lequel sont produites les nouvelles espèces, avec leurs adaptations à leurs conditions d'existence. Pour ma part, je pensais que [chaque espèce] était le résultat direct de la modification d'une espèce préexistante au moyen du processus ordinaire de la génération, ainsi qu'il avait été postulé dans les *Vestiges of Creation* ». Wallace n'était pas très attaché à la religion, par conséquent il avait beaucoup moins de difficultés à accepter l'évolution des espèces que Lyell ou Agassiz.

Nous ne saurons jamais dans quelle mesure l'observation de la distribution des espèces en Amazonie aida Wallace à forger ses idées au sujet de l'évolution. Quatre ans plus tard, laissant Bates derrière lui, il regagna l'Europe, mais une catastrophe survint en cours de route. Le bateau sur lequel il voyageait prit feu (le 6 août 1852) et sombra, emportant ses magnifiques collections, et une grande part de ses journaux, notes et dossiers. Cependant, en reconstituant ses archives de mémoire, il montra, en 1853, que la distribution des nombreuses espèces apparentées de singes, d'oiseaux mauvais voiliers et de papillons, était délimitée par l'Amazone et ses affluents. Nullement découragé par la perte du fruit de quatre années de travail en Amérique du Sud, Wallace fit tout de suite des plans pour une nouvelle expédition et choisit l'archipel malais comme le lieu le plus convenable pour l'étude de l'origine des espèces (McKinney, 1972: 27). Il quitta l'Angleterre au début de mars 1854, et moins d'un an plus tard (février 1855), il écrivit son célèbre article « Sur la loi qui a présidé à l'introduction de nouvelles espèces ». A son ami Bates, avec qui il avait discuté de l'évolution avant et durant leur séjour en Amazonie, il écrivit : « J'ai l'impression que pour les personnes qui n'ont pas beaucoup pensé au sujet, mon papier sur la succession des espèces ne sera pas aussi clair que pour toi. » Bien sûr, il ne s'agit là que d'une préfiguration de la théorie, non de sa formulation complète. Ce que Wallace avait réellement essayé de faire, c'était de résoudre le problème posé par Lyell, de l'introduction de nouvelles espèces. Nous savons à présent d'après ses carnets inédits (McKinney, 1993) que Wallace avait rejeté, dès 1854, l'assertion de Lyell selon laquelle les espèces ne varient qu'à l'intérieur de certaines limites, et qu'il était arrivé à la conclusion que le monde organique change très lentement et continuellement durant de très longs espaces de temps. Bien que le rejet de la notion de fixité des espèces lui permît d'admettre l'évolution lamarckienne verticale, cela ne résolvait pas le problème du remplacement des espèces éteintes. L'introduction des nouvelles espèces restait une énigme, et Wallace s'y attaqua. Comme il le dit nettement dans son article de 1855, la géographie, c'est-à-dire l'observation de la distribution des espèces en Amazonie et dans l'archipel malais,

lui donna la réponse : « Les espèces les plus étroitement apparentées se rencontrent dans le même site, ou dans des sites très voisins et donc, la séquence naturelle des espèces d'après leurs affinités est également géographique. » Cette observation le conduisit à la loi suivante : Toute espèce est venue à l'existence en coïncidant dans le temps et dans l'espace avec une espèce préexistante étroitement apparentée. En disant « [...] soit dans le même site, soit dans des sites étroitement avoisinants », Wallace obscurcissait la localisation strictement géographique des espèces naissantes, ce que Wagner avait vu. Néanmoins, le processus de division d'une espèce parentale en deux espèces-filles (ou davantage), lorsqu'on le prend en sens inverse, conduit automatiquement au concept de la descendance d'ancêtres communs et aux arbres phylogénétiques. En résumé, Wallace avait audacieusement campé une théorie de l'évolution sur des bases empiriques, c'est-à-dire sur l'observation des distributions des espèces apparentées.

En 1858, Darwin était arrivé à sa théorie de l'évolution basée sur la sélection naturelle, comme nous l'avons vu ailleurs. Or Wallace était arrivé à la même interprétation de l'évolution avant Darwin.

Plus loin, nous examinerons de près la découverte du principe de la sélection naturelle de Wallace, mais voyons d'abord le rôle qu'il a joué en obligeant Darwin à accélérer la publication de son livre sur l'Origine des espèces.

En 1955, Wallace publia son célèbre article : Sur la loi qui a présidé à l'introduction de nouvelles espèces.

« Les faits prouvés par la géologie sont brièvement les suivants : que pendant une période immense mais inconnue, la surface de la terre a subi des changements successifs ; la terre a été recouverte par l'océan, alors qu'une terre "fraîche" nouvelle s'est levée ; les chaînes de montagne se sont élevées, des îles ont été formées dans les continents, et les continents ont été submergés jusqu'à ce qu'ils deviennent des îles et ces changements ont eu lieu, non seulement une fois, mais peut-être des centaines ; peut-être des millions de fois... Après un certain intervalle, pas une seule espèce n'existait qui avait vécu au commencement de cette période... L'état actuel de la vie organique est clairement dérivé, par un processus d'extinction graduelle et de création d'espèces, de celui des dernières périodes géologiques...

La loi suivante peut être déduite (de ces faits géographiques et géologiques) : chaque espèce est venue à l'existence, coïncidant à la fois dans l'espace et le temps, avec une espèce pré-existante étroitement apparentée ». Cette loi est encore appelée loi de Sarawak, du nom de l'endroit de l'archipel malais où Wallace la postula. Il continue par :

« Lorsqu'une chaîne de montagne a atteint une grande altitude, et est restée ainsi pendant une longue période géologique, les espèces des deux côtés et près de leurs bases seront souvent très différentes des espèces représentatives de certains genres survenant et même des genres entiers particuliers à un côté seulement, comme cela est remarquablement observé dans les Andes et les Montagnes Rocheuses. Un phénomène similaire survient lorsqu'une île a été séparée d'un continent à une période très précoce. La mer, peu profonde, entre la Péninsule de Malacca, Java, Sumatra et Bornéo, était probablement un continent ou une grande île à une époque précédente, et a dû être submergée lorsque les chaînes volcaniques de Java et de Sumatra se sont élevées. Nous en observons les résultats organiques dans le nombre considérable d'espèces d'animaux communs à quelques unes ou à toutes ces régions...

Une région ayant des espèces, des genres et des familles entières qui lui sont particuliers, cela sera le résultat nécessaire de ce qu'elle a été isolée pendant une longue période, suffisante pour que de nombreuses espèces soient créées... lorsque d'autres ont été

éteintes, et ainsi fait que le groupe paraît isolé ». Wallace cite comme exemples les oiseaux Sylviidae d'Europe et les Sylvicolidae d'Amérique du Nord, les Meliconidae d'Amérique du Sud et les Euploeas de l'Est. « Les Iles Galápagos qui contiennent des petits groupes de plantes et d'animaux particuliers, mais plus étroitement apparentés à ceux d'Amérique du Sud, n'ont pas, jusqu'à présent, reçu d'explication, ni même une explication conjoncturelle... Elles ont dû être d'abord peuplées comme d'autres îles nouvellement formées, par l'action des vents et des courants et à une période suffisamment ancienne, les espèces originelles sont décédées, et seuls les prototypes modifiés ont subsisté.

Retournant à l'analogie du branchement arboréal, comme le meilleur mode de représentation de l'arrangement naturel des espèces et de leurs créations successives, supposons qu'à une époque géologique ancienne, chaque groupe (disons une classe des Mollusques) a atteint une grande richesse d'espèces et une organisation élevée. Maintenant laissons cette grande branche d'espèces apparentées par des mutations géologiques, être complètement ou partiellement détruite. Ensuite, une nouvelle branche surgit du même tronc, c'est à dire de nouvelles espèces sont successivement créées... Ce nouveau groupe soumis à ces conditions altérées, va subir des modifications de sa structure et de son organisation et devient le groupe représentatif du précédent dans une autre formation géologique... Mais il se peut aussi que le nouveau groupe devienne éteint... ou donne une autre modification, qui peut être d'une grande organisation supérieure ou inférieure... ».

Wallace parle également des organes rudimentaires pour dire qu'ils sont nécessaires et qu'ils sont une partie essentielle du système de la nature : « Les membres minuscules cachés sous la peau de beaucoup de lézards similaires à des serpents, les crochets anaux du boa constricteur, la série complète des os des doigts fusionnés dans la pagaie du Monatus et de la baleine, sont quelques uns des exemples familiers,... A quoi servent-ils ?... Maintenant, avec la grande loi qui a régulé le peuplement de la terre avec la vie animale et végétale... alors ces organes rudimentaires sont nécessaires et sont une partie essentielle du système de la Nature.

Cette loi, non seulement explique mais rend nécessaire ce qui existe... la plupart des faits dans la nature sont une déduction nécessaire de cette loi ».

Cet article est déjà une préfiguration de la théorie de l'évolution. Wallace avait essayé de résoudre le problème posé par Lyell de l'introduction de nouvelles espèces. Il était arrivé à la conclusion que le monde organique change très lentement et continuellement pendant de très longs espaces de temps, rejetant ainsi la notion de fixité des espèces. Pour résoudre le problème du remplacement des espèces éteintes, l'observation de la distribution des espèces en Amazonie et dans l'archipel malais, lui permit de réaliser que les espèces les plus étroitement apparentées se rencontrent dans la même niche ou dans des niches très voisines, ce qui indique que la séquence naturelle des espèces d'après leurs affinités, est également géographique. C'est cette observation qui l'amena à éditer sa loi.

Par conséquent, Wallace avait bien émis, avant Darwin, une théorie de l'évolution sur des bases empiriques, sur l'observation des distributions des espèces apparentées.

Wallace était convaincu de l'évolution depuis environ 1845 (Mayr 1989) et en 1855, il avait publié ses preuves de la spéciation, comme on vient de le voir. Il rechercha alors les facteurs responsables du changement évolutif. Comme dans le cas de Darwin, la réponse à sa question fut très soudaine : Un jour de 1858 : «A ce moment, je souffrais d'une attaque aiguë de fièvre intermittente [paludisme], à Ternate, dans les îles Molluques, et un jour, tandis que j'étais alité durant un accès, enveloppé dans des couvertures, le thermomètre à près de 40°, le problème de la transformation des espèces se présenta de nouveau à mon esprit, et quelque chose me poussa à penser "au contrôle positif" décrit par Malthus dans son Essay on

Population, une oeuvre que j'avais lue plusieurs années auparavant et qui m'avait fait une impression profonde et durable» (Wallace, 1871).

Wallace exposa sa thèse très clairement dans son article de 1858 « Sur la tendance des variétés de se départir indéfiniment du type originel » (1858) : « Il existe un principe général dans la nature qui fait que de nombreuses variétés survivent à l'espèce parentale et donnent naissance à des variations successives s'éloignant de plus en plus du type originel». Le langage est typologique; malgré tout, la conclusion contredit l'affirmation de Lyell selon laquelle « les variétés ont des limites strictes et ne peuvent jamais varier qu'un petit peu par rapport au type originel ».

Pour Wallace, la dimension d'une population, d'une espèce donnée n'est pas déterminée par la fertilité mais par les contraintes imposées par la nature à son augmentation potentielle. Pour que la population reste constante, un nombre élevé d'animaux doit mourir chaque année : «Ceux qui meurent doivent être les plus faibles — les très jeunes, les vieux et les malades —, tandis que ceux qui prolongent leur existence ne peuvent être que parfaits en santé et en vigueur — ceux qui sont le plus capables d'obtenir régulièrement de la nourriture et d'éviter leurs nombreux ennemis. Il s'agit, comme nous avons commencé à le remarquer d'une "lutte pour l'existence", dans laquelle les plus faibles et les moins bien organisés doivent toujours succomber». Au début de son article, Wallace insiste sur la régulation de la taille de la population, sur la sélection "stabilisante" (c'est à dire sur l'élimination des individus) et sur la concurrence entre espèces. Wallace applique le terme de "variété" aux individus qui, dans une population donnée, ne partagent pas les mêmes propriétés. Si une espèce donne une variété améliorée, « cette variété doit inévitablement acquérir, au bout d'un certain temps, la supériorité en nombre » (Wallace, 1871).

Comme le dit Mayr (1959) : «Curieusement, les explications de Wallace contiennent les mêmes faiblesses que celles de Darwin. Elles font encore preuve d'une bonne dose de pensée typologique, en particulier dans la référence à la nature des variétés, et comme chez Darwin, elles se fondent sur le principe de l'usage et du non-usage, auquel d'ailleurs quasiment tout le monde croyait à cette époque. Comme Darwin, Wallace rejette "les hypothèses de Lamarck", et les formule de telle façon qu'on les devine prises à Lyell. Au contraire, il explique les griffes rétractiles des félins et le cou démesuré de la girafe en termes sélectionnistes.

Après avoir écrit dans un paragraphe qu'il intitule : « La réversion partielle des variétés domestiques expliquée* » que les variétés domestiques, remises dans la nature, doivent retourner à quelque chose qui est proche du type sauvage originel, ou devenir entièrement éteintes, Wallace termine sa note par un paragraphe qu'il dénomme : « L'hypothèse de Lamarck très différente de celle maintenant avancée » où il parle des serres du faucon et du cou de la girafe pour dire qu'ils n'ont pas été acquis ou produits par la volonté de ces animaux. « L'hypothèse de Lamarck que des changements progressifs des espèces ont été produits par les tentatives des animaux d'accroître le développement de leurs propres organes et ainsi de modifier leur structure et leurs habitudes, a été de manière répétée et aisément réfutée par tous les auteurs écrivant sur variétés et espèces et il semble qu'on a considéré une fois cela fait, que la question a été définitivement réglée; mais l'opinion développée ici rend une telle hypothèse quasiment inutile, en montrant que des résultats similaires doivent être produits par l'action de principes constamment en action dans la nature. Les serres puissantes rétractiles du faucon et les tribus de chat n'ont pas été produites ou accrues par la volonté de ces animaux ; mais parmi les différentes variétés qui survinrent parmi les formes précoces et

* L'explication est que chez un animal domestique, la moitié de ses sens et facultés sont devenus inutiles alors qu'au contraire, chez l'animal sauvage, toutes ses facultés et forces sont devenues maximales pour les nécessités de l'existence... cela crée un animal comme si c'était un animal nouveau, avec des forces supérieures et qui nécessairement va augmenter en nombre et supplanter ceux qui sont inférieurs à lui.

moins hautement organisées de ces groupes, celles qui survécurent le plus longtemps furent celles qui eurent les plus grandes capacités pour saisir leur proie. La girafe n'a pas acquis son long cou en désirant atteindre le feuillage des arbustes les plus élevés et en étirant constamment son cou dans ce but, mais parce que toute variété qui survint parmi ces aptitudes avec un cou plus long qu'habituellement met immédiatement en sécurité une série de pâturage sur le même sol que ses compagnons au cou plus court et ce premier épisode de rareté de la nourriture leur permit de les supplanter... De même les espèces qui ont des colorations mieux adaptées pour se dissimuler de leurs ennemis, survivront inévitablement plus longtemps. Nous avons également ici une cause agissante pour témoigner de cet équilibre si souvent observé dans la nature, une déficience dans une série d'organes est toujours compensée par un accroissement du développement de certains autres organes, des ailes puissantes accompagnant des pieds faibles, ou une vitesse marquée survenant pour pallier l'absence de moyens défensifs ; car il a été démontré que toutes les variétés dans lesquelles une déficience déséquilibrée est survenue, ne peuvent pas continuer longtemps leur existence » (Wallace, 1871).

En fait, Wallace souligne avec vigueur que l'acquisition de nouvelles adaptations se fait en accord avec l'interprétation qui y voit un résultat de la sélection. Il conclut ainsi son essai :

« Nous croyons avoir montré qu'il y a une tendance naturelle à ce que certaines classes de variétés s'éloignent de plus en plus du type originel — une progression à laquelle il ne semble pas y avoir de raison d'assigner une limite [...]. Cette progression par petites étapes, dans des directions diverses, mais toujours régulée par les conditions nécessaires, seuls déterminants de la possibilité de survie, peut, pensons-nous, se poursuivre jusqu'à autoriser tous les phénomènes présentés par les êtres organisés, leur extinction et leur succession dans les époques passées, et les extraordinaires modifications de forme, d'instinct et d'habitudes qu'ils exhibent».

Par conséquent, Wallace a bien été le premier avant Darwin, à émettre une théorie de l'évolution et à expliquer cette évolution par la sélection naturelle qui va conduire à un changement graduel des populations et à la production d'une espèce nouvelle.

Bien que le XIX^{ème} siècle ait été appelé le siècle de Darwin, comme on l'a vu, Darwin n'était pas seul. Un autre homme a également découvert la sélection naturelle. Son nom était Alfred Russel Wallace. C'est lui qui a obligé Darwin à publier « l'Origine des espèces », comme le démontre ce qui suit.

Darwin et Wallace avaient une approche nouvelle de l'évolutionnisme (quoique sur des bases inspirées de Lyell), l'évolutionnisme géographique. Au lieu de résoudre le problème de l'origine de la diversité via l'origine de nouveaux grands types d'organismes, ou par le biais d'une comparaison des taxa dans la dimension verticale (temporelle), ils comparèrent des taxa contemporains dans la dimension géographique, c'est-à-dire des populations et des espèces se remplaçant géographiquement.

Mayr (1989) pose la question : Comment la publication de Wallace affecta-t-elle la réflexion et les activités de Darwin? La réponse, comme nous l'avons vu ci-dessus, est claire. Wallace avait, avant Darwin, envisagé le rôle de la variation et de la sélection naturelle à l'origine de l'évolution des espèces et il avait envoyé à la société linnéenne un manuscrit exposant le principe de la sélection naturelle. Malheureusement pour lui, les lecteurs étaient des amis de Darwin et ils ont fait écrire à ce dernier, à la hâte, une communication, lue avant celle de Wallace, à la même séance de 1858 de la société linnéenne. Même Mayr (1985 p. 769) admet que Wallace, dont l'essai sur le sujet fut publié en même temps que certains extraits d'écrits non publiés de Darwin dans la fameuse publication de la Société linnéenne du 1^{er} juillet 1858, a découvert indépendamment de Darwin, la sélection naturelle

Darwin était laborieusement au travail sur sa théorie amassant ce qu'il espérait être assez de données pour faire changer d'opinion la majorité de ses contemporains scientifiques. A cette époque, la plupart des gens pensait que les espèces ont été créées séparément (et divinement). Seuls deux personnes connaissaient la véritable nature et l'importance du travail de Darwin : son ami le botaniste Joseph Hooker et le géologue Sir Charles Lyell. Darwin avait commencé à organiser son matériel pour en faire un livre en plusieurs volumes qui serait intitulé : "Sélection Naturelle". Mais une chose extraordinaire survint. En juin 1858, Darwin reçut un paquet postal en provenance de l'île de Ternate dans les Molluques (Indes hollandaises). Le paquet contenant une note d'Alfred Russell Wallace, un naturaliste anglais de 35 ans, avec qui Darwin entretenait une correspondance depuis 3 ans. La note « sur la tendance des variétés à s'écarter indéfiniment de leur type originel », choque Darwin. Wallace écrit : « Nous croyons qu'il y a une tendance dans la nature à une progression continue de certaines classes de variétés de plus en plus loin de leur type originel – une progression à laquelle il apparaît qu'il n'y a aucune raison d'assigner toute limite définitive. Cette progression par très petites étapes, dans des directions variées, mais toujours contrôlées et équilibrées par les conditions nécessaires, sujette à laquelle seule l'existence peut être préservée, peut être suivie pour être en accord avec tous les phénomènes présentés par les êtres organisés, leur extinction et succession dans les âges passés, et toutes les extraordinaires modifications de forme, d'instinct et d'habitudes qu'ils démontrent ». Dans moins d'une douzaine de pages, Wallace a exposé la théorie de l'évolution par sélection naturelle. « La lutte pour l'existence », « la loi de population des espèces », « l'adaptation aux conditions d'existence » selon la terminologie de Wallace, auraient pu servir de têtes de chapitres pour le livre de Darwin. Wallace avait résolu le problème de l'origine des espèces.

Darwin adressa l'essai de Wallace à Hooker et à Lyell qui présentèrent cet essai à la réunion du 1^{er} juillet 1858 de la Société Linnéenne de Londres avec quelques unes des notes de Darwin. Ces dernières consistaient en 1) un résumé d'un essai sur la sélection naturelle qu'il avait écrit 14 ans auparavant, en 1844 et qui n'aurait pu être publié que s'il mourrait avant d'avoir achevé son grand travail ; 2) un résumé d'une lettre écrite en septembre 1857 au botaniste américain Asa Gray décrivant son principe de divergence, ou descente par modification d'espèces ancestrales. C'est le même principe que Wallace avait décrit en 1855 dans son essai sur la loi qui régule l'introduction de nouvelles espèces (« On the law which has regulated the introduction of new species ») publié dans *Annals and Magazine of Natural History*, 2d ser, 16 : 184-196 Wallace Alfred Russell) passée inaperçue des scientifiques anglais, à l'exception de Lyell qui attira l'attention de Darwin sur cette note. L'histoire détaillée entourant cette note et son contexte figure dans la Note 42.

En lisant les notes de Darwin et l'essai de Wallace dans l'ordre dans lequel ils sont datés, Lyell et Hooker établirent la priorité de Darwin pour les archives historiques. La doctrine était si radicale qu'elle eut peu d'impact à part de susciter quelques commentaires non publiés de l'assistance qui avait trop de respect pour Hooker et Lyell pour protester contre elle publiquement. Thomas Bell, le président de la Société Linnéenne, présentera plus tard, l'année 1858, comme une année sans grande découverte en science.

De peur que Wallace le précède et encouragé par Hooker, Lyell et quelques autres, Darwin abandonna l'idée de publier son travail en plusieurs volumes et il en fit un résumé de 400 pages qu'il publia en novembre 1859.

Wallace ne publia jamais sa version de la théorie et refusa de mettre en question la déclaration de priorité de Darwin.

Wallace continua à promouvoir la théorie de l'évolution par sélection naturelle. Il fut pionnier dans le domaine de la biogéographie en y appliquant ses idées révolutionnaires pour

expliquer la distribution passée et présente des animaux à travers le monde. Une autre contribution importante de Wallace à l'évolution fut sa contribution au phénomène scientifique de la coloration protectrice (le mimétisme) dans la nature.

Gould SJ a qualifié de néfaste défaut, la croyance de Wallace en un seul principe rigide de la nature (Gould SJ, 1980).

Wallace n'a jamais voulu entrer lui-même dans la controverse par la suite.

C'est même Wallace qui a créé le terme darwinisme. Dans un ouvrage publié en 1889, intitulé : Darwinisme. Une exposition de la théorie de la sélection naturelle avec quelques unes de ses applications. Il dit : « le présent travail traite des problèmes de l'origine des espèces selon les mêmes lignes générales adoptées par Darwin, mais d'un point de vue atteint après près de 30 ans de discussion... » Darwin a écrit pour une génération qui n'acceptait pas l'évolution. La "descendance avec modification" est maintenant acceptée universellement comme ordre de la nature dans le monde organique (Note 43).

Nous reviendrons plus loin, dans le chapitre "Le darwinisme avant 1940", sur cette défense du darwinisme par Wallace.

Wallace, dans son ouvrage, reprend tout d'abord dans son chapitre premier, la définition des espèces et ce que l'on entend par leur origine, puis son deuxième chapitre s'intitule : La lutte pour l'existence. Ensuite, il traite de la variabilité des espèces à l'état naturel puis de la variation des animaux domestiques et des plantes cultivées. Le chapitre V traite de la sélection naturelle par variation et de la survie du plus apte.

Il prend, pour chacun de ces chapitres, de nombreux exemples chez les plantes, les insectes, les oiseaux et les mammifères et, à différents âges de la vie.

Dans le chapitre VI, il apporte des preuves que les caractères spécifiques sont (ont été) soit utiles par eux-mêmes, ou corrélés à des caractères utiles. Il traite ensuite de sujets qui lui sont chers : la sélection naturelle peut augmenter la stérilité des croisements, les couleurs des animaux, la fertilisation croisée des plantes, la dispersion des semences par le vent, quelques nouvelles illustrations de la non-hérédité des caractères acquis et enfin, de la nature et de l'origine des facultés morales et intellectuelles de l'homme (chapitre XV).

Par conséquent, après avoir passé en revue les faits principaux sur lesquels la théorie de "l'origine des espèces par les moyens de la sélection naturelle" est basée, Wallace traite surtout de l'application de la théorie pour expliquer les phénomènes variés et complexes présents dans le monde organique, et aussi pour discuter quelques théories avancées par les auteurs modernes, soit pour être plus fondamentale que la théorie de Darwin, soit pour lui être complémentaire (Note 44)

Par conséquent pour Wallace la chance seule ne peut pas être à l'origine d'une espèce nouvelle. Il poursuit en disant qu'ayant envisagé ces faits, nous devons ensuite « considérer le phénomène de la variation (Note 45).

L'hominisation selon Wallace

En 1869, la position de Wallace que la sélection naturelle est l'agent dominant de l'évolution humaine, change brutalement. En avril de cette année, dans une revue sur deux nouvelles éditions du traité de géologie de Lyell, Wallace annonce que les capacités intellectuelles et les qualités morales de l'homme ne sont pas explicables par la sélection naturelle. Elles nécessitent l'intervention, à des stades appropriés, d'une Intelligence Supérieure. Citant la culture des « sauvages inférieurs » et, par implication, l'homme à des périodes plus reculées de son histoire, Wallace maintient que le principe d'utilité empêche la

sélection naturelle d'être l'agent responsable de quatre caractères humains caractéristiques : le cerveau, les organes de la parole, la main et l'aspect extérieur du corps (p. 192 de Fichman, 2004). En accord avec le principe d'utilité, la sélection naturelle aurait donné au sauvage un intellect à peine supérieur à celui des grands singes (alors que le cerveau des sauvages est de la même taille et de même complexité que celui de l'Européen moyen). Il en est de même de la main qui est d'un raffinement plus important que nécessaire et n'aurait pas pu être produite par la sélection naturelle seule. La sélection naturelle a été complétée par une sélection consciente. Dans l'évolution humaine, conclut Wallace, « une Intelligence Supérieure a surveillé l'action de ces lois qui dirigent les variations et ainsi, détermine leur accumulation, pour finalement produire une organisation suffisamment parfaite pour admettre et même aider l'avancement indéfini de notre nature mentale et morale » (Wallace, Sir Charles Lyell on Geological climates and the Origine of Species » quarterly Review 1869 ; 126 : 359-394). Cette volte face de Wallace par rapport à ces concepts précédents de l'évolution, est habituellement attribuée à son implication croissante avec le spiritualisme pendant la période 1865-1870. En réalité, Wallace n'était pas un intellectuel catastrophiste, mais un intellectuel uniformitariste. Ni la sélection naturelle, ni le spiritualisme ne s'écartent de sa vision centrale. Wallace était sceptique sur la compétence de la sélection naturelle pour expliquer toute l'évolution humaine (Fichman, 2004).

Wallace produisit, par ailleurs, un ouvrage : « Géographical Distribution of Animals », publié en 1876 et qui demeura pendant au moins 80 ans, un classique de la zoogéographie.

ANNEXE 4 : WEISMANN

Nous allons envisager tout d'abord, le plasma germinatif et ensuite, l'hérédité des caractères acquis.

Le plasma germinatif

Le plasma germinatif est une substance particulière localisée dans le noyau des cellules, et plus particulièrement dans les chromosomes récemment découverts. Pour Weismann, « On sait suffisamment ce que l'on veut dire en parlant de l'hérédité ; c'est la particularité de tous les organismes de transmettre à leurs descendants leur propre manière d'être : de l'œuf de l'aigle il sort de nouveau un aigle, et un aigle de la même espèce, et non seulement le type général ; pour parler le langage de la zoologie, le caractère de l'espèce est transmis à la génération suivante, mais en même temps les particularités individuelles sont également transmises ; les enfants ressemblent aux parents, non seulement chez les hommes, mais également chez les animaux, comme nous le savons déjà par les essais de sélection de Jacob sur les brebis blanches du Liban. Mais sur quoi repose cette particularité générale des organismes ? (A. Weismann, De l'hérédité, Essais, 122) ». L'hérédité est la conservation des caractères d'une génération à l'autre, leur transmission invariante (alors que l'évolution est le changement de certains de ces caractères ; dès le départ hérédité et évolution sont opposées ; ce qui n'était pas le cas chez Lamarck où hérédité et évolution faisaient un tout indissociable, où l'évolution se faisait par une hérédité qui prolongeait, à travers les générations, le mouvement du développement individuel, plutôt qu'elle ne reproduisait ce développement inchangé d'une génération à l'autre)(Pichot 2004). « On avait bien pu déjà auparavant soupçonner avec quelque vraisemblance la présence, dans la substance nucléaire organisée, de l'agent des phénomènes d'hérédité, mais on manquait encore de certitude. O. Hertwig et Fol avaient montré que le processus de la fécondation s'accompagne d'une conjugaison de noyaux, et Hertwig avait même dit expressément que "la fécondation consiste en général en la conjugaison des deux noyaux", mais qu'il fallait d'autant moins exclure la collaboration du corps cellulaire des deux cellules germinatives à cette fécondation que dans tous les cas observés, la cellule séminale était très petite et avait la forme d'un spermatozoaire, si bien qu'on ne pouvait déterminer quelle quantité de son corps cellulaire se fond avec l'ovule femelle, ni de quelle manière la chose a lieu. (A. Weismann, Continuité du plasma germinatif, Essais, 171).

Il n'y a donc par suite que la substance nucléaire qui puisse être le véhicule des tendances héréditaires, et les faits découverts par van Beneden chez l'*Ascaris* [l'apport de la moitié des chromosomes par chacun des gamètes fusionnant] montrent très clairement comment cette substance nucléaire peut et doit contenir non seulement les tendances des parents, mais encore celles d'une grande quantité d'ancêtres. Chacun des deux noyaux qui se réunissent à la fécondation doit contenir le plasma nucléaire germinatif des deux parents dont procède cette génération, mais ce plasma contenait et contient encore le plasma nucléaire des cellules germinatives des grands parents comme celui des arrière grands parents, et ainsi de suite. Le plasma nucléaire des différentes générations doit d'ailleurs y figurer en proportion de leur éloignement dans le temps selon un *ratio* qui va toujours en diminuant d'après le même calcul appliqué jusqu'ici par les éleveurs au croisement des races pour déterminer la fraction de "sang" noble qui est contenue dans quelque descendant. Tandis que le plasma germinatif du père ou de la mère constitue la moitié du noyau cellulaire germinatif de l'enfant, celui du grand-père n'y entre que pour 1/4, celui de la dixième génération précédente, pour 1/1024, et ainsi de suite. Ce dernier plasma germinatif peut néanmoins très bien agir dans la constitution de l'organisme de l'enfant...

L'essence de l'hérédité est la transmission d'une substance nucléaire d'une structure moléculaire spécifique ; le plasma nucléaire spécifique de la cellule germinative est ce que j'ai appelé jusqu'ici "plasma germinatif". (A.Weismann, Continuité du plasma germinatif Essais, 176). »

Weismann imagine que l'hérédité est portée non pas par les cellules germinatives en tant que telles, mais par une substance qu'elles contiennent, le plasma germinatif. Les cellules germinatives se caractérisent alors par le fait qu'elles contiennent l'intégralité de ce plasma demeuré inchangé, tandis que les cellules somatiques n'en contiennent qu'une partie variable selon leur différenciation.

Weismann assimile le plasma germinatif à une substance contenue dans le noyau des cellules, et plus particulièrement à la substance des chromosomes (qu'il appelle encore "anes" dans les Essais, avant d'adopter ce nom de "chromosomes" dans Le plasma germinatif). Pour justifier cette assimilation, il s'appuie sur les nombreuses observations et expériences qui montrent que la fécondation consiste en une fusion des deux noyaux des gamètes (notamment celles, fondatrices, d'Hertwig), et sur celles montrant la division par deux du nombre de chromosomes dans les gamètes (la réduction chromatique), et le rétablissement de ce nombre dans l'œuf fécondé.

D'après Weismann, le plasma germinatif porte l'hérédité « inscrite » dans sa structure moléculaire (et même, plus précisément, que les caractères héréditaires sont disposés linéairement sur le filament constitutif des chromosomes) ; ce plasma connaît une réduction lors de la gamétogenèse ; et il est modifié lors du développement.

Weismann explique la différenciation cellulaire par une modification du plasma germinatif : « Si par suite le premier noyau de segmentation contient dans sa structure moléculaire l'ensemble des tendances de développement, elles ne peuvent néanmoins se développer réellement que si pendant la segmentation et pendant la division des cellules qui la suit, le plasma nucléaire passe par des modifications déterminées et hétérogènes qui doivent avoir pour conséquence une inégalité dans les cellules en question ; un plasma nucléaire identique implique en effet, *ceteris paribus*, des corps cellulaires identiques, et réciproquement. Par suite, le fait que l'embryon se développe plus dans un sens que dans l'autre, que ses couches cellulaires sont de nature tout à fait différente, et se différencient encore plus tard en organes et tissus différents, appelle la conclusion inverse, à savoir que la substance nucléaire a été différente, elle aussi, et qu'elle se modifie pendant l'ontogénie régulièrement et d'une façon définie. C'est là la manière de voir de Strasburger, et elle doit être aussi celle de tous ceux qui font dériver le développement des facultés héréditaires, non pas de gemmules fictifs [allusion à la théorie darwinienne de l'hérédité], mais de la structure moléculaire du plasma germinatif.

Mais de quelle manière et sous l'influence de quelles causes le plasma déterminant ou le plasma nucléaire se modifie-t-il dans le cours de l'ontogénie ?

C'est la question importante, et de la réponse qu'on y fera dépendent les conclusions ultérieures. L'hypothèse la plus simple serait d'admettre qu'à chaque division du noyau le plasma spécifique du noyau se partage en deux parties inégales d'après son essence de telle sorte que le corps cellulaire dont le caractère est bien déterminé par le noyau soit transformé. Ainsi par exemple les deux premières sphères de segmentation chez un Métazoaire quelconque se modifieraient de telle sorte que l'une ne renfermerait que les tendances héréditaires de l'endoderme, l'autre celles de l'ectoderme, et plus tard aussi – comme il arrive en fait – il ne pourrait sortir de l'une de ces sphères que les cellules de l'endoderme, et de la seconde que les cellules de l'ectoderme. Dans le cours des segmentations postérieures, la cellule primitive ectodermique partagerait inégalement de nouveau son plasma nucléaire, par

exemple entre le plasma nucléaire contenant les propriétés héréditaires du système nerveux, et le plasma nucléaire contenant les propriétés du tégument extérieur [et ainsi de suite pour les différenciations ultérieures]. [...] Le tout se passerait de la façon la plus régulière, exactement comme la chose a eu lieu à travers une très longue suite d'ancêtres, et le facteur déterminant dans ce phénomène serait uniquement la substance nucléaire, le plasma nucléaire, qui jouirait dans la cellule germinative d'une structure moléculaire telle que tous les autres états postérieurs de structure moléculaire des stades consécutifs des substances nucléaires devraient en découler nécessairement, dès que les conditions extérieures requises seraient réalisées. (A. Weismann, Continuité du plasma germinatif Essais, 182-183) ».

Les principes de la génétique actuelle, hormis quelques points, sont ceux de la thèse de Weismann.

L'hérédité des caractères acquis.

La négation de l'hérédité des caractères acquis a été démontrée par Weismann dans sa célèbre expérience où il aurait coupé la queue à des générations de souris et toujours obtenu des souris à queue longue, mais comme le dit Pichot (2004) : « mais très peu d'entre eux, les biologistes, ont jamais pris la peine de lire le compte-rendu de cette expérience (aussi célèbre et méconnue que la recette de Van Helmont pour fabriquer des souris avec du blé et une chemise sale). C'est pourquoi nous en citons ci-dessous un extrait conséquent. Plus fin que bien des commentateurs actuels qui se réfèrent à cette expérience (en général sans l'avoir étudiée), Weismann sait qu'elle est inutile et qu'elle ne permet pas la moindre conclusion. Il l'explique avant même d'exposer ses résultats, et le répète dans sa conclusion. Parmi ses arguments non cités ci-dessous, notons qu'il invoque le fait que, chez les peuples qui pratiquent la circoncision depuis des millénaires, les enfants ne naissent toujours pas circoncis. » « J'avoue franchement aussi que je n'ai entrepris ces expériences qu'à contrecœur, parce que je ne pouvais espérer en obtenir autre chose que des résultats négatifs. Mais comme ces résultats, même négatifs, ne me semblaient pas complètement dépourvus de valeur pour la solution de la question pendante, et comme les nombreux défenseurs de l'hérédité des caractères acquis ne se disposaient pas à corroborer leur opinion par l'expérience, je m'imposai ce petit travail....

Cinq générations de parents privés artificiellement de leur queue ont donc donné naissance à 901 petits dont pas un ne présentait une queue rudimentaire, ni même une anomalie dans la queue. Il y a même plus : une mensuration exacte a montré qu'il n'y avait même pas chez eux de petite diminution de la queue. Que prouvent ces expériences ? Réfutent-elles une fois pour toutes l'opinion de la possibilité de transmission des mutilations ? Certainement pas du premier coup. On ne pourrait pas élever d'objection décisive, au point de vue théorique, si quelqu'un voulait soutenir que l'hérédité des mutilations a besoin de mille générations pour devenir visible, car nous ne pouvons pas évaluer a priori la force des influences capables de modifier le plasma germinatif, et nous ne pouvons apprendre que par l'expérience pendant combien de générations elles doivent agir avant de se manifester à l'extérieur ». (A. Weismann, La prétendue transmission héréditaire des mutilations. Essais, 424-426)

La plus grande partie de l'argumentation de Weismann n'est pas destinée à prouver que les caractères acquis ne sont pas héréditaires, mais que les observations et les expériences qui sont avancées comme preuves de l'hérédité des caractères acquis ne sont pas recevables, ou sont interprétables d'une autre manière, Il en cite toute une série (cela va de la chatte à qui l'on a coupé la queue et qui donne naissance à des chatons anoures jusqu'à l'homme blessé à l'oreille et dont les enfants portent une cicatrice au même endroit).

« L'hérédité des caractères acquis n'a jusqu'ici été démontrée, ni par l'observation simple, ni par l'expérimentation. Assurément, la bibliographie renferme un assez grand nombre de cas qui sembleraient montrer que certaines mutilations, la perte des doigts, les cicatrices de blessures anciennes, etc., peuvent être transmises par l'hérédité aux descendants ; mais dans tous ces cas, l'histoire des antécédents est obscure, et par là, il devient impossible d'en faire la critique scientifique ». (A. Weismann, De l'hérédité, Essais, 132-133).

Si Weismann ne se place pas à un niveau expérimental, c'est parce qu'il sait très bien que cela est ici complètement inutile, la possibilité de prouver expérimentalement l'hérédité (ou la non-hérédité) des caractères acquis n'existe que sur le papier, et il y a quelque naïveté à imaginer que l'amputation de la queue des souris ou des chats a quelque chose à voir avec l'évolution des espèces. D'ailleurs Weismann écrit explicitement que c'est en partant d'un point de vue théorique qu'il a été amené à nier l'hérédité des caractères acquis : « C'est seulement depuis quelques années qu'on a commencé à douter de l'exactitude du principe de Lamarck admis aussi par Darwin, et qu'on a été conduit à une négation déterminée de l'hérédité des caractères acquis. J'aime du moins à reconnaître qu'à ce point de vue j'ai suivi pendant longtemps la bannière de Darwin, et qu'il a fallu que je fusse d'abord amené par un côté tout autre, – à savoir par le côté théorique, – à douter de l'hérédité des caractères acquis, avant que la conviction se développât en moi graduellement et s'affirmât toujours de plus en plus au cours de nouvelles observations, que cette sorte d'hérédité n'existe pas ». (A. Weismann, La prétendue transmission héréditaire des mutilations, Essais, 414-415).

Quel est ce point de vue théorique ? C'est évidemment la théorie du plasma germinatif, et de sa continuité à travers les générations. Les caractères acquis concernent le corps, le *soma*, et pas du tout ce plasma qui reste inchangé ; par conséquent il ne peut pas y avoir d'hérédité des caractères acquis. Il ne faut pas inverser les données : c'est en partant de la théorie du plasma germinatif que Weismann nie l'hérédité des caractères acquis ; ce n'est pas en partant d'une observation de la non-hérédité des caractères acquis qu'il élabore cette théorie du plasma germinatif.

La notion d'hérédité des caractères acquis (et même simplement celle de caractères acquis) n'a de sens que dans cette théorie de Weismann, où ce qui est acquis est défini non par rapport à ce qui est hérité mais par rapport à ce qui est héréditaire, et où ce qui est susceptible d'être acquis est fonction de ce qui a été hérité. L'hérédité des caractères acquis naît, en tant que notion, dans la théorie de Weismann, mais elle n'y naît que pour y être niée en tant que réalité. Prétendre (comme le fera Weismann, mais aussi les néo-lamarckiens à qui il s'oppose) qu'il existe une hérédité des caractères acquis chez Lamarck (ou même chez Darwin) est donc un contresens, car les notions d'héréditaire et d'acquis n'avaient pas la même signification chez eux (Pichot 2004).

Cette théorie de Weisman est essentiellement fixiste. Or Weismann est un évolutionniste. C'est pourquoi il a réintroduit la variation individuelle dans la continuité du plasma germinatif. Il admet que la variation individuelle est due à l'action du milieu extérieur sur les cellules germinales. La variation individuelle peut s'expliquer par la réduction du plasma germinatif et par sa reconstitution lors de la fécondation de manière aléatoire. « Les idées développées dans les paragraphes précédents (la réduction chromatique des ovules et des spermatozoïdes) conduisent à des conclusions remarquables à l'égard de la théorie de l'hérédité, à des conclusions qui ne cadrent pas avec les idées jusqu'ici reçues. Car si tout oeuf expulse la moitié du nombre des plasmas germinatifs ancestraux durant la maturation, les cellules germinales de la même mère ne peuvent contenir les mêmes tendances héréditaires, à moins de supposer que les plasmas germinatifs correspondants sont emmagasinés dans tous les oeufs, ce qui n'est point soutenable. Si nous considérons en effet combien sont nombreux les plasmas germinatifs ancestraux qui doivent être contenus dans chaque nucléus, et, en

outre, combien il est improbable qu'ils soient disposés exactement de la même manière dans toutes les cellules germinales, et finalement combien il est peu croyable que le filament nucléaire se divise toujours exactement au même point pour former des anses ou baguettes correspondantes, nous arrivons forcément à la conclusion qu'il est impossible pour la division réductrice du noyau de se faire de la même manière exactement dans toutes les cellules germinales d'un même ovaire, de telle sorte que ce soient toujours les mêmes plasmas germinatifs qui soient éliminés par les globules polaires.

Mais si tel groupe de plasmas germinatifs est expulsé d'un oeuf, et tel autre groupe d'un autre oeuf, il suit qu'il ne peut exister deux oeufs exactement pareils en ce qui concerne les tendances héréditaires qu'ils renferment ; ils doivent tous différer entre eux.

D'après ma théorie, les différences entre les enfants des mêmes parents se comprennent très simplement si l'on tient compte du fait que chaque cellule germinale maternelle, – je parlerai plus loin des cellules paternelles, – contient une combinaison particulière de plasmas germinatifs ancestraux, et de la sorte, aussi, une combinaison particulière de tendances héréditaires (Ensuite Weismann explique que si les vrais jumeaux se ressemblent, ce doit être parce qu'ils proviennent du même œuf)» (A. Weismann, Les globules polaires et l'hérédité, Essais, 290-291).

Les variations individuelles seront ensuite soumises à la sélection naturelle. Pour Weismann, la sélection naturelle ne peut jouer que si la reproduction est sexuée (la mutation n'est pas connue à cette époque).

« D'une manière générale, la reproduction sexuelle n'a pas pour moi d'autre signification que de créer les matériaux de caractères individuels héréditaires permettant à la sélection de s'exercer» (A. Weismann, Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle, 1892, 328).

Le hasard (qui n'existait pas nommément dans la thèse de Darwin, même s'il y existait de fait) entre ici dans la théorie de l'évolution ; le hasard de la combinaison des plasmas germinatifs, mais pas encore celui des mutations. Cet aspect aléatoire, et l'abandon de l'hérédité des caractères acquis, va reporter l'explication de l'évolution sur la sélection naturelle. Celle-ci était déjà le facteur prédominant chez Darwin (même si, à la fin de sa vie, il avait diminué son rôle) ; mais elle ne devait son importance qu'à l'impossibilité où il était d'expliquer la variation individuelle. Avec Weismann, ces variations sont expliquées, mais elles sont expliquées par le seul hasard de la combinaison des plasmas lors de la fécondation (chez De Vries, elles seront expliquées par le seul hasard des mutations). L'explication par le hasard étant ce qu'elle est, l'explication de l'évolution se trouve reportée toute entière sur la sélection naturelle. Avec Weismann, l'évolution devient quasiment synonyme de sélection (d'autant qu'il n'y a plus d'hérédité des caractères acquis) (Pichot, 2004).

La reproduction sexuée fournit, par ses combinaisons, un nombre sans cesse croissant de différences individuelles (la multiplication des croisements au cours des générations aboutit à des combinaisons de plasmas germinatifs toujours plus nombreuses et diverses).

La sélection est alors une nécessité. C'est ce qui ressort de la théorie de Weismann appelée panmixie (c'est-à-dire, étymologiquement, mélange total). En effet, si la combinatoire sexuelle produit une très grande variété de formes possibles, il y a nécessairement parmi elles des formes "imparfaites". Si celles-ci ne sont pas éliminées par la sélection, elles se reproduisent et, du fait du mélange généralisé, l'imperfection tend non seulement à se conserver mais aussi à se répandre de plus en plus (alors qu'en cas de sélection, les formes "parfaites" tendent à dominer dans la population).

Un exemple souvent employé par Weismann est celui des oiseaux de proie ; les oiseaux dotés d'une mauvaise vue sont éliminés par la sélection, pour cette raison la vue "moyenne" des oiseaux de proie est très bonne. Si, pour une raison quelconque, l'excellence de la vue n'est plus un critère de sélection, des oiseaux à mauvaise vue survivront, transmettront leur mauvaise vue à leurs descendants, et ainsi de suite ; par conséquent, la vue "moyenne" de la population des oiseaux sera médiocre. C'est un tel principe qui permet à Weismann d'expliquer la régression d'organes qui ne servent plus et ne sont donc plus soumis à la sélection (les yeux des taupes par exemple), régression que Lamarck expliquait par le défaut d'usage, et Darwin, par ce même défaut d'usage et par le caractère nuisible que l'organe inutile avait du fait de sa consommation de nourriture (Pichot, 1993).

Le cas de l'homme

Weismann va appliquer ce principe à l'espèce humaine et au rôle nocif de la civilisation : « Il y aurait beaucoup à dire sur les nombreux points de vue auxquels la constitution physique de l'homme civilisé a été endommagée par la civilisation même, et le sera bien plus encore »...et ceci aussi bien qu'au plan physique qu'intellectuel. « Malgré cela, nous n'avons pas à craindre que la race humaine dégénère complètement par le fait de la civilisation. Le correctif se trouve dans le même processus qui fait déchoir un organe de son niveau primitif, car cette décadence ne peut manifestement se prolonger qu'autant qu'elle n'entame pas la faculté d'existence de l'individu, mais dès que ce point est atteint, la sélection naturelle s'interpose pour empêcher une décadence plus prononcée. Ou, pour rester dans l'exemple choisi [la vue], il faut bien se dire que la proportion des hommes qui apporteront en naissant des dispositions à la myopie ira toujours en augmentant, sans que pour cela la qualité de l'œil de la race humaine en général, ou même d'un seul peuple en particulier, ou même d'une classe déterminée de la société, continue à décroître, parce qu'elle deviendrait alors décisive pour l'existence de l'individu, et que le possesseur d'yeux tout à fait mauvais ne pourrait plus soutenir la concurrence dans la lutte pour la vie. Nous n'avons donc pas à craindre que nos yeux s'atrophient jamais complètement, comme les yeux des animaux qui vivent dans l'obscurité, ou de ces parasites dont nous parlions plus haut, et il en est absolument de même de la décroissance de notre force musculaire, de notre force de résistance aux intempéries, etc.

Je n'ai parlé jusqu'ici que des qualités physiques qui rétrogradent par l'absence d'usage, et la panmixie qui en résulte, il en est absolument de même des qualités intellectuelles. La chose ne peut nous surprendre, puisque chaque phénomène intellectuel a pour facteur un phénomène physique, puisque non seulement la grosseur relative et la complexité du cerveau sont les facteurs du degré d'intelligence, mais que toute action instinctive de l'animal suppose dans son système nerveux une disposition correspondante qui implique qu'à une excitation déterminée répond une action déterminée. » (A. Weismann, *La régression dans la nature*, Essais, 400-402) ».

Par conséquent, dans sa vision de l'évolution, Weismann associe l'hérédité par transmission du plasma germinatif, la non-hérédité des caractères acquis et l'action majeure de la sélection naturelle. Toutefois, comme le dit Pichot(2004) : « Nous allons retrouver quelques abus dans le rôle que Weismann donne à la notion d'utilité des organes dans l'évolution. Cette prépondérance de l'utilité est affirmée de manière très claire : l'existence d'un organe ne se comprend que par son utilité, car c'est celle-ci qui a permis sa conservation par la sélection (en vertu du principe de la panmixie, tout organe inutile doit dégénérer, voir ci-dessus les yeux de la taupe). Il s'ensuit que la structure de l'organisme s'explique entièrement par la nécessité où il est, du fait de l'intransigeance de la sélection, d'être adapté le mieux possible au milieu où il doit vivre. Alors que Darwin avait fini par minimiser le rôle de la sélection dans l'évolution (citation 81 page 844), Weismann, qui a supprimé l'hérédité des caractères acquis, le renforce.

Weismann accorde ainsi une importance quelque peu exagérée aux rôles conjugués de l'utilité et de la sélection, il réduit à celles-ci toute l'explication de l'évolution : « Le milieu extérieur est quasiment éliminé du déterminisme de l'être vivant (ce déterminisme est réduit au seul plasma germinatif qui contrôle même les caractères acquis en commandant aux prédispositions), il ne joue plus qu'en tant que puissance de sélection. L'aspect concurrentiel, qui était fondamental chez Darwin, s'efface ici ; la sélection s'exerce plus par la nécessité d'une adaptation au milieu extérieur, que par la concurrence avec une multitude de congénères que le milieu ne peut tous nourrir. La raison de la sélection tend alors à disparaître, car on ne voit pas pourquoi, à moins d'un milieu très dur, l'être vivant devrait avoir une adaptation absolument parfaite (dès lors qu'on ne parle plus de la concurrence par des êtres mieux armés pour accaparer une nourriture nécessairement insuffisante). Nous l'avons déjà remarqué : une sélection non concurrentielle élimine les individus trop mal formés pour être viables, mais elle n'assure pas un glissement de l'espèce vers les formes les mieux adaptées (dans la théorie de la panmixie, la sélection empêche la régression plus qu'elle n'entraîne l'évolution). Chez Weismann, la sélection devient omnipotente, mais on ne sait plus très bien de quoi elle tire sa puissance. Elle commence à devenir un concept vague, sinon encore tout à fait vide. Le darwinisme poursuivra dans cette voie de l'oubli de la concurrence pour la nourriture, et de l'indétermination croissante de la puissance sélective (pour atteindre un "sommet de vacuité conceptuelle", si l'on peut dire, dans la génétique des populations qui prétendra prendre en charge l'explication de l'évolution au cours de la première moitié du XX^e siècle) ». (Pichot 2004).

ANNEXE 5 : LE DARWINISME AVANT 1940

Nous allons envisager, tout d'abord, ce que Wallace entendait par darwinisme. Puis nous verrons la signification du darwinisme après Wallace et avec la théorie synthétique. A la fin du siècle dernier, le mot a pris encore une autre signification, non pas qu'il ait changé de sens, mais il a été complété comme l'a proposé, parmi d'autres, Gould. Nous ne nous étendrons pas, ici, sur ce que l'on a appelé le "darwinisme social" basé sur la lutte brutale pour l'existence, théorie due à Herbert Spencer et qui prône la sélection des individus selon leurs origines sociales ou ethniques.

Dans la période qui suivit 1859, le mot darwinisme s'appliqua le plus souvent à l'ensemble de la pensée de Darwin, alors que, dans les années 1950 à 1980, pour le biologiste évolutionniste, il a trait à la sélection naturelle.

Wallace Alfred Russel, dans la préface de son livre : *Darwinisme, un exposé de la théorie de la sélection naturelle*, paru en 1889 (MacMillan et Co, London, pp 494) dit : « Bien que je maintienne, et même renforce mes différences avec certaines opinions de Darwin, toute mon œuvre tend fortement à illustrer l'importance majeure de la Sélection Naturelle sur tous les autres agents dans la production de nouvelles espèces. Ainsi, je soutiens la position initiale de Darwin, position dont il s'éloigna quelque peu dans les éditions suivantes de ses travaux en tenant compte des critiques et objections que j'ai démontré être infondées. Même en rejetant cette phase de sélection sexuelle dépendant du choix des femelles, j'insiste sur la plus grande efficacité de la sélection naturelle. Ceci est, de manière préminente, la doctrine darwinienne et, par conséquent, je réclame pour mon livre la position d'être l'avocat du pur darwinisme ». Ainsi, pour Wallace, le darwinisme est assimilé à la sélection naturelle.

Dans son livre, Wallace ne va pas faire un exposé sur le darwinisme en suivant le plan classique, comme cela se fait habituellement lorsqu'on expose une théorie : avec historique, définition, etc... Il va traiter le problème de l'origine des espèces selon les mêmes lignes générales qui furent adoptées par Darwin, mais du point de vue atteint après presque 30 ans de discussion, avec une abondance de faits nouveaux et un plaidoyer pour beaucoup de théories nouvelles ou anciennes.

Alors que Wallace « ne va pas tenter de traiter le vaste sujet de l'évolution en général, il va donner une explication de la Sélection Naturelle qui va permettre à tout lecteur intelligent d'avoir une vision claire du travail de Darwin et de comprendre quelque chose du pouvoir et de l'importance de son grand principe » (Wallace, 1889).

Wallace continue en disant : « Darwin a écrit pour une génération qui n'avait pas accepté l'évolution... Il fit son travail si bien que la "descendance avec modification" est maintenant universellement acceptée comme l'ordre de la nature dans le monde organique.

Les objections faites maintenant à la théorie de Darwin s'appliquent, seulement, sur les moyens par lesquels le changement des espèces s'est effectué, non sur le fait de ce changement. Les objecteurs tentent de minimiser l'importance de la sélection naturelle et de la subordonner aux lois de la variation, à l'usage et au non usage, à l'intelligence et à l'hérédité ».

Comme le dit encore Wallace, ces objections et ces opinions des naturalistes de laboratoire sont d'un grand intérêt et de la plus haute importance, mais ce n'est pas le genre de travail, en soi, qui permettra de se faire un jugement sur les questions impliquées dans l'action de la loi de sélection naturelle. Ceci concerne surtout les relations externes et vitales d'espèces à espèces, à l'état de nature, ce qui a été appelé par Semper "physiologie des organismes" plutôt que de l'anatomie ou de la physiologie des organes.

On a toujours considéré comme un point faible du travail de Darwin, le fait qu'il a basé sa théorie surtout sur les preuves de la variation chez les animaux domestiques et les plantes cultivées. C'est pourquoi, Wallace, dans son livre, à l'aide d'une série de diagrammes, va démontrer les variations véritables telles qu'on les trouve dans la nature dans un nombre suffisant d'espèces avec des cas de variation individuelle extrême. Wallace démontre cette grande variabilité chez les insectes, les lézards, les oiseaux, les mammifères, variations des organes internes, du crâne, des habitudes des animaux, variations des plantes. Par exemple, chez les lézards, en prenant la tête comme standard, il étudie la longueur moyenne du corps, du cou, de la patte avant, de l'orteil, de la patte arrière de *Lacerta muralis*. Il compare ses travaux à ceux du professeur, Milne Edwards qui a démontré une grande variation de ces paramètres chez 6 espèces de lézard, y compris *Lacerta muralis*.

Wallace, au lieu de traiter en premier lieu les détails de la variation, va commencer par la Lutte pour l'Existence, qui est vraiment le phénomène fondamental duquel dépend la sélection naturelle. Parmi les sujets nouveaux ou d'intérêt qui ont des portées importantes pour la théorie de la sélection naturelle, Wallace apporte des preuves que tous les caractères spécifiques, comme les glandes mammaires, les yeux des raies, les bois des chevreuils sont ou utiles par eux-mêmes, ou corrélés avec des caractères utiles, et que la sélection naturelle peut dans certains cas, augmenter la stérilité des croisements (*Mirabilis jalapa* et *M. longiflora*, par exemple).

Wallace discute ensuite de l'origine et de l'utilisation de la coloration des animaux (des papillons, des œufs d'oiseaux, des animaux marins) et des différences sexuelles de coloration des oiseaux surtout et des insectes, du mimétisme (papillons, chenilles, escargots, lépidoptères...), des modalités d'assurer la fertilisation croisée des plantes, du transport des semences par le vent pour les plantes arctiques et des Alpes, de quelques nouvelles illustrations sur la non-hérédité des caractères acquis (la queue des chevaux, les femmes chinoises nées avec des pieds bots, les mutilations raciales chez l'homme).

Wallace termine son ouvrage par un chapitre qu'il intitule "Le Darwinisme appliqué à l'homme". Il s'agit en réalité d'un nouvel argument sur la nature et l'origine des facultés morales et intellectuelles de l'homme, comme, par exemple, les facultés mathématiques ou musicales. Pour Wallace, cela démontre comment le corps de l'homme a dû se développer à partir de celui d'une forme d'un animal inférieur sous la loi de la sélection naturelle.

Par conséquent, pour Wallace, le darwinisme est entièrement assimilé à la sélection naturelle, mais Wallace insiste beaucoup également, sur la variation qui est le matériau sur lequel la sélection naturelle va agir et il démontre bien que cette variation est abondante.

Toutefois, la théorie de l'évolution émise par Darwin et le darwinisme proposé par Wallace, reposent essentiellement sur deux affirmations, l'évolution par descendance commune et la sélection naturelle. Cependant, même T. Huxley, le plus ardent défenseur de Darwin, doutait que la sélection naturelle était seule valable. Pour lui, des saltations pouvaient rendre compte de ce que l'évolution graduelle (un autre pilier du darwinisme) par sélection, n'expliquait pas. Le seul soutien que Darwin reçut en ce qui concerne la sélection, fut celui des naturalistes (Wallace, bien sûr, son ami Bates, F. Müller, Hooker et Weismann). Il fallut attendre la synthèse évolutionniste des années 1930-1950, pour que la sélection naturelle soit admise.

Pourquoi cette résistance à la sélection ?

Mayr (1989) a essayé de répondre à cette question : cette résistance ne peut être expliquée par un facteur unique. Pour Mayr, 9 facteurs peuvent expliquer cette résistance.

1 - « La contestation du "Dessein" : Expliquer la perfection de l'adaptation par des forces matérialiste (la sélection) revenait à retirer Dieu, pour ainsi dire, de sa Création, et il a été fort justement dit que la théologie naturelle mourut le 24 novembre 1859. C'est cela qui outragea les théologiens, mais aussi tous les biologistes pour qui la théologie naturelle était le *Weltanschauung* ».

L'idée d'une évolution montant vers le progrès était si forte qu'elle gardait beaucoup d'attraits. On pouvait expliquer la *scala naturae* par une progression constante, culminant dans l'homme, ce qui est contraire à la sélection naturelle.

2 - « La puissance de l'essentialisme. La sélection naturelle n'a aucun sens pour l'essentialiste, elle ne peut toucher à l'essence sous-jacente ; elle ne peut qu'éliminer les déviations par rapport au type. Pour lui, la sélection naturelle est, tout compte fait, un processus négatif, propre à éliminer les inaptes, mais incapable de jouer un rôle constructif. ».

Seules des forces créatrices pouvaient engendrer les animaux et les plantes supérieures pour aboutir à l'homme.

3 - « L'ambiguïté du terme sélection : Darwin lui-même ne fut jamais très satisfait du terme "sélection" ; beaucoup de ses partisans ne l'aimaient pas ; ses opposants le critiquaient et le tournaient en ridicule. Le 28 septembre 1838, Darwin appela "insertion en force" le phénomène qu'il nommerait plus tard "sélection naturelle" : « on dirait qu'il y a une force ressemblant à cent mille coins essayant d'insérer chaque sorte d'organisme façonné par l'adaptation dans les fentes de l'économie de la nature ». Il adopta le terme de "sélection" au début des années 1840, lorsque l'analogie avec la sélection artificielle des éleveurs lui vint à l'esprit ».

On a tenté à maintes reprises, dans les années qui suivirent 1859, de trouver des termes plus appropriés que sélection naturelle ou survie des plus aptes, mais sans succès.

4 - « L'évolution due au hasard. La théorie de Darwin rejetait implacablement les facteurs finalistes dans l'explication du changement évolutif, c'est pourquoi beaucoup s'opposèrent à la sélection naturelle. La plupart de ses contemporains ne pouvaient concevoir qu'une seule alternative au déterminisme téléologique : le hasard. En fait, jusqu'à nos jours, beaucoup de scientifiques et de philosophes ont rejeté la sélection parce qu'il leur était impensable que la "merveilleuse harmonie des organismes" soit due au hasard ».

Ces scientifiques et philosophes ne réalisaient pas que la sélection naturelle est un processus en deux étapes : dans la première, la production de la variabilité génétique, le hasard intervient alors que dans la seconde, la mise en ordre du matériel génétique, le hasard n'intervient pas. La sélection naturelle n'est pas non plus quelque chose d'intermédiaire entre le hasard et la nécessité, le déterminisme, comme on l'a affirmé quelquefois.

5 - « Les objections méthodologiques à la sélection naturelle. Les objections ne furent pas seulement scientifiques. On doit se rappeler que, dans l'Origine des espèces, s'élaborent pour la première fois le principe et la méthodologie de la biologie évolutionniste. Presque tous les opposants à Darwin étaient des mathématiciens, des ingénieurs, des physiciens, des théologiens, qui n'avaient qu'une connaissance limitée de la biologie. Néanmoins, ils avaient l'impression que l'évolution était un sujet suffisamment important pour justifier un engagement de chacun. Incapables de saisir les arguments, ils firent valoir que Darwin avait violé les canons de la méthodologie scientifique reconnue ».

Ces opposants pensaient que Darwin n'était pas parvenu à ses conclusions par induction, ni par des expériences, seule méthode scientifique solide. Les mécanismes de l'évolution ne

peuvent être analysés qu'en posant des questions de type pourquoi et non pas en recherchant les causes finales.

Darwin déplaça les causes finales de la théologie vers la science.

6 - « L'absence de preuves. Il se trouva même des partisans de Darwin pour admettre que la théorie de la sélection naturelle reposait presque entièrement sur le raisonnement déductif. Ses opposants firent remarquer que cette méthode était spéculative et ils demandaient des preuves, obtenues par induction ou par expérience. La seule preuve, ou presque, que Darwin pouvait offrir, c'était l'analogie avec la sélection artificielle. Or, T.H.Huxley l'a admis, aucun éleveur n'a jamais réussi à produire une nouvelle espèce, reproductivement isolée, par ce moyen. D'ailleurs, les races de chiens et de pigeons les plus aberrantes étaient considérées comme "pathologiques" par Kölliker qui, avec raison, remarqua qu'elles ne seraient sûrement pas capables de se maintenir par elles-mêmes dans la nature ».

La découverte du mimétisme par Bates (1862) fut une bénédiction pour Darwin, Bates démontrant que le mimétisme n'était pas acquis par saltations mais par sélection naturelle, ce qui fut confirmé ultérieurement par des analyses génétiques et par d'autres dont Wallace et F. Müller.

7 - « L'impossible réfutabilité. Selon Popper, les seules théories scientifiques sont celles qui peuvent se prêter à la réfutation. Des philosophes opposés à la sélection naturelle ont soutenu qu'il était impossible de soumettre à ce test la plupart des assertions de la théorie de la sélection naturelle ».

Il faut distinguer, ici, la théorie en tant que telle et l'application de la sélection naturelle à des cas spécifiques. Dès que l'on traite de cas particuliers, on peut faire des prédictions pouvant être soumises à des tests de réfutation.

8 - « La résistance idéologique. Inévitablement, le concept de sélection naturelle a été appliqué à l'homme, engendrant des excès (racisme). Cela a conduit aussi certains à supposer que les différences génétiques ayant une valeur sélective chez l'homme contredisaient le principe d'égalité. Un égalitarisme extrémiste développa des écoles "environnementalistes", surtout dans les domaines de l'anthropologie et de la psychologie behavioriste aux Etats-Unis ».

Ces mouvements sont fondés sur une conception non-biologique de l'égalité. D'autre part, on sait à quoi conduisit le lyssenkisme en URSS.

9 - « Les objections empiriques. Les spécialistes de la diversité biologique ont élevé quelques objections à l'encontre de la sélection naturelle. Sur la base de la survie des individus supérieurs, et du changement graduel des populations, on devrait s'attendre à une totale continuité, ont-ils affirmé. Or ce que l'on observe en réalité, ce sont des discontinuités : toutes les espèces sont séparées les unes des autres par des fossés infranchissables ; il n'y a pas d'intermédiaires entre elles. Comment la barrière de stérilité entre les espèces a-t-elle pu se former par sélection naturelle ? ».

Les défenseurs de l'évolution graduelle ont dû réfuter ces objections et prouver les pré-requis suivants de leur théorie : disponibilité d'un stock inépuisable de variations individuelles, hérédité de ces dernières, avantage sélectif, même pour la plus légère variation, absence de limites à la réponse à la sélection, et explication des nouveautés évolutionnistes (les ailes par exemple) et de l'origine des taxa supérieurs par la variation graduelle.

Darwin et ses partisans ne furent pas capables de réfuter ces objections et de prouver ces pré-requis. Il fallut attendre la nouvelle systématique et la synthèse évolutionniste pour

démontrer que les discontinuités ont leur origine dans des phénomènes de population et les données fournies par les généticiens sur le taux de variation nécessaire pour rendre la sélection naturelle efficace.

Le darwinisme a pris une autre signification que celle que lui a donné Wallace avec la théorie synthétique et il a alors été appelé néo-darwinisme. La théorie synthétique est exposée par ailleurs. Aussi, nous limiterons nous ici à résumer les grandes lignes du darwinisme qui a été, non pas revu, mais précisé par cette théorie. Le pôle théorique s'appuie toujours sur les trois principes essentiels de la logique de Darwin.

La sélection naturelle occupe toujours la première place dans la théorie de Darwin, mais on insiste maintenant beaucoup sur le fait qu'elle est une force créatrice et sur les conditions imposées à la variation. Cette dernière doit être abondante, de faible ampleur dans son écart par rapport à la moyenne et elle doit être isotrope, c'est-à-dire qu'elle ne doit pas être orientée en direction des besoins adaptatifs de l'organisme.

La compétition entre les organismes, deuxième principe, constitue le niveau approprié et quasi exclusif, pour la mise en œuvre de la sélection naturelle.

Le troisième principe, dont Wallace n'avait pas parlé, est la possibilité d'extrapoler du micro- au macroévolutif. C'est ce troisième principe qui a été le plus critiqué (Voir T. Huxley, de Vries, Morgan en particulier).

Ces principes ont donné une théorie de l'évolution très cohérente qui a été admise par la majorité des scientifiques pendant plusieurs décennies. Toutefois, vers les années 1980, certains, dont Gould en particulier, sont revenus sur le darwinisme, non pas pour le démolir et le remplacer, mais pour le compléter.

Nous envisagerons cela plus loin dans le chapitre : Le darwinisme revisité.

ANNEXE 6 : LE MUTATIONISME

ANNEXE 6.1. MENDEL

Johann Mendel qui prit le prénom de Gregor en devenant moine, naquit en 1822 en Silésie autrichienne, de paysans pauvres. Il ne fut pas du tout ce "moine obscur" que l'on décrit parfois. Bien qu'il ait mené ses expériences de génétique à Brünn dans un quasi-isolement intellectuel, Mendel avait reçu une excellente éducation aux lycées de Troppau et d'Olmütz, et il avait passé deux années (1851-1853) à l'université de Vienne, afin d'être nommé professeur de sciences dans un lycée. C'était un scientifique compétent, qui avait suivi l'enseignement, à Vienne, des plus brillants physiciens et biologistes de son temps. Fait particulièrement important, son professeur de botanique, Franz Unger, avait adopté une théorie de l'évolution, en 1852, stipulant que des variants apparaissaient dans les populations naturelles, donnant naissance à leur tour à des variétés et des sous-espèces, jusqu'à ce que, finalement, les plus différents d'entre eux atteignent le niveau de l'espèce.... Il avait donc implicitement proposé l'idée que l'étude des variétés était la clé du problème de l'apparition des espèces. Cette idée stimula apparemment beaucoup son étudiant (Mayr, 1989). Comme pour Darwin, il est significatif que ce fut la question de l'espèce qui inspira le travail de Mendel, par opposition aux embryologistes et aux cytologistes allemands, qui s'intéressaient à la physiologie du développement. Dans son fameux article de 1866, Mendel déclarait que ses expériences, menées pendant de nombreuses années, avaient été entreprises pour «arriver à la solution d'une question dont l'importance ne peut être sous-estimée par rapport à l'histoire de l'évolution des formes organiques. » Mendel voulait tester la théorie de Unger, c'est ainsi qu'il entreprit d'étudier les variétés.

En raison de sa démarche évolutionniste, Mendel adopta, comme Thoday (1966) l'a justement remarqué, une méthode d'analyse populationnelle plutôt qu'une étude de l'individu singulier, traditionnelle dans l'analyse fonctionnelle. Il examina de nombreuses populations de descendants et comprit qu'il était «nécessaire d'observer sans exception tous les membres des séries de descendants à chaque génération» (1866: 4). Il examina des dizaines de milliers, et même des centaines de milliers de graines et de plantes, étalant ses expériences sur huit saisons de reproduction. Tout le monde s'accorde pour dire que Mendel était très méticuleux. Durant ces expérimentations, il enregistre de manière détaillée les conditions météorologiques, les taches solaires, ainsi que d'autres phénomènes variables. Il était fasciné par les relations numériques ce qui le prédestinait à une approche populationnelle de l'hérédité.

Selon Mayr (1989), le fait qu'il ait reçu un enseignement aussi complet en physique qu'en biologie fut d'une importance décisive dans la réussite des expériences qu'il entreprit. Son professeur préféré au lycée était un physicien, et la physique semble avoir été le sujet principal de son propre enseignement. A Vienne, il assista aux cours du célèbre Doppler et d'autres physiciens, et il occupa pendant un temps les fonctions de démonstrateur à l'Institut de Physique de l'université. Tout cela lui apprit à conserver soigneusement les enregistrements de ses expériences, à rechercher des relations numériques, et à réaliser des analyses statistiques de base. Cette approche était nécessaire, pour entreprendre une analyse populationnelle. Ainsi, bien qu'il eût emprunté ses concepts (populations, évolution) à la biologie, la plus grande partie de sa méthodologie venait de la physique.

Grâce à sa parfaite maîtrise de la littérature botanique, et en particulier après une lecture complète de Gärtner, Mendel était au fait de l'importance extrême d'une bonne sélection des plantes pour ses expériences :

« La sélection du type de plante correct pour les expériences de ce genre doit être faite avec le plus grand soin, si l'on ne veut pas compromettre toute possibilité de succès dès le départ.

Les plantes retenues pour l'expérience doivent nécessairement répondre à certains critères :

- 1) Elles doivent posséder des traits différenciés de façon stable.
- 2) Leurs hybrides doivent être protégés naturellement contre l'influence de tous les pollens étrangers durant la période de floraison, ou du moins se prêter facilement à cette protection.
- 3) Il ne doit pas y avoir de réduction marquée de la fertilité des hybrides et de leurs descendants, dans les générations successives » (Mendel, 1866).

Cette dernière condition était d'une importance capitale, compte tenu du fait que Mendel n'avait aucune idée de ce qu'était une espèce. Il désignait les "formes" qu'il croisait, tantôt comme des espèces, tantôt comme des sous-espèces, parce que, « de toute façon, le rang qu'on leur assigne dans un système de classification n'a aucun rapport avec les expériences en question; tout comme il est impossible de trouver une ligne de démarcation précise entre espèces et variétés, il est impossible jusqu'ici d'établir une différence fondamentale entre les hybrides des espèces et ceux des variétés (Mendel, 1866, p. 5) ».

Pourtant, Kölreuter l'avait reconnu mieux que Mendel, il y a bien une différence radicale entre ces diverses sortes d'hybrides. Les différences entre variants intrapopulationnels portent généralement sur un seul gène et entraînent des ségrégations mendéliennes simples, alors que les différences entre espèces intéressent de nombreux gènes et ne donnent pas de ségrégation claire.

Aussi longtemps que Mendel suivit la troisième des conditions qu'il avait formulées, il était assuré de pouvoir interpréter ses expériences. Lorsque, dans une période ultérieure, il étudia un autre matériel, les charançons (*Bruchus pisi*) ayant rendu tout travail sur le pois impossible, il buta sur des complications troublantes, qui semblaient mettre en doute les résultats précédemment obtenus. Mais, en 1856, il avait fort heureusement décidé de travailler sur le pois *Pisum sativum* et ses formes apparentées, du fait des nombreux avantages qu'offrait cette espèce, ainsi que l'avaient reconnu les hybrideurs de plantes.

Mayr (1989) a bien souligné ce point fondamental du travail de Mendel : « Ne pouvant définir nettement l'espèce, Mendel utilisa le terme d'"hybride" de manière assez indéterminée, tantôt pour désigner de réels hybrides entre espèces, tantôt pour parler d'hétérozygotes d'un seul gène. Ceci a gêné certains historiens. Même s'il s'est donné à lui-même, à l'occasion, le nom d'hybrideur et s'il se référait souvent, dans son mémoire, à Kölreuter, à Gärtner, et à d'autres hybrideurs de plantes, il n'appartenait pas lui-même à cette tradition. En tant qu'élève de Unger et chercheur dans le domaine de l'évolution, Mendel s'intéressait aux différences portant sur un seul caractère, et non comme les hybrideurs, aux différences dans l'essence des espèces. Il est important de bien comprendre cela si l'on veut interpréter correctement son travail. Il est faux d'affirmer que son cadre conceptuel était celui des hybrideurs. C'est précisément la séparation d'avec cette tradition qui caractérise la pensée de Mendel, et constitue l'un de ses plus grands apports » (Mayr, 1989).

Un autre aspect remarquable de l'oeuvre de Mendel est l'emploi de la méthode hypothético-déductive. Lorsqu'on réalise de quelle manière il a programmé l'ensemble de ses expériences, comment il a expliqué sa méthode et comment il a choisi son matériel, on ne peut s'empêcher de penser qu'il avait déjà à l'esprit une théorie bien arrêtée, et que ses expériences visaient en fait à la tester. Sa démarche était ainsi très différente de celle des

premiers hybrideurs qui, comme Gärtner, se basaient sur une méthode inductive et accumulaient des masses de résultats, sans jamais aboutir à une conclusion. La démarche de Mendel était également très différente de celle des chercheurs qui, comme Nägeli, se livraient à de vastes spéculations sans même essayer de les mettre en pratique. Bien sûr, Mendel n'a pas inventé la méthode hypothético-déductive ; celle-ci avait déjà été utilisée par des chercheurs depuis le XVIII^e siècle, physiciens aussi bien que biologistes, comme, par exemple, Schleiden ou Darwin.

La théorie de Mendel peut se résumer en disant qu'elle repose sur le fait que pour chaque trait héréditaire, une plante était capable de produire deux sortes de cellules-œufs, et deux sortes de grains de pollen, chacune de ces sortes représentant le caractère paternel ou maternel (lorsque qu'il était différent chez le père et la mère). Chaque caractère est représenté dans l'œuf fécondé par deux éléments héréditaires (et pas plus de deux), l'un provenant de la mère (gamète femelle) et l'autre provenant du père (gamète mâle).

Mais, comme le dit Mayr (1989) :

« Nous ne saurons jamais quand cette théorie s'est formée dans l'esprit de Mendel, car ses volumineuses notes et manuscrits ont été brûlés peu avant ou après sa mort. On ne peut donc qu'émettre des hypothèses. Le plus probable est qu'il conçut cette théorie aux environs de 1859, après avoir réalisé quelques croisements préliminaires, et qu'elle était nette dans son esprit durant la dernière période intensive de croisements ».

Nous ne décrirons pas ici, en détails, les résultats de Mendel et les lois de l'hérédité qui sont bien connus maintenant.

L'histoire de la génétique peut- être divisée à son début en deux périodes. Mendel marqua fortement l'histoire de la génétique comme l'a bien souligné Mayr (1989) : « La première allant de 1900 à 1909, la seconde débutant en 1910. La première période, souvent qualifiée de mendélienne, fut submergée de controverses au sujet de l'évolution et de doutes sur l'universalité des lois de Mendel. Elle fut dominée par de Vries, Bateson et Johannsen, souvent qualifiés de "premiers mendéliens". Cependant, le terme n'a pas le même sens pour tout le monde, selon que l'on met l'accent sur tel ou tel aspect de la théorie génétique. Pour les généticiens, l'adjectif "mendélien" désigne une période au cours de laquelle l'hérédité particulière fut définitivement établie et l'inflexibilité de l'hérédité fixée. Pour les évolutionnistes, c'est une période au cours de laquelle d'éminents généticiens avancèrent des idées erronées au sujet de l'évolution et de la spéciation: par exemple que la pression de mutation jouait un rôle plus grand que la sélection..., de sorte que la position des naturalistes fut déconsidérée. Le même terme de "mendélisme" peut ainsi avoir une connotation positive ou négative, suivant la personne qui l'emploie.

La seconde période, qui débuta en 1910, et fut dominée par l'école de Morgan, se préoccupa beaucoup plus de problèmes purement génétiques, tels la nature du gène et l'arrangement des gènes sur le chromosome. Le terme de "génétique", proposé par Bateson en 1906, fut rapidement accepté pour désigner cette conception élargie de la science traitant de l'hérédité ».

Trente-quatre ans avaient été nécessaires pour que le monde prenne connaissance du mémoire de Mendel. Après 1900, son travail fut répandu à une vitesse extraordinaire. Correns et Tschermak lurent l'article de De Vries fin avril 1900, et publièrent leurs propres résultats en mai et juin. En Grande-Bretagne, William Bateson fit une communication sur les expériences de Mendel à la séance du 8 mai 1900 de la Royal Horticultural Society, et en France, Cuénot fit rapidement référence à son travail.

Mayr (1989) a bien étudié cet aspect de la génétique : « Comme pour la plupart des grands mouvements dans l'histoire des sciences, les progrès ultérieurs se firent à des rythmes différents selon les pays. La Grande-Bretagne occupa sans conteste d'abord la première place, bientôt suivie et finalement dépassée par les États-Unis (Castle, East, Morgan, etc.). La génétique allemande continua la tradition des années 1880, se concentrant sur le développement et sur des phénomènes non-orthodoxes (hérédité cytoplasmique réelle ou apparente, génétique des protozoaires, etc.). En France, après les débuts prometteurs de Cuénot, rien d'important ne parut avant les années 1930. En Russie, comme Gaissinovitch (1971: 98) l'a remarqué, «la génétique n'a commencé à se développer qu'au cours de la période soviétique ». Le monde non-occidental ne vit jamais naître aucune science génétique. Le développement et l'orientation de cette discipline furent influencés, dans chaque pays, par les chefs de file du mouvement. Curieusement cependant, ni Correns, ni de Vries ne jouèrent de rôle dans les progrès ultérieurs de la génétique mendélienne. Dans les débuts, William Bateson (1861-1926) tint la première place; d'ailleurs, il se rendit mieux compte de l'importance de Mendel que ceux qu'on a nommés ses redécouvreurs (Darden, 1977) » (Mayr, 1989).

Mendel n'était pas un évolutionniste. Mais avec la redécouverte de son travail et des lois qui portent son nom sur la ségrégation et avec les allèles, le problème de l'origine de la variation génétique se posa avec force. Darwin avait émis l'idée que le potentiel de variations est quasi inépuisable, permettant ainsi à la sélection naturelle de disposer d'un matériau abondant sur lequel elle pouvait agir. Mais Darwin n'avait pas pu expliquer l'origine de cette réserve de variations. C'est à quoi s'attelèrent les successeurs de Mendel, avec la mutation, de Vries et Morgan ; bien que la signification du mot mutation soit tout à fait différente pour l'un et l'autre de ces deux auteurs, comme nous allons le voir, l'un étant partisan de l'évolution saltatoire, l'autre de l'évolution graduelle.

ANNEXE 6.2. DE VRIES

Hugo De Vries était hollandais. Il avait fait des études de chimie physique et organique. Ce bagage lui permit d'envisager la transmission héréditaire et l'origine de la diversité organique auxquelles il s'intéressait de manière différente des zoologistes et des botanistes de son époque.

En 1889, il publia un ouvrage intitulé *Intracelluläre Pangenesis*. L'intérêt de De Vries pour l'hérédité relevait de l'évolutionnisme et partait du problème de l'espèce. De Vries rejeta la conception de l'espèce «comme unité, et la totalité de ses attributs spécifiques comme quelque chose d'indivisible» (1889: 11). « Mais si l'on regarde les caractères de l'espèce du point de vue de la théorie de la descendance, il devient vite évident qu'ils sont composés de facteurs individuels plus ou moins indépendants les uns des autres.» L'étude des organismes permet de se « convaincre de la nature composite des caractères de l'espèce ».

Deux faits importants ont marqué la pensée de De Vries : d'une part, l'année qu'il passa dans le laboratoire du réductionniste-mécaniste Julius Sachs à Würzburg; d'autre part, ses relations avec le physico-chimiste Jacobus Hendricus van't Hoff en Hollande. Il n'est pas surprenant qu'il désirât mener l'analyse du monde vivant jusque dans ses unités fondamentales. « Le profil caractéristique de chaque espèce est formé de nombreuses qualités héréditaires basées sur des facteurs qui sont les unités que la science de l'hérédité doit étudier. Tout comme la physique et la chimie descendent jusqu'aux molécules et aux atomes, les sciences biologiques doivent pénétrer ces unités afin d'expliquer, par le jeu de leurs combinaisons, les phénomènes du monde vivant» (1889: 13) ».

De Vries ne concevait pas les pangènes comme Weismann. Il pensait que les pangènes avaient une existence indépendante, qu'ils étaient capables d'être activés et de varier indépendamment les uns des autres (les biophores de Weismann étaient liés au sein des déterminants).

Avec Mayr (1989), on peut résumer ainsi la théorie génétique de De Vries :

1. L'hérédité repose sur des supports matériels appelés pangènes.
2. Chaque caractère héréditaire a sa propre sorte de pangènes.
3. Plus un organisme est différencié, plus il a de pangènes.
4. Chaque pangène peut varier indépendamment de tout autre.
5. Tous les noyaux contiennent les mêmes pangènes, mais seuls un petit nombre de pangènes sont libérés dans le cytoplasme d'une cellule donnée, les autres restant inactifs dans le noyau de cette cellule.
6. Un noyau peut contenir de nombreuses répliques identiques d'un pangène donné.
7. Pour devenir actif, un pangène doit migrer du noyau dans le cytoplasme.
8. Il n'y a aucune migration de pangènes du cytoplasme vers le noyau.
9. Il n'y a aucune migration de pangènes d'une cellule à une autre.
10. Les pangènes se divisent toujours lors de la division cellulaire, mais peuvent aussi se diviser dans l'intervalle entre les divisions cellulaires, de telle sorte qu'un pangène donné peut être représenté dans le cytoplasme (mais aussi dans le noyau) par de nombreuses répliques identiques.
11. Tout protoplasme d'un organisme consiste en pangènes.
12. Occasionnellement, un pangène change et cela «forme le point de départ de l'apparition d'une nouvelle variété ou espèce» (De Vries, 1889: 71). (Il s'agit de l'une des prémisses de sa théorie ultérieure de la mutation).

De Vries avait bien raison d'affirmer que sa théorie fournissait une excellente base pour tenter d'analyser expérimentalement l'hérédité, et peu après la publication de son brillant ouvrage (1889), il entreprit lui-même ces expériences. Celles-ci se fondaient sur l'idée que chaque unité pouvait varier indépendamment; par conséquent, «chacune peut par elle-même faire l'objet d'une étude expérimentale dans nos cultures» (1889: 69).

Il ne fait guère de doute que la théorie génétique de De Vries était plus proche des conceptions actuelles qu'aucune de celles qui l'avaient précédée. Cependant, deux de ses suppositions se révélèrent erronées : la migration des pangènes eux-mêmes du noyau au cytoplasme; le pangène dupliqué dans le noyau. Il pensait pouvoir ainsi expliquer la dominance et la variation quantitative des caractères : « Si certains pangènes sont en plus petit nombre que d'autres, alors le caractère qu'ils représentent n'est que faiblement développé; s'ils sont vraiment très peu nombreux, le caractère restera latent» (1889: 72). De Vries avançait le même postulat erroné que Weismann et tous les auteurs des années 1880 et 1890, théoriciens de l'hérédité. Il est évident qu'on ne peut calculer les proportions mendéliennes si l'on fait une telle hypothèse. L'étape suivante, cruciale dans l'histoire de la génétique, a été de se débarrasser de l'idée que les unités génétiques pouvaient présenter de "multiples répliques" dans les cellules. La réfutation de l'hérédité par mélange représente une autre étape capitale.

De Vries publia en 1900, un article sur la redécouverte des lois de Mendel. En 1901-1903, De Vries publia son livre : *Mutation Theory*. Darwin ne pensait pas que la variation discontinue ait une importance évolutive. Il pensait que la nature ne fait pas de saut. Toutefois même, T.H. Huxley, grand défenseur de Darwin, n'était pas d'accord avec Darwin sur ce point et était partisan du saltationnisme. C'est dans ce contexte que fut publié le livre de De Vries.

William Bateson (1861-1926) qui s'intéressa à l'évolution, pensait que la discontinuité des espèces résulte de la discontinuité de la variation et que les nouvelles espèces prennent

naissance par saltations. Par ses idées, Bateson eut beaucoup d'influence, en particulier sur De Vries, comme le démontre son livre.

De Vries, comme Bateson, pensait qu'il y avait deux sortes de variations : «La variabilité ordinaire, aussi appelée individuelle, ne peut [...] conduire à une transgression des frontières de l'espèce, même dans les conditions de sélection les plus fortes et les plus continues» (1901: 4). Par conséquent, la spéciation devrait consister en la naissance soudaine d'une nouvelle espèce, par le biais de la production d'un variant discontinu. « Ainsi, une nouvelle espèce naît soudainement; elle est produite par une espèce pré-existante, sans préparation apparente et sans transition (1901 : 3) ».

Mayr critiqua vivement De Vries : « Malheureusement, l'argumentation de De Vries était circulaire; elle créditait du nom d'espèce tout variant discontinu; par suite, une nouvelle espèce prenait forcément naissance par le biais d'une seule étape engendrant une discontinuité. La naissance d'une espèce, disait-il, résultait de la naissance de nouveaux caractères (p. 131). De Vries ne pensait pas en termes de populations ou d'espèces en tant que communautés reproductives. C'était un typologiste strict. Sa théorie de l'évolution était basée sur les postulats suivants : 1) la variation individuelle continue ne joue aucun rôle dans l'évolution; 2) la sélection naturelle est sans importance; 3) le changement évolutif est dû à des mutations soudaines de grande ampleur, et en outre, les espèces connaissent des périodes de mutabilité et d'immutabilité (Mayr, 1989) ». De Vries a raconté comment, à partir de 1886, il a étudié les espèces présentant des variants, dans les environs d'Amsterdam, afin d'en trouver qui fussent véritablement "mutables". «J'ai mis en culture pendant de nombreuses années plus de cent de ces espèces, mais une seule a répondu à mes espoirs. » (De Vries, p. 151) Pour De Vries, les autres espèces connaissent une période d'immutabilité. La seule espèce mutable était *Oenothera lamarckiana*. Cette plante a été découverte par Lamarck, d'où son nom.

Selon Mayr (1989) « on ne peut que se lamenter, lorsqu'on lit l'ouvrage de De Vries intitulé *Die Mutationstheorie* publié en 1901-1903. Ce brillant physiologiste et généticien, dont le livre sur la pangenèse (publié en 1889) représenta, avant 1900, la discussion la plus pertinente et prémonitrice des problèmes de l'hérédité, viole ici tous les canons de la science. Non seulement la plupart de ses conclusions sont circulaires, mais toute sa théorie s'appuie sur une espèce exceptionnelle, postulant sans l'ombre d'une preuve que les autres espèces ("plus de cent"), qui ne se comportent pas comme *Oenothera*, se trouvent dans une période d'immutabilité. Il conclut (p. 150) que les espèces nouvelles ne sont pas engendrées par la lutte pour l'existence et la sélection naturelle, mais exterminées par elles ».

En dépit de ces insuffisances, et de la vigoureuse opposition des naturalistes les plus en vue (Poulton, 1908), l'œuvre de De Vries a dominé la pensée biologique entre 1900 et 1910. Ainsi, Dunn (1965 a : 59) dit : « D'une certaine façon, la publication du premier volume du grand ouvrage de De Vries en 1901 fit plus grande impression sur le monde de la biologie que la redécouverte des principes de Mendel. » Le manuel de génétique le plus connu à l'époque de De Vries (Lock, 1906: 144) résume la pensée des mendéliens de cette façon : «Les espèces naissent par mutation, une étape soudaine au cours de laquelle un caractère unique ou un ensemble de caractères se trouvent changés en même temps. » T.H. Morgan (1903) fut d'abord enthousiasmé par la théorie de De Vries. « Les mendéliens pensaient qu'une évolution par mutation réfutait l'évolution graduelle par sélection ».

De Vries est, avec Mendel et Weismann, le troisième pilier du néo-darwinisme. On lui doit la redécouverte des lois de Mendel, mais aussi la théorie de la mutation et celle des "pangènes" (Pichot, 2004, 907). Pichot a décrit la théorie des pangènes (2004, 908) vue par De Vries : « La théorie de Weismann restait assez floue sur la manière dont l'hérédité était portée par le plasma germinatif ; la structure moléculaire de ce plasma était certes invoquée, avec une

architecture hiérarchisée, du biophore à l'idant, mais sans que soit véritablement explicitée la relation entre cette structure et celle de l'organisme. Weismann s'inspirait des travaux de De Vries à ce sujet, mais il n'a pas repris explicitement l'une des notions les plus importantes de ces travaux, celle de la discrétisation de l'hérédité en caractères indépendants les uns des autres.

C'est ici qu'intervient la redécouverte des lois de Mendel. En effet, De Vries décompose l'hérédité en un assemblage de caractères héréditaires distincts, comme Mendel l'avait fait lui-même. Une hérédité "discontinue" remplace donc la conception "continuiste" que favorisait la simple considération de la plus ou moins grande ressemblance des enfants aux parents (une telle ressemblance varie de manière "continue" entre une très grande ressemblance, voire une quasi-identité, et une très faible ressemblance, voire pas de ressemblance du tout). Et c'est parce qu'il adopte cette conception discontinuiste de l'hérédité que De Vries va s'opposer à la théorie continuiste de l'évolution darwinienne (qui procède par petites modifications insensibles, et non par sauts).

A chacun de ces caractères héréditaires distincts, De Vries associe une "unité d'hérédité" qu'il appelle "pangène". Ces pangènes ne sont pas encore ce que seront nos gènes ; ils ressemblent plutôt aux biophores de Weismann (à qui ils ont d'ailleurs plus ou moins servi de modèles). C'est-à-dire que ce sont, eux aussi, des particules vitales constitutives de la matière cellulaire, mais que, comme les biophores, ils ont leur origine dans la chromatine nucléaire, dont le filament est constitué par leur arrangement. Nous n'exposerons pas ici toute la « physiologie » de ces pangènes et, pour simplifier la question, nous nous bornerons à les considérer comme des unités d'hérédité. Dans la citation ci-dessous, De Vries dit qu'il faut considérer les plantes (ou, d'une manière générale, les êtres vivants) non pas en elles-mêmes mais comme les supports de ces unités d'hérédité ; ce qui n'est pas sans rappeler la thèse weismannienne, où l'être vivant vaut surtout comme porteur du plasma germinatif. Noter aussi, dans la même citation, une référence assez difficilement explicable à la pangenèse de Darwin (à moins de lire celle-ci comme une théorie "discontinuiste" de l'hérédité parce qu'elle faisait appel à des "gemmes" distinctes) » (Pichot, 2004).

De Vries décrit les pangènes de la manière suivante :

« Les phénomènes visibles de l'hérédité sont donc l'expression des caractères de particules invisibles, minuscules, dissimulées dans cette matière vivante. Et nous devons supposer qu'il existe une particule pour chaque caractère héréditaire. J'appellerai ces unités des pangènes ». « Ces pangènes sont de taille microscopique, mais d'un ordre bien différent des molécules chimiques, chaque pangène étant composé d'un grand nombre de ces molécules. Ils croissent, se reproduisent et sont capables de se répartir par le processus normal de la division cellulaire dans la totalité ou la quasi-totalité des cellules de l'organisme [comme les biophores de Weismann]. Ils peuvent toujours se reproduire, qu'ils soient inactifs (c'est-à-dire latents) ou actifs. La plupart d'entre eux sont inactifs dans les cellules de lignées germinales, mais ils atteignent leur activité la plus intense dans les cellules somatiques. Chez les organismes supérieurs, la répartition de cette activité est telle que, s'il est peu probable que tous les pangènes d'une cellule donnée deviennent actifs, chaque cellule est toujours dominée par au moins un groupe de pangènes, qui lui imprime son caractère. (H. De Vries, *Intracellulare Pangenesis*, in Lenay, 1990, 216)

Nous ne devons pas faire des croisements d'espèces, ni de variétés, ni même d'anomalies. Nous devons croiser les unités spécifiques et ne considérer les plantes que comme les supports de ces unités. Nous pouvons admettre que ces unités sont représentées, dans la substance héréditaire du noyau des cellules, par des corps définis de taille trop petite pour qu'on les voie et qu'ils forment par leur groupement les chromosomes. Nous pouvons appeler

des pangènes ces particules représentatives les plus intimes des unités spécifiques, selon l'hypothèse de Darwin relative à la Pangenèse, ou leur donner quelque autre nom. (H. De Vries, *Espèces et variétés*, 1909, 192) ».

Etant donné qu'à son époque les principes de la fécondation et celui de la réduction chromatique sont connus par les travaux de Weismann, De Vries peut mieux que Mendel, associer à un même caractère héréditaire deux unités d'hérédité, indiquant qu'il y en a une sur chaque chromosome de la même paire (les textes ci-dessous datent de 1904 ; c'est W. Sutton qui, le premier en 1902, a proposé de comprendre les lois de Mendel à la lueur du comportement des chromosomes lors de la méiose et de la fécondation, mais Weismann avait largement ouvert cette voie). En ce qui concerne les hybrides, une seule de ces unités est supposée active (celle qui correspond au caractère dominant), tandis que l'autre qui correspond au caractère récessif, est en latence.

C'est ce que De Vries expose : « Dans la marche ordinaire des choses, tous les individus prennent leurs qualités à deux parents ; pour chaque caractère particulier, ils possèdent au moins deux unités, qui sont à peu près mais non absolument égales ; ces deux unités accouplées travaillent simultanément et font que le descendant ressemble aux deux parents. Il n'y a aucune qualité dépareillée dans le descendant normal ; c'est l'existence d'une unité non accouplée qui constitue le caractère essentiel des hybrides d'espèces et cause en même temps les nombreuses déviations aux règles ordinaires. (H. De Vries, *Espèces et variétés*, 1909, 159)

Selon Pichot (2004) le mot récessif ne s'applique qu'à l'état particulier dans lequel le caractère latent se trouve dans l'hybride par son accouplement avec l'unité active antagoniste. (H. De Vries, *Espèces et variétés*, 1909, 174-175) ».

« L'idée de latence est importante dans la conception de De Vries ; la citation ci-dessus considère même que la récessivité n'est qu'un cas particulier de latence. Un caractère latent est, de manière générale, un caractère que l'être vivant possède sans l'exprimer de manière visible. C'est un caractère dont il possède l'unité d'hérédité (le pangène), sans que cette unité d'hérédité soit activée. Cette notion de latence est donc très générale ; elle couvre les caractères qui se manifestent uniquement sous l'action d'un stimulus externe, ceux qui ne se révèlent qu'à partir d'un certain âge (les caractères sexuels par exemple), ou encore les caractères récessifs chez l'hétérozygote. Un caractère peut rester latent pendant telle ou telle période, ou bien toute la vie ».

La théorie des pangènes et de la latence va aboutir, chez De Vries, à la théorie de la mutation.

Ayant redéfini l'espèce, comme nous l'avons vu plus haut, De Vries distingue parmi les variations individuelles, celles qui sont dues à la fluctuation et celles qui relèvent de la mutation. Pichot (2004, 912-914) a très bien discuté cette distinction : « La fluctuation est une variation insensible et continue qui s'opère autour d'une forme moyenne, en plus ou en moins. La mutation, au contraire, est une variation brusque et soudaine, un saut d'une forme à une autre, une discontinuité. Dans la citation 141^{*}, ci-dessous, De Vries prétend que Darwin avait admis les deux sortes de variations individuelles dans son explication de l'évolution, ce qui n'est pas exact [...] ; d'ailleurs, un peu plus loin dans le même ouvrage, De Vries prétendra le contraire et présentera sa thèse comme une solution de remplacement à la théorie darwinienne de la transformation graduelle des espèces (la référence à Darwin semble avoir déjà été une clause

* 141-Sur ce point, Darwin reconnaît deux cas possibles. Le changement peut se produire soit par l'apparition soudaine et spontanée de formes nouvelles dans la souche ancienne, soit par l'accumulation graduelle des variations toujours présentes et fluctuantes qui font dire communément que dans une race donnée, il n'y a jamais deux individus absolument identiques. Nous appelons aujourd'hui mutations la première catégorie de changements et nous désignons la seconde sous le nom de variations ou mieux, parce que ce mot est souvent employé avec d'autres sens, sous le nom de fluctuations (De Vries, 1909, 5).

de style, même lorsqu'on dit le contraire de ce qu'il a écrit ; ce genre de pratique n'a pas peu contribué à l'édification du mythe darwinien par la réécriture de l'histoire) » (Pichot, 2004).

De Vries indique ensuite que : « Darwin admit ces modes d'évolution ; Wallace rejeta les changements brusques et proposa les fluctuations comme le seul facteur. Tout récemment, beaucoup d'auteurs, surtout en Amérique, ont abandonné l'opinion de Wallace.

À l'heure actuelle, l'existence des mutations est reconnue et la discussion se limite à la question de savoir si elles doivent être regardées comme le principal moyen de l'évolution, ou bien, si les changements lents et graduels n'ont pas aussi joué un rôle considérable » (H. De Vries, *Espèces et variétés*, 1909, 5) ».

De Vries pense que la mutation est la transformation d'un pangène (une unité d'hérédité), alors que la fluctuation est la conséquence d'une plus ou moins grande activité de ces unités qui correspondent à des caractères plus ou moins latents. De Vries fait la distinction entre les espèces élémentaires et les variétés. Les espèces élémentaires se différencient les unes des autres par la possession de telle ou telle unité héréditaire, alors que les variétés sont, à l'intérieur d'une même espèce élémentaire, des formes qui ne se différencient que par la plus ou moins grande activité des mêmes unités héréditaires. Ainsi, pour passer d'une espèce élémentaire à une autre, une mutation est nécessaire, alors que les variétés ne diffèrent que par des fluctuations. Les différentes variétés d'une même espèce forment donc un tout plus ou moins continu, dans lequel les individus se distinguent par leurs caractères apparents (on parle aujourd'hui de phénotype) tout en ayant les mêmes pangènes (le même génotype) ; alors que les espèces élémentaires sont séparées entre elles par des sauts qualitatifs : deux individus de deux espèces différentes ne portent pas les mêmes pangènes (ils n'ont pas le même génotype*).

De Vries parle du principe des unités spécifiques qui sont à la base des changements de grande amplitude avec acquisition d'unités nouvelles (les mutations). « Dans tous ces changements, nous voyons que les caractères différentiels se comportent plus ou moins comme s'ils étaient formés d'unités. Les formes parentes sont séparées l'une de l'autre, sans intermédiaires. Les transitions font complètement défaut ; elles semblent parfois exister, mais à tort, car elles sont dues soit à la fluctuation considérable des formes en question, soit à la présence d'hybrides et de sous-variétés.

Ces unités physiologiques qui, en définitive, forment la base de la distinction des unités systématiques peuvent être parfaitement désignées sous le nom d' "unités spécifiques". Leur nature intime nous est encore inconnue, et nous ne voulons pas examiner aujourd'hui les théories qui ont été proposées pour expliquer les éléments matériels probables qui les constituent. Il nous suffit d'établir par des preuves empiriques qu'il existe, en général, des limites précises entre des caractères très voisins. Comme Bateson l'a dit, les espèces sont discontinues et nous devons poser en principe que leurs caractères sont aussi discontinus. (H. De Vries, *Espèces et variétés*, 1909, 156-157)

Nous allons donc essayer de montrer que les espèces élémentaires* se distinguent les unes des autres par l'acquisition de qualités nouvelles et que les variétés dérivent de leur espèce, soit par la mise en latence d'un ou de plusieurs caractères, soit par la mise en activité de caractères latents. (H. De Vries, *Espèces et variétés*, 1909, 141).

Le principe des unités spécifiques et des espèces élémentaires fait connaître immédiatement deux modes de variabilité. Les changements de grande amplitude consistent en l'acquisition d'unités nouvelles ou en la perte des unités préexistantes. Les variations

* Les mots phénotype et génotype ont été proposés par W. Johannsen, en 1909, dans le cadre de cette théorie ; l'espèce élémentaire de De Vries correspond à ce que W. Johannsen appelle lignée pure.

faibles sont dues à des degrés dans l'activité des unités elles-mêmes » (H. De Vries, *Espèces et variétés*, 1909, 457).

En adoptant ces définitions, De Vries prétend qu'une seule mutation suffit à provoquer un changement d'espèce (tandis que la fluctuation est le témoin d'un changement de variété). Comme le dit Pichot (2004) : « on retrouve, par une autre voie, celle de l'hérédité, le discontinuisme que Cuvier avait établi entre les espèces (en vertu de ses principes de taxonomie et d'anatomie comparée) ; discontinuisme qui était justement l'un des principaux arguments élevés contre la thèse de Darwin (qui était continuiste) ».

Parce qu'elles sont des variations quantitatives autour d'une moyenne, qu'elles ne produisent rien de nouveau (étant de simples modifications quantitatives de structures déjà existantes) et qu'elles sont trop lentes, De Vries considère que les fluctuations n'ont pas de rôle dans l'évolution.

En revanche, les mutations, elles, ont un rôle dans l'évolution, car elles consistent en la modification, l'apport ou la perte, d'une unité héréditaire, et pas simplement une variation d'intensité de son activité. Au niveau "phénotypique", elles se caractérisent donc par la création d'une nouveauté, plutôt que par une simple variation quantitative d'une structure déjà existante ; la difficulté que la thèse darwinienne avait à expliquer les nouveautés est ainsi levée (voir les critiques sur l'origine de l'aile ou de la glande mammaire). La mutation correspond à l'apparition soudaine et brusque d'une nouvelle espèce élémentaire, en raison de la définition même de celle-ci. Cette espèce apparaît alors dans sa forme complète, achevée, aussi définie que l'espèce dont elle dérive. La transformation des espèces devient ainsi saltatoire (contre Darwin qui voulait que la nature ne fît pas de saut).

C'est ce que De Vries explique : « Les cultures pedigreees [de l'Œnothère de Lamarck] que j'ai faites me permettent donc d'établir maintenant les relations de parenté qui existent entre toutes les plantes introduites dans mon jardin et elles montrent immédiatement les lois suivies par les espèces en mutation. Le fait capital est que les espèces ne se transforment pas graduellement, mais restent inaltérées pendant toutes les générations successives. Subitement, elles produisent de nouvelles formes qui diffèrent nettement de leurs parents et qui, de suite, sont aussi parfaites, aussi constantes, aussi bien définies et aussi pures qu'on peut l'attendre d'une espèce quelconque » (H. De Vries, *Espèces et variétés*, 1909, 18).

Par conséquent, cette conception de la mutation et de l'espèce élémentaire se rattache directement à la discrétisation de l'hérédité, et au découpage de l'être vivant en caractères distincts commandés par des pangènes différents et héréditaires de manière indépendante. Pour De Vries, la continuité concerne ce que nous appelons aujourd'hui le phénotype, alors que la discontinuité est l'apanage des pangènes.

Pour de Vries, la nouvelle espèce apparaît brusquement sans formes intermédiaires : « Par la théorie de la mutation j'entends la proposition selon laquelle les attributs des organismes consistent en unités distinctes, séparées et indépendantes. Ces unités peuvent être associées en groupes et nous trouvons, dans les espèces apparentées, les mêmes unités et groupes d'unités. Les transitions, telles que celles que nous rencontrons fréquemment dans la forme externe des animaux et des plantes, sont aussi complètement absentes entre ces unités qu'elles le sont entre les molécules des chimistes, [...]

L'adoption de ce principe influence notre attitude à l'égard de la théorie de la descendance [l'évolution] en nous suggérant que, à l'opposé d'une continuité, les espèces dérivent les unes des autres par un processus discontinu. Chaque nouvelle unité, constituant une nouvelle étape dans le processus, sépare radicalement et complètement la nouvelle forme, comme une espèce indépendante de celle dont elle est issue. La nouvelle espèce apparaît tout

d'un coup ; elle surgit de l'espèce mère sans préparation visible, et sans aucune série manifeste de formes intermédiaires » (H. De Vries, *Die Mutationstheorie*, 1901-1903, 1, 3).

Se pose alors la question de connaître le rôle de la sélection. Pour De Vries, des nouvelles espèces ainsi produites par mutation sont soumises à la sélection naturelle, qui les conserve ou les élimine. Ici aussi, le processus est de type discontinu car cette sélection ne porte pas sur les petites variations, mais sur les formes finalisées, complètes. Chez Darwin où la sélection intéresse des individus de même espèce mais légèrement différents, elle est intra spécifique, ici, elle est interspécifique s'effectuant entre les représentants des espèces élémentaires apparues par mutation.

Comme le dit Pichot (2004) : « Pour De Vries, la théorie de la mutation résout le problème posé par la durée de l'évolution. Alors qu'une évolution continue et lente demande des durées très longues et incompatibles avec ce que l'on savait de l'âge de la Terre (d'autant qu'à la fin du XIXe siècle cet âge avait été considérablement réduit par des travaux, erronés, de Lord Kelvin), une évolution discontinue par mutations brusques demande beaucoup moins de temps, et est par là plus vraisemblable ».

C'est pourquoi De Vries dit : « Une grave objection qui a été souvent formulée, même dès le début, contre la conception de Darwin de changements très lents et presque imperceptibles, consiste en l'énorme durée de temps qu'elle nécessite. Si l'évolution ne s'est produite à aucune époque avec plus de rapidité que nous la voyons se faire à l'heure actuelle, s'il faut admettre que le processus de la transformation s'est toujours fait lentement, nous sommes conduits à exiger des milliers de millions d'années pour faire dériver les types les plus élevés des animaux et des plantes de leurs ancêtres les plus reculés. Or, il n'est nullement probable que la durée de la vie sur la terre renferme de telles périodes, qu'on ne puisse en imaginer la durée. Bien au contraire, il semble qu'il faille limiter la durée de la vie sur la terre à un petit nombre de millions d'années. Les recherches de Lord Kelvin et d'autres physiciens éminents paraissent ne laisser aucun doute sur ce point ; quoique toute estimation de cette nature reste vague et approximative, les données peuvent être considérées comme suffisamment exactes pour l'usage que l'on doit en faire en ce moment. [...]

Il semble donc évident que la durée de la vie sur le globe ne s'accorde pas avec les exigences de la théorie d'une évolution très lente et continue. Or, il est facile de voir que l'idée de mutations successives ne soulève nullement la même difficulté » (De Vries, 1909, 453-455).

De Vries évalue le début de la vie sur Terre à 30 ou 40 Ma et il estime qu'une mutation survient tous les 100 ou 1000 ans : « Il faut supposer que les variations ou sauts n'ont jamais été essentiellement plus considérables que ceux qui apparaissent maintenant sous nos yeux. On peut estimer à quelques milliers le nombre des mutations nécessaires pour expliquer l'organisation complète des formes les plus élevées. En admettant que trente ou quarante millions d'années se soient écoulées depuis le début de la vie, les intervalles qui ont séparés deux mutations successives doivent être de l'ordre du siècle ou même du millier d'années » (H. De Vries, 1909, 453-455) ».

Un aspect qui peut sembler paradoxal est la réaffirmation par De Vries de la fixité des espèces et sa proposition de l'espèce fondée sur la notion de type. Pichot (2004) a bien analysé ce paradoxe : « Cela peut paraître paradoxal pour quelqu'un qui est l'un des pères fondateurs du darwinisme considéré à la fois comme une théorie de l'évolution et comme une théorie opposée à cette notion de "type", mais c'est en fait parfaitement logique.

Les arguments de De Vries sont divers. Les uns sont d'ordre expérimental ou observationnel. Ils concernent le fait que les espèces découvertes dans les tombeaux égyptiens sont les mêmes que celles existant encore aujourd'hui (argument déjà utilisé par Cuvier pour étayer son fixisme) ; ou encore les restes paléontologiques montrant, d'après lui, que les espèces ont un âge très considérable ». En effet, De Vries dit : « On peut en trouver d'autres preuves [de la stabilité des espèces] dans la comparaison des plantes anciennes avec leurs représentants vivant actuellement. Les restes découverts dans les tombeaux de l'ancienne Égypte ont toujours été des arguments sérieux en faveur de la théorie de la fixité des espèces et, à mon avis, ils le sont encore. Les céréales et les fruits et même les fleurs et les feuilles des couronnes funéraires de Ramsès et d'Amen-Hotep sont les mêmes que celles qui sont encore cultivées actuellement en Égypte. [...]

Les mêmes conclusions sont fournies par les documents paléontologiques. Ici, les restes sont incomplets et ne permettent que rarement de faire une comparaison minutieuse. Il faudrait tout d'abord examiner l'étendue de la variation fluctuante, mais on ne peut évidemment faire l'épreuve par semis de la constance des espèces élémentaires. En dehors de ces difficultés, les paléontologistes s'accordent pour reconnaître l'âge très considérable d'un grand nombre d'espèces » (H. De Vries, *Espèces et variétés*, 1909, 445).

Un autre argument utilisé par De Vries est le fait que les espèces américaines importées en Europe n'ont pas survécu lorsque les conditions de vie ne leur convenaient pas, ou alors elles ont proliféré mais en restant toujours identiques à elles-mêmes, sans se transformer en nouvelles espèces malgré les nouvelles conditions de vie qui auraient dû jouer en sélectionnant les individus mieux adaptés et ainsi transformer les espèces. Par conséquent, la sélection agit ici selon le principe du tout ou rien, c'est à dire selon un principe de discontinuité (comme une mutation), la sélection a agi selon la loi du tout ou rien, mais le rien est resté le même, il n'a pas été éliminé comme le dit De Vries : « Beaucoup d'espèces ont été introduites d'Amérique en Europe et s'y sont développées rapidement sur de grandes surfaces. [...] Quoique soumises à des conditions ambiantes différentes et à la lutte pour la place avec d'autres espèces, elles n'ont point réussi à acquérir aucun caractère nouveau ; les espèces qui ont pu se fixer se trouvaient adaptées aux nouvelles conditions de vie et celles qui ne l'étaient point ont succombé » (H. De Vries, *Espèces et variétés*, 1909, 443) ».

Mais ces arguments que Pichot (2004) appelle "expérimentaux", sont peu convaincants, car selon Pichot « ils ne sont là qu'en complément d'autres arguments qui, eux, sont théoriques, et qui sont d'ailleurs avancés les premiers. De Vries prétend que la constance des espèces a toujours été admise par les classificateurs. Ce en quoi il se trompe, puisque même Linné a admis une variabilité de l'espèce (et une constance du genre) et que, d'autre part, aussi bien chez Lamarck que chez Darwin, la difficulté de définir l'espèce comme une entité bien délimitée a été un des arguments avancés pour l'adhésion à l'idée transformiste. En fait, dans son affirmation, De Vries se réfère surtout à la théorie de la mutation. Dans cette théorie, les êtres vivants sautent d'une espèce à une autre par mutation, mais les espèces ne se transforment pas réellement les unes dans les autres comme le supposait le gradualisme de Lamarck ou de Darwin. Les espèces élémentaires ont en elles-mêmes une stabilité et une définition (ainsi De Vries différencie les espèces élémentaires d'Énothère qui sont apparues dans ses cultures, notamment parce qu'une même mutation peut se produire dans différents individus, les faisant ainsi tous sauter d'une même espèce en une autre même espèce). D'une certaine manière, ces espèces élémentaires "préexistent", en tant que "types", à leur "réalisation" par les individus, qui sautent d'un type à l'autre par mutation. La fixité des espèces, et les "sauts" que font les individus de l'une à l'autre, contribue donc à réinstaurer l'idée d'un type fixe de l'espèce et, par là, d'un ordre naturel (cette conception ne doit cependant rien à Paley, ni même à Cuvier ; la question de l'organisation de l'être vivant, et de ses contraintes, n'apparaît pas chez De Vries ; celui-ci ne se préoccupe ici que de l'hérédité). Cela va naturellement à l'encontre de ce qu'écrivait Darwin dans *L'origine des*

espèces, tout autant que la conception saltatoire propre à la mutation est opposée à son continuisme. La contribution de De Vries à l'élaboration du darwinisme n'en sera pas moins fondamentale (tant est grande la capacité de ce darwinisme à digérer les thèses les plus contradictoires). Pour De Vries, en tout cas, la théorie de la mutation réconcilie la fixité des espèces et leur évolution » : « Il existe beaucoup d'arguments en faveur de la constance de l'espèce. Ce principe a toujours été admis par les classificateurs ; la conception courante connue sous le nom de théorie de la sélection naturelle n'est adoptée que temporairement ; elle suppose que les espèces ne sont pas stables, mais qu'elles changent en s'améliorant constamment et en s'adaptant aux exigences des conditions de vie. Les partisans de la théorie de la descendance [évolution darwinienne) ont admis que cette conséquence était inévitable et ont été conduits à nier le fait évident que les espèces sont des entités constantes. La théorie de la mutation permet de satisfaire aux conséquences de ces deux notions opposées en réduisant la mobilité de l'espèce à des périodes définies [les périodes de mutation] et probablement courtes ; elle explique immédiatement par quel processus la stabilité de l'espèce s'accorde parfaitement avec le principe de la descendance par évolution des formes » (H. De Vries, *Espèces et variétés*, 1909, 442).

Ainsi, le discontinuisme de la théorie moderne de l'évolution est issu des travaux de De Vries et il repose sur l'hérédité, la discrétisation de l'hérédité par les pangènes, et non pas sur la forme et l'organisation de l'être vivant. Nous y reviendrons plus loin, dans le Darwinisme revisité.

Aujourd'hui, on n'admet plus que l'on passe d'une espèce à une autre par une seule mutation. De Vries avait obtenu ses résultats à partir d'une seule espèce. On sait maintenant que cette espèce a des chromosomes particuliers, *Oenothera lamarckiana* est, en effet, hétérozygote permanent, un hybride dont les chromosomes issus de chaque parent se relient respectivement à la méiose et ségrégeant ainsi ensemble. Seule la moitié des graines est viable. La plante est polyploïde. Il s'agit donc là, d'une plante non commune au plan chromosomique, d'où les résultats qu'a obtenu De Vries.

ANNEXE 6.3. MORGAN

Selon Mayr (1989) : « L'année 1910 est presque aussi célèbre dans l'histoire de la génétique que 1900, puisque c'est à ce moment-là que Morgan publia ses premiers résultats sur *Drosophila*. La décennie qui avait suivi la redécouverte de Mendel avait été dominée par Bateson. Celui-ci, de concert avec ses collaborateurs, avait non seulement confirmé les lois mendéliennes, mais trouvé et expliqué de nombreuses exceptions apparentes. Il avait aussi apporté d'importantes contributions à la terminologie de la nouvelle discipline. Toujours durant cette décennie, Boveri avait montré que les chromosomes se maintenaient individuellement identiques à eux-mêmes, d'une division cellulaire à l'autre : il s'agissait de la théorie de l'individualité et de la permanence des chromosomes, acceptée avec satisfaction par le plus grand nombre des biologistes.

L'un d'entre eux, cependant, ne fut pas convaincu par la thèse de Sutton et Boveri au sujet des chromosomes (voir ci-dessous). Il s'agissait de l'embryologiste T.H. Morgan, collègue de E.B. Wilson à l'Université Columbia de New York. Même si Wilson et Morgan avaient la plus grande considération l'un pour l'autre, et entretenaient des relations amicales, ils étaient en complet désaccord en ce qui concernait l'interprétation du rapport entre chromosomes et transmission héréditaire. En 1908, Morgan commença à réaliser des expériences en génétique, d'abord sur des rats et des souris. Le choix le plus décisif de sa carrière fut d'abandonner le travail sur des organismes du type des mammifères, qui ne se reproduisent pas rapidement, coûtent cher, et sont vulnérables aux maladies. Deux autres généticiens américains, W.E. Castle et Frank Lutz, travaillaient depuis plusieurs années sur la mouche du vinaigre,

Drosophila melanogaster, qui se reproduit toutes les deux ou trois semaines, peut être élevée dans des bouteilles de lait vides, et que n'atteint presque aucune maladie. Une autre caractéristique importante de *D. melanogaster*, est qu'elle n'a que quatre paires de chromosomes, contre environ vingt-quatre chez la plupart des mammifères. Tout cela faisait de *Drosophila* un matériel particulièrement adéquat pour des études sur l'enjambement des chromosomes (crossing-over), études nécessaires pour établir définitivement la théorie chromosomique »(Mayr, 1989).

C'est le choix de la drosophile comme matériel d'étude qui fut le premier grand mérite de Morgan pour les raisons qu'indique Mayr ci-dessus, mais aussi par le succès scientifique de ce choix, comme nous le savons maintenant, avec un siècle de recul.

Morgan avait été marqué par les études sur les mutations notées par de Vries chez *Oenothera*. Il essaya de produire des mutations de même type chez *Drosophila*, qu'il commença à élever dès 1909. Pour cela il exposa les drosophiles à des substances chimiques, à des rayonnements au radium ou aux rayons X, et à la chaleur, sans succès au début. Toutefois, dans l'un de ses élevages, qu'il suivait génération après génération, il finit par observer l'apparition brusque d'un mâle aux yeux blancs, alors que la population normale avait les yeux rouges.

Cet événement, l'apparition brusque d'un seul individu aberrant dans un élevage de laboratoire, entraîna toute une série de recherches. La première question qui se posait, était de savoir comment le caractère "yeux blancs" était apparu. Pour y répondre, Morgan croisa ce mâle aux yeux blancs avec des femelles normales aux yeux rouges. Il constata que la génération F1 était toute à yeux rouges. Cependant, des mâles à yeux blancs réapparaissaient en F2 ce qui démontra que le caractère pour la couleur blanche des yeux était récessif, et qu'il avait dû apparaître par changement brusque du gène "yeux rouges". Morgan qui avait rendu visite à De Vries adopta sa terminologie de "mutation" pour désigner l'apparition d'un nouvel allèle. Le choix de ce mot ne fut pas très heureux, étant donné le sens qu'on lui donnait dans la théorie évolutionniste de De Vries, et la nature chromosomique des mutations d'*Oenothera*, comme on l'a vu. Il y eut, ensuite, un imbroglio autour de ce mot dans les deux décennies suivantes (Mayr et Provine, 1980). Mais ensuite, les généticiens et les évolutionnistes utilisèrent le mot de "mutation" dans le nouveau sens que lui avait donné Morgan.

Mayr (1989) rapporte ainsi les conditions et l'ambiance dans lesquelles travaillaient Morgan et ses collaborateurs dans leur laboratoire qui sera dénommé "labo des mouches" pour la postérité :

« Dans l'histoire de la biologie, peu de chercheurs ont travaillé aussi étroitement avec leurs collaborateurs que Morgan. Il est difficile de déterminer lequel d'entre eux devrait être crédité de telle ou telle découverte faite dans son laboratoire. De fait, certains historiens ont crédité les élèves et les collaborateurs de pratiquement toutes les découvertes. C'est exagéré. Il faut rappeler que dans les deux années qui suivirent son premier article sur *Drosophila* paru en juillet 1910, Morgan en publia treize autres, sur l'apparition et les caractères d'une vingtaine de mutations liées au sexe, chez cette mouche. Peu de temps après la découverte de la mutation "yeux blancs", il trouva deux autres mutations récessives liées au sexe, "ailes rudimentaires" et "corps de couleur jaune". Il ne fait guère de doute que l'élucidation des mécanismes de l'hérédité mendélienne fut en grande partie réalisée très tôt par Morgan, et que ce fut là sa contribution personnelle. Comme Muller l'a dit (1946), «l'histoire de la première période de recherche sur *Drosophila* fera sûrement l'objet de nombreuses réévaluations; mais un point restera intangible : la découverte par Morgan de l'enjambement des chromosomes (crossing-over); et sa thèse, selon laquelle plus les gènes sont éloignés, plus leur distribution est modifiée par les enjambements, a représenté un véritable coup de tonnerre dans la

recherche en génétique, presque aussi grand que la redécouverte de Mendel». Je voudrais souligner ici cette importante contribution de Morgan à la solution du problème de la liaison entre les facteurs (linkage), et de l'enjambement chromosomique (crossing-over), car le reste du chapitre portera sur l'analyse des problèmes, et non sur le fait de savoir à quel occupant du "labo des mouches" il faut attribuer telle découverte ».

Muller souligne bien, ici, l'importante contribution de Morgan à l'étude de la liaison génétique.

Morgan et ses collaborateurs étudièrent des élevages de dizaines et de centaines de milliers de *Drosophila* dans le "labo des mouches" à l'Université Columbia à New-York. Ils continuèrent à trouver de nombreuses nouvelles mutations. Morgan fut rapidement rejoint par deux étudiants, Alfred H. Sturtevant et Calvin B. Bridges en 1910-1911. Puis, un autre étudiant rejoignit le groupe, H.J. Muller. Il y avait dans cette équipe un magnifique esprit de collaboration, qui reste une des légendes de la biologie. «Il y eut certainement peu de laboratoires où l'excitation et l'enthousiasme régnèrent autant. Cette atmosphère était due en grande partie à l'attitude de Morgan, faite d'enthousiasme combiné à un sens critique développé, de générosité, d'ouverture d'esprit et d'un remarquable sens de l'humour (Sturtevant, 1959; 1965). »

Ainsi, Morgan a été l'initiateur de la génétique animale après que furent connues les lois de Mendel et que l'hérédité des caractères acquis fut récusée. C'est lui qui utilisa vraiment le premier modèle animal pour l'étude de la génétique, animal qui est toujours utilisé et qui a permis les progrès fondamentaux dans le domaine de la génétique. Morgan et son groupe élucidèrent en quelques années les aspects majeurs de la transmission héréditaire. Le groupe de Morgan réussit brillamment là où Bateson, de Vries, Correns, Castle et les autres premiers mendéliens n'avaient pu trouver les bonnes réponses, et n'avaient pas posé les bonnes questions. Selon Mayr (1989) : « L'une des raisons qui expliquent ce succès réside dans le fait que Morgan, bien qu'originellement embryologiste, se concentra délibérément sur le problème de la transmission héréditaire, laissant de côté la génétique physiologique et l'ontogenèse. Au lieu de se livrer à des spéculations à propos des lois de l'hérédité, il chercha à faire des observations et à les expliquer le plus simplement possible. De bout en bout, sa méthode fut empirique ».

Morgan, qui reçut le prix Nobel, décéda un an avant de voir son élève Muller recevoir la même distinction.

ANNEXE 6.4. LES MONSTRES PROMETTEURS

La thèse des monstres prometteurs a été proposée par Goldschmidt (1940).

Goldschmidt est arrivé à la conclusion que la base sous-jacente de tous les changements mutationnels devait être recherchée dans l'altération des configurations chromosomiques. Pour lui, les inversions, les translocations et d'autres changements chromosomiques étaient capables de déterminer des effets sur le phénotype, en l'absence d'altération des gènes. Alors, pourquoi supposer même que ceux-ci existent en tant qu'entités distinctes et bien définies ? Peut-être que tous les changements génétiques font suite à des altérations dans les configurations, et ce qu'on appelait les micromutations, localisables sur les cartes des chromosomes, devaient être des modifications morphologiques minimales de ces derniers, leur impact étant également mineur sur le phénotype. Goldschmidt ne niait pas les résultats de la cartographie et de la localisation des "gènes" sur les chromosomes. Il considérait simplement ces loci comme des points pouvant être expérimentalement identifiés sur les chromosomes,

ces derniers devant être envisagés, par ailleurs, comme des entités indivisibles. L'ordre des loci devait être conservé pour que puisse avoir lieu le développement normal. Les mutations telles qu'on les envisageait dans la terminologie néodarwinienne, devaient, selon lui, correspondre à la rupture de cet ordre normal et non à des changements matériels au sein d'entités définies. Goldschmidt imagina même que les chromosomes individuels représentent de simples parties au sein d'un système plus global, fonctionnant en tant que tout. Même après la description de la structure de l'ADN en 1953 par Watson et Crick, Goldschmidt continua à soutenir sa théorie.

Cette conception très personnelle de la génétique avait, bien sûr, un rapport avec la notion de la saltation qu'envisageait Goldschmidt. Si tous les changements génétiques pouvaient être interprétés comme des altérations de configurations au sein d'un système intégré unique, alors certains d'entre eux devaient être d'assez grande ampleur pour être capables de réorienter la totalité du programme de développement, alors que d'autres, n'ayant qu'un impact limité, correspondaient aux micromutations des néodarwiniens. Goldschmidt appela ces changements de grande ampleur des "mutations systémiques", et il déclara qu'ils constituaient le mécanisme des saltations engendrant les nouvelles espèces, au-delà du phénomène darwinien inefficace de diversifications des espèces.

« Je suis convaincu depuis longtemps que la macroévolution doit se réaliser au moyen d'un mécanisme génétique différent [...]. Un changement de configuration dans les chromosomes, complètement indépendant des mutations de gènes, et même du concept de gène, fournit ce mécanisme nouveau propre à la macroévolution [...]. Ce qu'on appelle les mutations et les recombinaisons de gènes au sein d'une population mendélienne, peut conduire à une diversification kaléidoscopique au sein des espèces, ce qui peut s'exprimer dans la production de catégories subs spécifiques [...]. Le passage d'une espèce à une autre n'est pas un changement reposant sur l'addition de très nombreuses modifications minuscules, mais un changement complet de la configuration fondamentale (autrement dit, du système de réaction), entraînant la formation d'une nouvelle configuration, qui, par la suite, peut de nouveau produire des variations intraspécifiques par micromutation. Ce type différent de changement génétique pourrait être appelé mutation systémique [...]. Quelle que puisse être la nature des gènes ou des mutations génétiques, elle n'entre pas du tout en ligne de compte. Seul est concerné l'arrangement en série des constituants chimiques du chromosome et la modification de cet ordre en un autre, organisé différemment dans l'espace, autrement dit en une nouvelle configuration chromosomique ». (Goldschmidt, 1940, pp 205-206).

A l'appui de sa thèse, Goldschmidt cite des exemples : la coalescence des vertèbres de la queue, amenant les plumes caudales à s'arranger en éventail chez les ancêtres des oiseaux, le positionnement des deux yeux sur un seul côté de la tête chez les poissons plats ; et l'achondroplasie chez le chien, donnant des animaux aux pattes courtes et arquées considérés comme des monstres jusqu'à ce que les chasseurs s'en servent pour faire sortir les blaireaux de leur tanière et se mettent alors à en reproduire la race sous le nom de teckel. Goldschmidt interprète ces exemples entièrement en terme de mutations affectant les phases précoces du développement. Il déclare, tout de suite après avoir parlé du teckel (p. 391) : « Nous avons donc là un exemple supplémentaire d'évolution effectuée par le biais d'une seule grande étape, sur la base de changements dans les processus embryonnaires à la suite d'une seule mutation. La base en est fournie par l'existence de mutants présentant des monstruosité du type requis, l'explication étant que les phénomènes de détermination embryonnaire permettent à un petit changement de vitesse dans les processus embryonnaires précoces de produire de grands effets touchant à de larges parties de l'organisme.

Ainsi, Goldschmidt relie son concept phénotypique du "monstre prometteur" à son hypothèse d'une "mutation systémique". En fait, Goldschmidt nie la notion de gène

corpusculaire et il édifie une théorie génétique invoquant des effets de position au sein d'un système chromosomique totalement intégré.

L'idée de monstres prometteurs qui auraient survécu et donné, eux-mêmes, naissance à de nouveaux êtres vivants, semblait puissante, mais peu susceptible d'être confirmée par les faits. La découverte des gènes organisateurs qui conditionnent la segmentation et les polarités du corps et des gènes maîtres de l'induction de l'œil, tous deux communs aux vertébrés et aux invertébrés, est bien la preuve de l'existence de macromutations susceptibles de remanier les organismes comme ils l'ont effectivement été dans les lignées évolutives. Toutefois, il faut expliquer la survie des monstres prometteurs, non leur apparition, qui est observée. Le problème n'est pas insoluble si l'on remarque que les macromutations sont plutôt fixées à l'origine des lignées, quand les premières espèces d'un phylum trouvent des niches écologiques vides, sans compétition ni prédation spécialisées. La condition pour survivre est alors plus la viabilité que l'adaptation. Les lignées descendantes peuvent se spécialiser dans les variantes des niches initiales et n'être confrontées à de fortes compétitions ou sélections qu'après avoir compensé le handicap des macromutations initiales.

Toutefois, ce ne sont que des hypothèses, souvent invérifiables. Cependant, l'observation, dans les faunes antécambriennes, de lignées très diversifiées, dont la plupart ont vite disparu, suggère que les macromutations y étaient plus fréquentes que par la suite. De même, les radiations adaptatives rapides entre subdivisions des grands groupes, à des niveaux aussi différents que les mammifères, les primates, ou certains genres de poissons, peut laisser à penser qu'il est plus facile et plus fréquent de diverger entre lignées d'espèces au début d'un groupe que plus tard. Mais malgré ces observations, l'origine des modifications des plans d'organisation en milieu naturel, reste l'un des domaines les moins connus de l'évolution.

La littérature médicale, en particulier celle qui est spécialisée en dysmorphologie, est remplie de monstres prometteurs. Nous avons, nous-mêmes, observé des centaines et rapporté plusieurs dizaines de monstres "prometteurs", comme, par exemple, des enfants porteurs de remaniements chromosomiques déséquilibrés, de nanisme achondroplasique et d'autres nanismes, de sirénomélie, de nombreux autres syndromes dysmorphiques reconnus et de malformations multiples n'entrant pas dans le cadre d'une entité reconnue (syndrome, séquence, association, complexe malformatif). Aucun de ceux porteurs de malformations majeures ne s'est reproduit.

ANNEXE 7 : LA THEORIE SYNTHETIQUE

L'essor de l'évolutionnisme, après la publication de l'origine des espèces en 1859, fit que la biologie se divisa en disciplines différentes. La zoologie et la botanique se fragmentèrent en disciplines distinctes telles que l'embryologie, la cytologie, la génétique, l'écologie, la biologie du comportement, etc... Certaines de ces disciplines suivaient une démarche expérimentale à l'inverse des autres, les naturalistes comme les botanistes, les zoologistes et les paléontologues travaillaient sur des organismes entiers. Cela contribua à creuser un fossé entre les biologistes expérimentalistes et les naturalistes, après la mort de Darwin, en 1882. Les deux groupes s'intéressaient à l'évolution, mais avec des méthodes et des approches très différentes. Les évolutionnistes expérimentalistes entrèrent dans le champ nouveau de la génétique qui était en train de se développer. Ils s'intéressaient aux causes proximales. Les représentants typiques de ce courant furent de Vries et Morgan. Les naturalistes s'intéressaient aux causes ultimes et étaient fascinés par la diversité.

Dans le premier tiers du XX^e siècle, le fossé séparant les évolutionnistes expérimentaux des naturalistes, semblait si profond qu'il paraissait impossible de pouvoir le combler. Selon Mayr (1989), deux conditions devaient être remplies avant que les deux groupes puissent travailler ensemble : 1) une nouvelle génération de généticiens devait s'intéresser à l'étude de la diversité et aux aspects populationnels ; 2) les naturalistes devaient reconnaître que l'interprétation génétique de cette seconde génération n'était plus opposée au gradualisme et à la sélection naturelle. « Lorsque ce stade fut atteint, la rencontre des esprits se fit complètement, en l'espace de douze ans, de 1936 à 1947. Durant ces années, les biologistes appartenant aux disciplines les plus diverses, et provenant de tous les pays, acceptèrent deux conclusions majeures : 1) l'évolution est graduelle, elle s'explique en termes de petits changements génétiques et de recombinaisons, de mise en ordre de cette variation génétique par la sélection naturelle; 2) en introduisant le concept de population, en introduisant les espèces comme des agrégats de populations reproductivement isolées, et en analysant l'effet des facteurs écologiques (occupation de niches, concurrence, radiation adaptative) sur la diversité et l'apparition des taxa supérieurs, on explique tous les phénomènes évolutifs d'une manière compatible avec les mécanismes génétiques connus et avec les données d'observation des naturalistes. Julian Huxley (1942) baptisa ce consensus synthèse évolutionniste. Il fallait pour cela que les naturalistes renoncent à croire en l'hérédité "flexible", et que les expérimentalistes abandonnent leurs conceptions typologiques pour accepter d'envisager la diversité dans leurs programmes de recherche. Dès lors, le concept de "pression de mutation" déclina, et à l'inverse, on observa les pouvoirs de la sélection naturelle associée à la variation génétique dans les populations naturelles » (Mayr 1989).

Nous avons vu ci-dessus, les acteurs principaux de cette synthèse.

Lors d'un symposium international à Princeton, aux Etats-Unis, du 2 au 4 janvier 1947, il se fit un accord quasi total sur les positions atteintes dans la synthèse (Mayr 1989).

Ni Fischer, ni Haldane, ni Dobzhansky ne proposèrent une dénomination pour ce mouvement général. Ce nom émergea plus tard et fut accepté. Le nom "théorie synthétique" ou "théorie synthétique moderne" dérive du titre du livre écrit par le petit-fils du meilleur défenseur de Darwin, T. Huxley : "Evolution, la synthèse moderne" publié par Julian Huxley en 1942.

J. Huxley pensait que la morphologie du consensus évolutionniste pouvait être la mieux décrite comme une synthèse, c'est à dire un rassemblement d'éléments auparavant dispersés, autour d'un noyau central.

J.Huxley (1942 p.28) envisageait la synthèse comme un processus d'intégration en deux phases autour d'un noyau Darwinien renouvelé (un phœnix qui renaît de ses cendres).

La première phase, appelée la synthèse de Mendel et de Darwin, demandait à cesser l'emploi évolutionniste du premier épisode majeur du Mendélisme comme de la théorie saltationniste non-darwinienne de De Vries. Huxley cite trois étapes majeures dans cette première phrase :

- La reconnaissance que les principes mendéliens opèrent chez tous les organismes unicellulaire et pluri-cellulaires, plante et animal
- L'aperçu clé que la variabilité darwinienne, à petite échelle et continue possède également une base mendélienne.
- La démonstration mathématique que de faibles pressions de sélection, agissant sur des différences génétiques mineures, peuvent entraîner un changement évolutionniste. Ce travail culmina dans l'origine de la génétique théorique des populations et amena à l'invocation de trois noms Fischer, Haldane et Wright comme héros de la première phase (Gould 2002 p. 504).

La deuxième phase, également une synthèse, commença avec le livre fondamental de Dobzansky (1937 Génétique et origine des espèces) et procéda en reliant les sous-disciplines traditionnelles de la biologie à la théorie centrale forgée durant la première phase. Ce courant, en plein essor, lorsque Huxley écrivit son livre, inclut des livres classiques comme ceux de Mayr (1942) pour la systématique, de Simpson (1944) pour la paléontologie, de White (1945) pour la cytologie, de Rensch (1947) pour la morphologie et de Stebbins (1950) pour la botanique. « La génétique, la physiologie du développement, l'écologie, la systématique, la paléontologie, la cytologie, l'analyse mathématique ont toutes fourni des faits nouveaux ou de nouveaux outils de recherche : la nécessité aujourd'hui est celle d'une attaque concertée de ce problème et d'une synthèse » (Huxley 1942, p. 8).

Gould est d'accord avec cette vision traditionnelle de la synthèse qui propose une synthèse, mais il préfère voir l'histoire de la synthèse sous une rubrique et une terminologie différentes (2002 p. 505) : restriction suivie par deux durcissements. L'intégration de Mendel et de Darwin à une discipline principale de génétique des populations doit être vue comme une restriction (une constriction selon Provine (1986)), car les biologistes pouvaient maintenant rejeter les théories nombreuses et contradictoires (l'orthogénèse et le saltationnisme principalement) qui semblaient si anarchiques lors du centenaire de la naissance de Darwin en 1909.

La seconde phase débuta avec la conservation de ce pluralisme comme l'illustre la première vague de livres après 1930-1940. Mais ceci se rétrécit étant donné que les principaux "synthétistes" vont promouvoir la sélection naturelle, d'abord comme une fréquence dominante et ensuite comme l'exclusivité virtuelle comme agent du changement évolutif. Ce consensus se durcit en orthodoxie, souvent accompagné d'une rhétorique large et forte de rejet de vues dissidentes, une position qui atteint son apogée lors de la célébration du centenaire de la parution de l'Origine des Espèces en 1959. Le pluralisme de "conséquent avec la génétique" se rétrécit à une croyance restrictive de ce que Weismann a appelé la "toute-puissance" de la sélection naturelle avec la condition accompagnante que les phénotypes soient analysés comme des problèmes d'adaptation.

Nous allons envisager ces deux phases de la synthèse des théories envisageables.

Synthèse comme restriction

Selon Gould (2002 p. 505), le but initial est de rejeter les vieilles alternatives.

L'état de la théorie de l'évolution demanda une restriction pour avancer ensuite. La première phase de la synthèse accomplit ce but en trois mouvements majeurs :1) en réaffirmant que le mécanisme central darwinien, la sélection naturelle est une théorie propre et fondamentale, 2) en lisant le mendélisme différemment pour valider plutôt que pour détruire ce mécanisme central, 3) en utilisant cette fusion pour bannir les trois alternatives de lamarckisme, de saltation et d'orthogénèse identifiées par Kellogg (1907).

Nous allons passer en revue trois ouvrages fondamentaux de cette période et leurs auteurs c'est-à-dire les différents acteurs de la synthèse.

Fisher et le noyau darwinien.

Fisher commence son livre : "La théorie génétique de la sélection naturelle" (1930) en expliquant comment la logique darwinienne nécessite une théorie particulière de l'hérédité pour pouvoir utiliser sa propre essence comme un mécanisme du changement sans avoir besoin de forces additionnelles. Dans son introduction, il écrit (1930 p. VII-VIII) « qu'une étude indépendante à la sélection naturelle est maintenant possible et principalement due à la grande avancée que notre génération a vu dans la science de la génétique ». Fisher conçoit son argumentation comme une preuve par élimination. Le mendélisme valide le darwinisme : « Tout le groupe de théories décrivant des mécanismes physiologiques hypothétiques, contrôlant la survenue des mutations, un pouvoir de diriger le cours de l'évolution, doit être mis de côté, une fois que la théorie qui survit est celle de la Sélection Naturelle » (1930 p. 20). Fisher illustre le caractère restrictif de la première phase de la synthèse en évoquant la fusion du darwinisme et du mendélisme pour rejeter chaque alternative au darwinisme de la triade de Kellogg (1907) : le lamarckisme car une hérédité "douce" ne peut pas exister à l'appui des mécanismes nouvellement validés du mendélisme. Le saltationnisme est éliminé lorsque la variabilité continue à petite échelle reçut une base mendélienne et gagna ainsi un pouvoir évolutionniste. Cette composante mendélienne à petite échelle procure un matériel évolutionniste supérieur pour deux raisons : 1) elle prédomine largement (les saltations surviennent seulement rarement, les variantes mineures sont ubiquitaires); 2) elle a un plus grand potentiel pratique (les petits changements peuvent souvent être avantageux, alors que les grandes déviations sont presque toujours létales ; la grande majorité des mutations majeures sont délétères ; les mutations mineures sont à la fois plus fréquentes et plus probablement utiles). De Vries et d'autres biologistes avaient rejeté les variations à petite échelle comme inefficaces et différentes des effets mendéliens, les saltations avaient prévalu, faute de mieux. Mais à partir du moment où on peut affirmer un continuum dans l'effet et une uniformité du mécanisme génétique pour les variations à toutes les échelles, alors un mode omniprésent et potentiellement avantageux doit être préféré à un extrême très rare et presque toujours délétère dans ce continuum.

L'orthogénèse, la troisième et dernière alternative au darwinisme de Kellogg, expire avec l'argument initial de Fisher sur les vertus d'une hérédité "particulière". Les taux de mutation requis par le darwinisme deviennent bien plus bas avec les modèles particuliers (et l'observation confirme qu'un tel taux fonctionnel modeste de mutation existe dans la nature). Comme l'orthogénie ne peut opérer que lorsque la pression de mutation devient assez élevée pour agir comme un agent de changement évolutif, les données empiriques, qui démontrent que les taux de mutation sont bas, sonnent le glas de l'orthogénisme (1930 p.20).

Fisher régna en maître sur les premiers synthétistes. Il favorisa des changements infinitésimaux dans de grandes populations panmictiques; il manifesta peu d'intérêt pour l'historique et la structure complexes des véritables populations; « Les organismes en général sont, en réalité, merveilleusement adaptés, à la fois dans leurs mécanismes internes et dans leurs relations avec la nature externe » (1930, p. 41).

Dans un tel contexte de changements et de grandes populations, le fonctionnalisme darwinien devait triompher. Les changements lents qui sont toujours en actions, altérant la constitution génétique et les conditions environnementales de chaque espèce, doivent également altérer l'avantage sélectif de chaque gène » (1930 p. 95).

Cependant, les 5 derniers chapitres de la "Théorie Génétique" - cet ouvrage était reconnu comme la pierre d'angle de la théorie de l'évolution du 20^{ème} siècle - près de 40 % de l'ensemble du volume, sont un argument cohérent (bien que fondamentalement faux) eugénique - l'affirmation que la société industrielle moderne (et en particulier la version britannique) est entrée dans un déclin potentiellement fatal comme le résultat de "la promotion sociale des sujets relativement stériles". Une tradition de discret silence a entouré ces chapitres.

Haldane et le pluralisme initial de la synthèse

Haldane inclut à propos le pluriel dans le titre de son livre "Les causes de l'évolution" (1932), car il croyait qu'une chose aussi capitale ne pouvait être unifactorielle. Mais Haldane écrivit son livre dans la tradition de la restriction pour démontrer le pouvoir de la sélection naturelle. Il déclara que son livre débute comme un série de conférences intitulées "Un ré-examen du darwinisme" et il annonce alors son but principal (p. VI) : « Démontrer que les mutations, la transformation de Lamarck, et ainsi de suite, ne peut prévaloir vis à vis de la sélection naturelle même lorsqu'elle est d'intensité modérée ».

Haldane présente une défense conventionnelle du ré-examen du darwinisme et du rejet des alternatives. « Le darwinisme est tombé dans de mauvaises périodes avant la synthèse ». Les critiques du darwinisme sont allées si loin que quelques biologistes et de nombreux juristes le considèrent comme plus ou moins discrédité (p. 32). La résurrection du darwinisme vient de la reconnaissance que des variations continues, à petite échelle, peuvent aussi se référer à une base mendélienne (p. 71) et, en particulier, que de faibles pressions de sélection travaillant de manière cumulative sur de telles variations mineures, peuvent effectivement expliquer toute l'évolution. « Cependant, si petit que puisse être l'avantage sélectif, le nouveau caractère va se répandre s'il est présent chez suffisamment d'individus de la population pour prévenir sa disparition par une simple extinction due au hasard...Un avantage moyen de 1 sur un million sera efficace chez la plupart des espèces » (1932 p. 100).

Le développement de la génétique mathématique des populations établit la pièce centrale de la résurrection du darwinisme. Haldane dira : « Je peux écrire sur la sélection naturelle avec autorité car je suis l'une des trois personnes qui connaît le mieux sa théorie mathématique » (p. 33).

Pourtant, à l'inverse de Fisher en quête de généralités abstraites et pervasives, Haldane apporte les puzzles les plus petits et les plus particuliers de l'histoire naturelle sous son parapluie théorique. Ici, il autorise l'existence d'un éventail d'exceptions au darwinisme, illustrant ainsi le pluralisme prédominant du début de la synthèse. Haldane rejette le lamarckisme comme contraire, en principe, aux lois de l'hérédité. Mais dans un passage remarquable, il trouve de la place pour les deux théories internalistes de la triade des alternatives de Kellog, la saltation et l'orthogénèse.

« Mais si nous arrivons à la conclusion que la sélection naturelle est probablement la cause principale du changement dans une population, nous n'avons certainement pas besoin de revenir complètement au point de vue de Darwin. En premier lieu, nous avons de bonnes raisons de croire que des espèces nouvelles peuvent apparaître soudainement, quelquefois par hybridation, quelquefois peut-être par d'autres moyens. De telles espèces n'apparaissent pas, comme le pensait Darwin, par sélection naturelle... Deuxièmement, la sélection naturelle ne

peut agir que sur les variations disponibles et celles-ci ne sont pas, comme le pensait Darwin, dans toutes les directions. En premier lieu, la plupart des mutations entraînent une perte de complexité (e.g. substitution des feuilles par des vrilles chez le pois comestible et le pois de senteur) ou une réduction de la taille d'un organe (comme les ailes chez la drosophile)... Les mutations semblent ne survenir que dans certaines directions » (1932 p. 138-139).

Deux modes de changement non darwiniens intriguent Haldane. Il admet laisser une petite place à l'orthogénèse, Haldane cite la fréquence probablement plus grande de la dégénérescence évolutive par rapport au progrès évolutionniste.

En deuxième lieu, Haldane accepta la croyance, commune des taxonomistes de sa génération selon laquelle les espèces les plus différenciées n'expriment pas de signification adaptative. « Mais lorsque nous avons poussé notre analyse aussi loin que possible, il n'y a pas de doute que d'innombrables caractères ne démontrent pas de signe en faveur d'une valeur sélective et, de plus, ce sont exactement ces caractères qui permettent à un taxonomiste de distinguer une espèce d'une autre. Ceci a amené beaucoup de zoologistes et de botanistes à abandonner le darwinisme » (1932 p. 113-114).

Huxley et le pluralisme de l'auteur de référence

Huxley présente une défense du darwinisme tout au long de son livre "Evolution, la synthèse moderne" commençant par un commentaire désabusé sur le pessimisme excessif si commun avant la synthèse qu'il dénomma. « La mort du darwinisme a été proclamée non seulement du haut des chaires mais aussi depuis le laboratoire de biologie; mais comme dans le cas de Mark Twain, la nouvelle a été largement exagérée, puisque aujourd'hui le darwinisme est très vivant » (1942,p.22). Huxley défend la logique centrale du darwinisme en reconnaissant les trois caractéristiques principales de la variation qui doit être copieuse (quoique pas assez pénétrante pour que la pression de mutation domine la sélection), aux effets phénotypiques petits et non orientée dans une direction et il loue Mendel qui procura l'explication physique pour ce que Darwin ne pouvait que déduire des premiers principes de la sélection naturelle, en espérant une confirmation plus tard d'après les découvertes des bases de l'hérédité.

Dans une discussion intéressante sur la nature des théories et leur logique centrale, Huxley discute l'affirmation de Hogben selon laquelle la fusion du darwinisme et du mendélisme a tellement altéré la notion propre qu'avait Darwin du mécanisme évolutif, au point que la reformulation de Fisher, Haldane et Wright ne devrait jamais se réclamer de Darwin ni même retenir le terme "sélection naturelle" comme son mécanisme central. Huxley répond que toutes les théories doivent changer en croissant, mais que le standard propre pour maintenir un nom doit être défini par la continuité de préceptes-clés dans une logique centrale.

Huxley suivait également la tradition anglaise en mettant l'accent sur l'importance centrale de l'adaptation dans la définition des mécanismes évolutionnistes. Il parle du cours de l'évolution guidé par les fonctions et affirme presque un statut a priori pour le panadaptationisme.

Comme preuve supplémentaire du pluralisme de la synthèse précoce, Huxley parle, comme Haldane, d'orthogénèse et de non-adaptation. Il affirme que la plupart des cas d'orthogénèse ne représentent que des exemples de contrainte phylétique. Huxley parle de restriction orthogénique dominante et secondaire : « Quand elle est dominante, elle prescrit la direction de l'évolution; quand elle est secondaire, elle en limite plutôt les possibilités. La restriction orthogénique dominante est très rare, si bien sûr même elle existe ».

Ainsi, la synthèse initiale de l'opinion même de ses fondateurs et de celui qui lui a donné son nom, réinstalle le darwinisme comme conception centrale de l'évolution et en

rejetant un rôle important aux alternatives auparavant populaires. Notre connaissance accrue du monde mendélien put établir la sélection naturelle comme cause primordiale du changement évolutif, mais il ne réussit pas à proclamer l'explication darwinienne comme exclusive.

Le durcissement de la synthèse

Gould (2002, p.520) illustre par un exemple in extenso la restriction de la synthèse qui augmente en puissance mais rétrograde dans l'art et la tactique du questionnement. Il a appelé cette confiance accrue le "durcissement de la synthèse". Ainsi, il oppose la restriction positive de la première phase - l'élaboration d'une théorie généreuse et compréhensive, et l'invalidation d'alternatives fausses et infructueuses - avec la réduction négative qui survint durant l'ontogénie de la deuxième phase. Le but de ce durcissement est d'exalter le pouvoir de la sélection. Pour démontrer le durcissement de la synthèse, Gould compare les travaux précoces d'auteurs clés à leurs travaux ultérieurs.

Wright fournit le cas le plus intéressant et le plus révélateur. Le nom de Wright évoque immédiatement le phénomène de dérive génétique, généralement appelé "l'effet Sewall Wright" dans les articles de la synthèse précoce (1931). On pourrait, par conséquent, considérer Wright comme l'homme parlant probablement le plus pour l'importance de la non adaptation et contre tout durcissement fonctionnaliste. En fait, quand, interrogé dans sa vieillesse, Wright se plaignit amèrement que ses opinions sur le rôle évolutionniste de la dérive génétique aient toujours été mal interprétées (Wright mourut en 1988 à l'âge de 98 ans). Etant donné que la dérive génétique décrit un changement stochastique des fréquences géniques par une erreur d'échantillonnage, on doit admettre que Wright a prôné une approche radicalement non darwinienne du changement évolutionniste en rétrogradant sélection et adaptation, et en renforçant l'importance du hasard. Mais Wright nie farouchement une telle interprétation de ses affirmations. Il argumente que sa théorie du déplacement équilibré, tout en fournissant un rôle important pour la dérive génétique, demeure fortement adaptationniste - bien que l'adaptation survienne généralement à un niveau plus élevé que la focalisation traditionnelle du darwinisme sur les organismes.

En résumé, Wright affirme qu'il a évoqué la dérive génétique primitivement comme génératrice de matériel brut pour alimenter un processus adaptationniste de sélection interdémique. Si le 2ème fondateur d'une nouvelle espèce occupe un pic adaptatif d'un paysage complexe (pour utiliser l'imagerie wrightienne standard*), le déplacement sur des pics additionnels nécessite la dérive génétique, car ce processus stochastique permet aux petits dèmes de descendre les pentes et d'entrer dans les vallées où la sélection peut alors faire monter le dème vers un autre pic. Quand des dèmes d'une seule espèce peuplent plusieurs pics, la sélection interdémique peut opérer comme un puissant mécanisme d'adaptation. Par conséquent, (et à juste titre), Wright décrit sa théorie tardive de déplacement équilibré comme adaptationniste et comme évoquant la dérive uniquement que comme une source de variation parmi les dèmes. La version de déplacement équilibré que Wright défendit durant les 30 dernières années de sa vie, ne survient pas par création soudaine, complète dans sa forme finale. Le déplacement équilibré implique différents thèmes et arguments dans le travail précoce de Wright et ses articles, écrits durant la phase pluraliste de la synthèse, attribuent un rôle bien plus important au hasard et à la non-adaptation dans le changement évolutionniste. En fait, Wright invoque souvent, et explicitement, la dérive comme un agent non-darwinien de changement dans les articles écrits durant la phase précoce pluraliste de la synthèse. L'attitude tardive, sélectionniste, était toujours en filigrane, mais la plupart des passages de

* Pour illustrer ses idées sur la dérive génétique, Wright propose un paysage représentant des pics montagneux et des vallées.

ces articles précoces défendaient le rôle non adaptationniste de la dérive que Wright rejettera plus tard (et niera les avoir jamais tenus).

Chez Dobzhansky, on assiste à un accent toujours plus grand mis sur la sélection et l'adaptation de la première (1937) à la dernière (1951) édition de "Génétique et Origine des espèces", son ouvrage majeur.

L'édition originale (1937) de Dobzhansky vers la synthèse est plus une affirmation méthodologique en faveur d'un pouvoir explicatif de la génétique qu'une défense forte et substantielle d'un mécanisme causal particulier. Dobzhansky rejette explicitement les arguments suivants : la variation continue dans la nature est de type non mendélien et différente de la variation discontinue due aux mutations dans les souches de laboratoire (P. 57); la variation mendélienne ne peut que générer des différences entre les taxa de niveau inférieur (des races aux genres), alors que les taxa de niveau élevé doivent leur distinction à un autre (et inconnu) processus génétique (p. 68) ; les changements chromosomiques sont toujours délétères et ne peuvent mener qu'à une dégénérescence des souches (p. 83); les différences entre taxa de niveau inférieur sont directement induites par l'environnement et n'ont pas de base génétique ou évolutionniste (p. 146); les expériences de Johannsen sur les lignées pures prouvent l'inefficacité de la sélection naturelle comme mécanisme du changement évolutionniste (p. 150); la sélection est trop lente dans les grandes populations pour rendre compte de l'évolution, même dans le temps géologique (p. 178); les mécanismes génétiques ne peuvent pas rendre compte de l'origine de l'isolement reproductif (p. 255). Le 5^{ème} chapitre sur la "variation dans les populations naturelles" insiste sur le pluralisme de la synthèse précoce. Les phénomènes génétiques observables permettent d'expliquer toute l'évolution; on peut retrouver une continuité totale des données des études de laboratoire, de celles sur la variation à l'intérieur des populations naturelles, à celles concernant la formation des races et des espèces. Quelles sont les forces qui modèrent et préservent cette variation dans la nature ? Dobzhansky parle de la sélection naturelle (p. 120) mais il n'attribue pas à ce processus le rôle dominant que les versions ultérieures "dures" de la synthèse lui donneront. Il met l'accent sur la dérive génétique comme un mode fondamental de changement évolutionniste dans la nature, non comme un phénomène étrange survenant dans des populations trop petites pour laisser des traces dans l'histoire. Il affirme que des races locales peuvent se former sous l'influence de la sélection naturelle. Dans le chapitre 6 qui traite explicitement de la sélection, il pose une question centrale : Darwin imagina la théorie de la sélection naturelle pour expliquer l'adaptation, admettant que Darwin réussisse dans ce domaine, pouvons-nous extrapoler et affirmer que la sélection contrôle la direction de tout changement évolutionniste (p. 150) ? Dobzhansky répond que nous ne pouvons pas défendre une telle extension du pouvoir de la sélection : il critique alors le sélectionnisme strict de Fisher (p. 151). Une longue conclusion (p.185-191) soutient le "modèle insulaire" de Wright sur la sélection sur des îles à demi-isolés occupant des pics différents d'un paysage adaptatif.

Génétique et évolution des espèces eut trois éditions (1937, 1941 et 1951). Comme la synthèse se développait, le programme adaptationniste gagna en influence et en prestige, et d'autres modes de changements évolutionnistes tombèrent en déconsidération, ou ne devinrent reconnus que comme actifs au niveau local mais non important pour l'ensemble de l'évolution. La troisième édition de Dobzhansky (1951) reflète clairement ce durcissement. Il insiste encore, bien sûr, sur le fait que tout changement ne peut pas être appelé adaptatif. Il attribue la fréquence de certains allèles à l'équilibre entre des taux de mutations opposés (p. 156). Il affirme l'importance de la dérive génétique (p. 165, p. 176) et n'accepte pas comme preuve de pansélectionnisme l'un des résultats majeurs du programme adaptationniste – le

travail de A.J. Cairn sur les fréquences des différents types de bandes de l'escargot terrestre de Grande-Bretagne *Cepaea* (p. 170).

Mais l'insertion de nouveaux passages et le changement des analyses prouve la croyance accrue de Dobzhansky dans le but et le pouvoir de la sélection naturelle, et dans la nature adaptative de la plupart du changement évolutif. Il a supprimé les deux chapitres qui contenaient la plupart des données sur les phénomènes non-adaptatifs ou non sélectifs (la polyploïdie et d'autres changements chromosomiques, bien qu'il réintroduise ces thèmes, sous une forme beaucoup plus réduite, dans d'autres chapitres). Il ajoute un nouveau chapitre sur le "polymorphisme adaptatif" (p. 108-134). De plus, il affirme maintenant que l'anagenèse ou "évolution progressive", ne fonctionne qu'au travers de l'agent de sélection optimal basé sur les décès compétitifs; les espèces s'adaptent par une fécondité accrue dans des environnements fluctuants imprévisibles, ne contribuant pas à l'anagenèse (p. 283).

Mais l'addition la plus remarquable survient tout au début. « Je doute que Dobzhansky croyait réellement ce qu'il dit littéralement. Il pose la question clé de la forme inorganique et de la taxonomie : pourquoi les organismes forment-ils des groupes non aléatoires peuplant les espaces morphologiques ? Pourquoi le domaine des mammifères carnivores contient-il un grand cluster de félidés, un autre de canidés, un troisième d'ursidés, laissant tant d'espace morphologique non occupé entre eux ? Pour l'expliquer, Dobzhansky commence par promouvoir le modèle de Wright du "paysage adaptatif", mais en l'adaptant à un niveau non-approprié. Ensuite, il essaie de résoudre le problème du regroupement avec un argument adaptationniste basé sur l'organisation de l'espace écologique en des "places" optimales préexistantes où un bon dessein peut trouver un habitat avec succès. L'évolution a produit un cluster de chats parce qu'un éventail adaptatif, constellé avec des pics adjacents, existe dans l'économie de la nature, attendant que des créatures y emménagent. En d'autres termes, la discontinuité dans des espaces taxonomiques réalise la discontinuité pour une forme optimale dans des environnements disponibles, avec l'adaptation comme agent de localisation. Ainsi, Dobzhansky interprète la structure hiérarchique de la taxonomie comme le placement de clades dans des espaces écologiques préexistants. La discontinuité émerge non pas comme une fonction de l'histoire mais comme le reflet d'une topographie adaptative. Mais cette interprétation n'est pas bonne car il est probable que le cluster de chats existe fondamentalement comme une conséquence de l'homologie et de contraintes historiques. Tous les félins ont la même morphologie de base car ils sont issus d'un ancêtre commun propre à ce clade seulement. Mais le groupe de félins et les distances qui séparent ce cluster des autres familles de carnivores sont le reflet de l'histoire avant tout, non de l'organisation actuelle de la topographie écologique. La généalogie et non pas l'adaptation actuelle, fournit l'explication principale de la distribution des espèces en clusters dans l'espace morphologique (Gould 2002p.731 ».

Chez Simpson, il y a un changement dans son explication de l'évolution quantique passant de la dérive génétique et de l'inadaptation (1944) à l'adoption de l'adaptationnisme strict (1953).

Dans la première édition de son travail majeur (*Temps et mode*) (1944), Simpson encore plus que Dobzhansky est en faveur d'arguments sélectionnistes adoptant également une attitude pluraliste. Il propose une théorie, l'évolution quantique, explicitement non adaptationniste pour résoudre la grande anomalie dans les collections de fossiles – les lacunes ou discontinuités. Il dit que « si la micro-évolution et la macro-évolution sont prouvées être fondamentalement différentes, les nombreuses études sur la micro-évolution prendraient une importance relativement secondaire».

Pour expliquer les lacunes dans les collections de fossiles, Simpson utilise l'argument classique des collections incomplètes. Mais il conçoit également que ceci puisse ne pas être interprété comme entièrement artificiel et il reconnaît que le processus de sélection darwinienne graduelle ne fournit pas une explication complète. C'est pourquoi, il propose l'hypothèse d'une évolution quantique car il conçoit le processus comme une réaction du tout ou rien, propulsant une petite population à travers une "phase inadaptée" d'un pic adaptatif à un autre. Comme la sélection ne peut pas initier ce départ d'un pic ancestral, il fait appel à la dérive. L'évolution quantique est le processus principal et le plus important dans l'origine des unités taxonomiques de niveau relativement élevé, tel que les familles, ordres et classes.

Simpson, en suivant l'esquisse de Temps et Mode, écrivit un nouveau livre d'une longueur égale à deux fois celle de son ancêtre : "Les caractéristiques majeures de l'évolution", publié en 1953. Les deux livres diffèrent par beaucoup de caractères dont le plus important est dans la croyance accrue que la sélection parmi les lignées phylétiques, doit représenter le seul mécanisme important du changement évolutif. Il n'est plus pluraliste. Maintenant, comme le programme adaptationniste de la Synthèse durcit, Simpson décida que la dérive génétique ne pouvait pas entraîner un événement évolutionniste majeur. Il mit l'accent sur la primauté de la sélection dans l'évolution quantique. Cette dernière n'occupe plus que quatre pages dans un chapitre final portant sur les modes d'évolution. Ce qui est encore plus important, cette conception a subi une mutation pour prendre un sens que Simpson a nié explicitement auparavant : il ne s'agit plus que d'un nom pour l'évolution phylétique lorsque ce processus se produit à une vitesse maximale – elle représente un rythme évolutionniste différent seulement en degré de la transformation graduelle lente des populations dans le temps géologique ordinaire. L'évolution quantique « n'est pas un type d'évolution différant de l'évolution phylétique, ni même un élément distinct différant de la modalité phylogénétique totale » (Simpson, 1953).

Pour reprendre Gould (2002 p. 544) le durcissement de la synthèse se manifeste non seulement sur la sélection, comme nous venons de le voir, mais aussi en ce qui concerne l'extrapolation dans le temps géologique.

Le durcissement de la synthèse quant aux niveaux de sélection.

Darwin considérait les organismes comme agents quasi exclusifs de la sélection. Wallace lui-même n'a jamais compris la pleine logique et les implications de cette attitude et il élargissait de manière non discriminante, vers le haut ou vers le bas, les niveaux potentiels de la sélection.

Au moment du centenaire de la publication de l'Origine des espèces, en 1959, le point de référence pour le triomphe de la Synthèse Moderne, les attitudes sur ce problème étaient vagues pour ce qui concerne la sélection à un niveau élevé, celui des populations. Dobzhansky, par exemple, (1955 p. 392) affirme que la sélection opère sur les organismes, mais ensuite il propose que des phénomènes comme l'avantage des hétérozygotes, peut donner quelque "gain" pour la population en présentant la valeur adaptative diminuée des homozygotes comme une sorte de sacrifice des organismes pour le groupe.

Le livre de Mayr, qui fait le plus autorité (1963) est une excellente illustration des affirmations de l'orthodoxie organismique, manquant de définition claire sur la sélection à des niveaux supérieurs. Mayr reconnaît la forme habituelle de l'argument propre au darwinisme, que le bénéfice apparent pour les populations devrait être expliqué, lorsque cela est possible, comme les effets de la sélection sur les organismes. Le premier débat apparut avec la publication de Wynne-Edwards en 1962 "Dispersion animale en rapport avec le comportement social" qui est en faveur de la sélection de groupe. Il propose que les stabilités existantes de l'effectif des populations impliquent l'action d'un système interne par une série

de comportements complexes qui limitent la reproduction et assortit la taille des populations aux ressources appropriées. Cette limitation interne – fondamentalement différente de la méthode malthusienne proposée par Darwin – ne peut être assurée que par des mécanismes de sélection de groupe assez puissants pour contrecarrer les gains personnels d'organismes individuels selon la sélection darwinienne traditionnelle.

Extrapolation dans le temps géologique

Mayr (1963 p. 586) propose une définition succincte de la synthèse, insistant sur les 3 branches de la logique darwinienne (la sélection sur les organismes, la sélection créatrice et l'extrapolation) «les partisans de la théorie synthétique maintiennent que toute l'évolution est due à l'accumulation de petits changements génétiques, guidés par la sélection naturelle, et que l'évolution transpécifique s'explique totalement par extrapolation et l'amplification des événements qui ont pris place au sein des populations et des espèces ».

La plupart des "synthésistes" pensaient que la spéciation réitère et par conséquent tamponne les adaptations produites par un processus différent, anagénétique. Par contre, Mayr reconnaît que les adaptations peuvent être rassemblées par des événements accumulés de spéciation, chacun chanceux par lui-même et non dirigé vers l'éventuel nouveau phénotype.

La spéciation joue certainement un rôle important en répétant des variations favorables produites par anagenèse au sein des espèces. Si cette répétition ne survient pas, les lignées vont rapidement s'éteindre parce que les espèces individuelles doivent éventuellement mourir. Mais la tendance en morphologie résulte presque entièrement par anagenèse marquant les espèces individuelles au cours de leur existence géologique.

L'approche synthétique de la macroévolution peut être décrite en quelques principes (Gould 2002, p.564) : regarder l'histoire de la vie comme se déroulant sous contrôle adaptatif, dépeindre les tendances évolutionnistes comme des processus accumulatifs et anagénétiques au sein des lignées selon la thèse extrapolationniste, minimiser ou ignorer le bilan macroévolutionniste chiffré des naissances et des morts d'espèces. Ces propositions laissent peu de place pour les véritables archives de l'histoire de la vie-les collections de fossiles-au-delà d'attester la réalité du changement.

Critiques de la théorie synthétique

Si la théorie synthétique a été l'aboutissement d'un large consensus, elle n'en a pas, pour autant, été à l'abri des critiques. Ces dernières ont été résumées par Whyte (1965).

La théorie synthétique a été soumise à des critiques variées parmi lesquelles les suivantes sont pertinentes selon Whyte (1965) :

1) Due partiellement à son absence de tout test direct pour la valeur adaptative, la théorie apparaît à certains comme devant pouvoir être ajustée pour prendre en compte chaque sorte concevable de changement évolutif, non seulement ceux qui sont effectivement survenus...

2) Il n'y a pas de théorie adéquate de la variation. Avec la croissance de la biologie moléculaire... la question cruciale est maintenant : les géotypes mutés dont les conséquences sont soumises à la sélection externe sont-ils aléatoires ou non en relation avec les directions qui vont résulter du changement évolutionniste ? Il est affirmé ici qu'ils ne le sont presque toujours certainement pas, ayant déjà été soumis à la sélection interne.

3) Pas de mutations majeures favorables, i.e. autres que les modifications mineures des types établis, n'ont été jusqu'à présent identifiées ou étudiées... (cette critique porte sur les macromutations).

4) Certains embryologistes ont dit que la théorie synthétique ne peut pas être considérée comme définitive jusqu'à ce qu'elle soit combinée avec une théorie de l'ontogenèse... (voir le chapitre sur évo-dévo).

5) En-dehors de ces difficultés, un esprit indépendant pourrait se demander si une théorie aussi grande et compréhensive soit-elle, affirmant expliquer une histoire passée ancienne n'a pas été bâtie sur des preuves relativement minces. Par exemple quelque chose est sûrement faux lorsque les statisticiens des populations rejettent le concept biologiquement significatif de valeur adaptative et traitent comme un substitut adéquat un paramètre statistiquement formel : la reproduction différentielle, ou quand les applications d'une théorie à des situations historiquement très hypothétiques demandent de longues analyses verbales en termes d'abstractions conceptuelles élevées au-delà du contrôle de l'observation.... ». A ces critiques de la théorie synthétique de l'évolution, on doit ajouter les nombreuses critiques formulées par les auteurs traitant d'évo-dévo dont nous parlerons plus loin, au chapitre VI.1 et, en particulier, celle de Arthur (2000) que nous allons voir dans le chapitre VIA : reprogrammation du développement, c'est-à-dire que la reprogrammation du développement doit être incluse dans une théorie complète de l'évolution ou encore celles ayant trait aux contraintes et à la dérive du développement, aux chapitre VI.1. c et d.

Impact de la synthèse sur les théories évolutionnistes concernant l'homme.

On peut se demander quel fut l'impact de la synthèse évolutionniste sur les théories évolutionnistes. Delisle (2007) a répondu à cette question.

Les premières décennies du XXème siècle furent caractérisées par des théories évolutionnistes divergentes et concurrentes comme le darwinisme et l'orthogenèse. La paléanthropologie n'a pas été beaucoup influencée par ces théories évolutionnistes avec la synthèse évolutionniste qui s'est constituée au cours des années 1940, 1950, 1960.

Qu'en est-il par la suite ? Les paléanthropologistes ont-ils été convertis à la synthèse évolutionniste ? Comme le dit Delisle (2000 : 507-509) : « la structure moderne de recherche en paléanthropologie n'est pas née de la synthèse évolutionniste ». L'abandon de la thèse polyphylétique et la constriction des hypothèses phylogénétiques étaient déjà bien en route avant que la synthèse évolutionniste puisse avoir un quelconque impact sur la paléanthropologie. Mais comme les découvertes de fossiles continuèrent à être évaluées dans les années 1950 et 1960, la synthèse évolutionniste fournit un cadre évolutionniste pour les hypothèses énoncées par beaucoup de paléanthropologistes (Delisle 2007 : 297).

La synthèse évolutionniste était-elle seulement compatible avec de telles hypothèses dans les années 1950 et 1960 ou joua-t-elle un rôle plus actif dans l'émission de ces hypothèses ? Les deux cas sont retrouvés pour comprendre l'impact de la synthèse évolutionniste sur la paléanthropologie. Ceci peut être fait en envisageant trois aspects : la nouvelle systématique, la dynamique évolutionniste et la niche culturelle (Delisle 2007).

La nouvelle systématique

Au cœur de la synthèse évolutionniste est la notion que la sélection naturelle agit sur les variations (en fin de compte écrites dans les gènes) portées par les individus vivants en populations. C'est ce processus évolutif qui induit le changement évolutif menant à l'adaptation phylétique ou à la spéciation, ce qui requiert une conception correcte des entités

biologiques étudiées et classées. Dans ce but, une nouvelle systématique fut construite qui conçoit les espèces comme des entités inhérentes variables souvent composées de populations semi-isolées (espèces polytypiques) constituées de membres se reproduisant et maintenus ensemble par le flux génique. Les espèces sont ainsi envisagées comme isolées les unes des autres par des lacunes reproductives et non pas par des différences morphologiques. La synthèse amène à faire une distinction entre penser en termes de population et penser en termes de typologie en matière de systématique, la première étant basée sur la notion qu'une population ou une espèce est constituée de membres se reproduisant et la deuxième de membres qui sont morphologiquement similaires. Ainsi, si l'on considère les conséquences phylogénétiques de ces deux formes de pensée, les "populationnistes" seraient plus enclins de penser à une réduction taxonomique ou une hypothèse linéaire, alors que les "typologistes" seraient plus enclins de penser à une inflation taxonomique ou à une hypothèse multilinéaire.

La nouvelle systématique ne fut appliquée à l'évolution humaine dans les années 1950-1960 que par peu d'auteurs, certains figurant parmi les membres fondateurs de la synthèse évolutionniste comme, par exemple, Mayr lui-même, ce qui conduisit à une constriction taxonomique des hypothèses phylogénétiques. Par exemple, Mayr (1950) suggère de réduire la grande diversité des genres attribués aux restes fossiles (*Australopithecus*, *Plesianthropus*, *Paranthropus*, *Pithecanthropus*, *Sinanthropus*, *Africanthropus*, *Javanthropus*, *Paleanthropus*, etc...) à un seul genre : *Homo*. L'évolution phylétique menant à l'homme actuel aurait trois stades successifs seulement : *Homo transvaalensis*, *Homo erectus* et *Homo sapiens*. Mayr (1950 :112) affirme : « jamais plus d'une espèce d'homme n'a existé sur terre à aucun moment ».

Un non membre fondateur de la synthèse et un paléanthropologiste, Breitinger (1957, 1959) appliqua avec enthousiasme la nouvelle systématique à l'évolution humaine dans le même sens que Mayr, disant « Dans l'évolution des hominidés, il n'y a eu, a priori, qu'un cas certain d'une spéciation complète ou séparation, à savoir celle qui explique leur séparation des espèces primates du Tertiaire (Breitinger 1962 : 188) ».

En réalité, concernant l'impact de la nouvelle systématique en paléanthropologie, pour ce qui est de la pensée populationniste et son concept, celui des espèces polytypiques, cette pensée populationnelle qui entraîne la reconnaissance que les ancêtres directs de la lignée humaine ont une grande variation morphologique (géographique ou autre), n'est pas nouvelle. Plusieurs auteurs avant ou pendant la constitution de la synthèse évolutionniste, ont affirmé que les ancêtres directs de l'homme actuel étaient polymorphiques, ressemblant à des hommes ou à de grands singes (e.g. Verneau, Pycarft, Marett, Coon, Poisson, Paterson, Hooton, Gates). Cette vision de l'évolution humaine continua après la synthèse, avec Weckler, Osman Hill, Piveteau, Thoma.

De même, en ce qui concerne l'impact de la nouvelle systématique en paléanthropologie sur la constriction des hypothèses phylogénétiques des hominidés, cette constriction taxonomique n'était pas nouvelle en paléanthropologie car, suite aux découvertes fossiles des années 1930-1940, plusieurs auteurs réduisirent la diversité taxonomique de leurs hypothèses phylogénétiques. On peut citer ici Keith, Boule, Le Gros Clark, Hooton, Piveteau.

Par conséquent la nouvelle synthèse n'a pas eu beaucoup d'impact sur les hypothèses phylogénétiques de l'évolution humaine.

La dynamique évolutionniste.

La synthèse évolutionniste requiert une conception correcte des entités biologiques étudiées et classifiées. La nouvelle systématique constituait précisément ce cadre adapté

méthodologique et conceptuel. Mais, en-dehors des questions taxonomiques, la synthèse contient également en son sein une conception sur la manière dont le processus évolutif survient, ce qu'on peut appeler la dynamique évolutionniste. Influencé par le modèle de Sewall Wright des populations subdivisées en des groupes plus ou moins isolés évoluant sous l'influence de la sélection et de la dérive génétique, Dobzhansky (1937, 1955) concevait l'évolution graduelle des espèces (évolution phylétique) comme un processus évolutif complexe prenant place dans un système génétique ouvert ou réseau racial avec des souches divergeant continuellement et se rejoignant sous l'effet de l'hybridation. (Delisle 1997, Provine 1986 : 327-365). Pour Dobzhansky (1950), une espèce n'est pas statique, mais elle est une population dans un état d'équilibre dynamique entre variabilité intra et inter populationnelle, avec une divergence de races se mettant en place, mais également quelquefois étant arrêtée par le lissage de leurs différences par fusion génétique. Dans cette conception de la dynamique évolutionniste, une espèce n'est pas monolithique et immuable, mais elle est plutôt une entité variable et changeante.

Cette conception de la dynamique évolutionniste fut activement appliquée au domaine de l'évolution dans les années 1940, 1950 et 1960 par un petit nombre d'auteurs, certains étant des fondateurs de la synthèse comme Dobzhansky lui-même. Son application originelle amena à la reconnaissance d'une lignée humaine unique et complexe dans l'évolution humaine. Par exemple, Dobzhansky (1944, 1930) classa toutes ou la plupart des espèces d'hominidés en groupes raciaux différents encore potentiellement aptes à se reproduire et à échanger des gènes les uns avec les autres, ces groupes représentant des sous-espèces différentes plutôt que des espèces distinctes. Dobzhansky (1944 : 262) prétend que « les transformations phylogénétiques chez les hominidés prennent toujours place à l'intérieur d'un seul système génétique, une espèce consistant en des races isolées géographiquement mais pas du point de vue reproductif ».

Breitinger (1957, 1959, 1962) soutint cette conception. Dans son opinion, l'évolution phylétique des hominidés est probablement caractérisée par l'évolution parallèle de groupes sous-spécifiques dans différentes régions avec des changements phylogénétiques s'effectuant à des vitesses inégales, ponctuées par des épisodes de migration, de mélanges et l'extinction. D'après Breitinger, c'est ce qui est probablement derrière les stades évolutifs successifs de l'évolution humaine (*Australopithecus*, *Homo erectus*, *Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens*).

La dynamique évolutionniste accompagnant la synthèse évolutionniste promeut une conception de la phylogénie humaine basée sur un modèle complexe d'évolution raciale réticulée impliquant la séparation, la migration, la fusion, l'évolution locale et l'extinction de groupes raciaux, comme le proposent Dobzhansky et Breitinger. A nouveau, cette conception n'était pas nouvelle en paléanthropologie.

Un certain nombre d'auteurs avaient souscrit à ce modèle avant la constitution de la synthèse évolutionniste (e.g. Taylor 1919, 1927 ; Dixon 1923 ; Von Eickstedt 1934 ; Weidenreich, 1940). Bien sûr, les hypothèses formulées par ces auteurs ne s'inscrivaient pas dans le cadre standard de la synthèse qui arriva plus tard avec la nouvelle systématique. Mais ces hypothèses phylogénétiques étaient clairement fondées sur une dynamique évolutionniste identique à celle associée plus tard à la synthèse.

Durant les années 1950 et 1960, cette tradition des hypothèses phylogénétiques hominidés continua à être représentée en paléanthropologie par Von Koenigswald, 1956, 1960, Arambourg 1956, 1961 ; Coon 1962a, Thoma 1962. Si Coon (1962a : VIII-IX) et Thomas (1962 :4-16) furent en partie encouragés par la dynamique évolutionniste de la

synthèse à laquelle ils font référence, il n'en est rien concernant Arambourg qui a toujours été sceptique quant au pouvoir explicatif de la synthèse évolutionniste (Grimoult, 2000 : 60-64).

La niche culturelle

Si les deux piliers accompagnant la synthèse évolutionniste – la nouvelle systématique et sa dynamique évolutionniste – sont valables non seulement pour la phylogénie humaine et la paléanthropologie, mais aussi pour tous les domaines de la biologie évolutionniste, certains concepts évolutionnistes développés par les partisans de la synthèse évolutionniste, comme Mayr par exemple, ne s'appliquent qu'à la paléanthropologie. Ces concepts furent adaptés pour s'appliquer à l'évolution humaine.

Il en est ainsi du principe de l'exclusion compétitive. Ce principe qui énonce que deux espèces ne peuvent occuper la même niche écologique parce que la compétition empêcherait la survie de l'une ou de l'autre de ces espèces, fut combiné avec la conviction que l'aptitude culturelle était un moyen plus efficace d'exploitation d'une niche écologique. C'est en partant de là que Mayr (1950 : 116) put justifier sa conviction de l'époque, qu'une seule espèce d'hominidé a toujours existé, à n'importe quelle période de temps : « Quelle est la cause de ce caractère troublant du groupe des hominidés d'arrêter la spéciation en dépit de son éminent succès évolutif... Si l'espèce unique homme occupe avec succès toutes les niches qui sont ouvertes pour les créatures ressemblant à Homo (à cause de son aptitude culturelle), il est évident qu'elle ne peut pas donner une autre espèce. » Mayr dira plus tard (1963 : 336)... « il n'y a pas de possibilité pour l'existence simultanée de deux espèces séparées d'hominidés fabricants adroits d'outils ».

L'application de ce concept élaboré à partir de la synthèse évolutionniste est nouvelle en paléanthropologie. En effet, s'il est vrai que la notion de culture comme élément-clé pour le processus d'homínisation est ancienne puisque Lamarck (1809) et Darwin (1871) en avaient déjà parlé, avant bien d'autres et que la culture avait été perçue comme unique à l'homme et un facteur-clé dans l'évolution humaine, l'application par Mayr du concept culturel avec le principe de l'exclusion compétitive à l'évolution humaine lui donne une portée dimensionnelle qui manquait dans les scénarios d'homínisation. Ceci contribua à rapprocher étroitement la paléanthropologie et l'archéologie préhistorique.

En résumé, si la synthèse évolutionniste n'a pas été le facteur incitatif de la constriction des hypothèses phylogénétiques des homínidés, elle en a néanmoins constitué un facteur important en encourageant, en soutenant ou même en structurant ce processus dans les années 1950/1960.

La synthèse évolutionniste entre en scène lorsque le domaine de la paléanthropologie venait juste de commencer à entrer dans sa phase de maturité. A cette époque, les archives fossiles étaient juste suffisantes pour appliquer une pression marquée sur les nombreuses hypothèses phylogénétiques homínidés qui étaient défendables. Dans ce contexte, l'impact de la synthèse évolutionniste sur la paléanthropologie ne pouvait qu'être limité.

Plus généralement, le domaine de l'évolution humaine n'est pas un sous-produit d'aucune théorie ou conception évolutionniste spécifique, que l'on considère le darwinisme, l'orthogénèse ou la synthèse évolutionniste (néo-darwinisme). Le pivot de la paléanthropologie se situe dans l'interaction entre les données empiriques générées par l'anatomie comparée et les archives fossiles. Ceci a permis l'émergence, dans les années 1935 à 1965, d'une vision de l'évolution humaine, certes incomplète, mais assez cohérente. L'abandon de la thèse polyphylétique, dans les années 1930, a centré le débat autour de la notion-clé de l'unité de la lignée humaine. La plupart des hypothèses phylogénétiques

hominidés reposent sur la notion d'un ancêtre des humains modernes ressemblant à l'homme moderne apparu seulement au Pléistocène moyen ou plus tard.

ANNEXE 8 : EVO-DEVO

Le plan que nous allons suivre est le suivant (il est adapté du tableau 1) :

1. La nature de la variation développementale
 - 1a. Reprogrammation du développement
 - 1b. Biais mutationnels et biais développementaux
 - 1c. Contraintes du développement
 - 1d. Dérive du développement
 - 1e. Normes de réaction du développement

2. Réutilisation des gènes du développement dans l'évolution
 - 2a. Co-optation
 - 2b. Exaptation
 - 2c. Cassettes des gènes du développement
 - 2d. Paramorphisme

3. Aspects de la conservation évolutionniste
 - 3a. Plans d'organisation
 - 3b. Configurations évolutionnistes stables
 - 3c. Stade/période phylotypique
 - 3d. Zootype
 - 3e. Homologie

4. Facteurs promouvant le changement évolutif
 - 4a. Modularité
 - 4b. Dissociabilité
 - 4c. Evolvabilité
 - 4d. Duplication et divergence (des plans d'organisation et des gènes)

5. Aspects évo-dévo de la sélection naturelle
 - 5a. Sélection développementale interne
 - 5b. Endiguement génératif/fardeau, canalisation ?
 - 5c. Co-adaptation des processus développementaux
 - 5d. Démasquage de la variation cachée
 - 5e. Assimilation génétique

1) LA NATURE DE LA VARIATION DEVELOPPEMENTALE

Ce thème comprend cinq concepts spécifiques que nous allons envisager.

1 A : REPROGRAMMATION DU DEVELOPPEMENT

Etant donné que le développement a été pendant longtemps le lien manquant de la théorie de l'évolution, où et quand ce lien se situe-t-il, en termes de structure conceptuelle ? La réponse est simple (Arthur, 2002)(Tableau 2) : l'évolution est souvent représentée comme une interaction entre mutation et sélection avec la première apportant de la variation et la seconde agissant comme crible basé sur le succès reproductif. Mais cette image a un défaut majeur car la mutation apporte de nouveaux gènes, alors que la sélection n'agit pas sur les gènes mais sur les phénotypes. Le lien manquant est alors : comment allons-nous d'une

modification génique à un nouveau phénotype ? Ceci est réalisé par la reprogrammation du développement (Arthur, 2000) c'est à dire un changement conduit par une mutation dans quelque chose qui est elle-même un état de changement. Si une ontogenèse est représentée par une trajectoire particulière dans un espace phénotypique multidimensionnel, alors après reprogrammation, la trajectoire sera différente. De nombreux types et degrés différents sont possibles. Le terme reprogrammation doit être interprété avec prudence. Dans un sens, le développement est programmé par des gènes. Mais cette vision est trop limitée (Robert, 2001), il y a un processus complémentaire, le programme épigénétique à travers lequel les gènes sont contrôlés par des agents développementaux de diverses sortes, y compris des facteurs de transcription et des morphogènes secrétés. De plus, il y a un aspect écologique du programme général car la trajectoire ontogénétique est souvent influencée par des facteurs environnementaux (les normes de réaction), quelque fois abruptement, comme dans le cas des plantes aquatiques qui produisent plusieurs sortes de feuilles au-dessus et en-dessous de l'eau (hétérophylle, Wells et Pigliucci, 2000), ou les insectes qui produisent des formes avec ou sans ailes à des densités de population différentes. Le plus souvent, toute la trajectoire ontogénétique est déviée d'une manière continuellement variable en réponse aux conditions de l'environnement.

Tableau 2.

Processus entraînant le changement évolutionniste à quatre niveaux de l'organisation biologique			
Niveau	Stade	Processus causant le changement	Stade modifié
Gène	Gène produisant des protéines morphogénétiques	Mutation	Nouvelle version du gène et nouvelles protéines
Organisme	Organisme avec trajectoire ontogénétique particulière	Reprogrammation développementale	Nouvelle trajectoire ontogénétique
Population	Population avec certaines fréquences relatives de vieilles et de nouvelles ontogénies	Sélection naturelle	Population avec des fréquences d'ontogénies modifiées
Espèce		Isolement reproductif	Paire ou groupe d'espèces sœurs

Ce qui constitue la reprogrammation du développement devient clair. C'est un processus basé sur des mutations et, par conséquent, une modification héritable d'un programme génétique, épigénétique, écologique par lequel on passe du génome au phénotype. C'est un processus théorie-neutre auquel même le plus ferme néo-darwinien n'aurait pas d'objections. La reprogrammation ne devient controversée que si l'on propose qu'elle s'accompagne de biais intrinsèques qui peuvent fournir un mécanisme évolutif additionnel. La reprogrammation peut être examinée à différents niveaux, depuis l'altération d'un produit d'un gène du développement par ses conséquences ontogéniques jusque (dans certains cas) ses effets ultimes sur le phénotype adulte. A chaque niveau, il y a 4 possibilités : changement dans le temps, la distribution spatiale, la quantité et le type, respectivement hétérochronie (McKinney et McNamara, 1991 ; Hall, 1999), hétérotopie (Zelditch et Fink, 1996), hétérométrie

(Arthur,2000) et hétérotypie (Arthur,2000). Cependant, le changement d'une de ces modalités au plan moléculaire peut bien donner naissance à d'autres sortes de changement au plan phénotypique.

La conclusion est que le changement intra-spécifique évolutionniste de morphologie nécessite, au minimum, les trois processus de mutation, reprogrammation et sélection, alors que l'évolution trans-spécifique nécessite, de plus, l'isolement reproductif. La seule barrière et l'inclusion générale de la reprogrammation comme composante logique nécessaire au processus de l'évolution est une barrière passive, l'inertie. Il n'y a pas d'élément antagoniste au sens où on ne pense pas qu'il y ait une branche de l'évolution qui soit anti-développement *per se*.

Cette image change radicalement s'il est proposé que la reprogrammation, au moins dans certains cas, est systématiquement biaisée, au sens que les mutations produisent des changements dans certaines directions plutôt que dans d'autres, y compris le cas extrême de certaines directions qui sont plus "intéressantes". Ceci a été appelé biais mutationnel ou biais de développement (évolution biaisée par le développement (Raff 2000)). Des biais négatifs, à la fois relatifs et absolus, constituent des contraintes, alors que les biais positifs ont été récemment appelés dérive du développement (ce qui est différent de dérive méiotique, dérive moléculaire ou dérive de dominance). Des propositions indiquant que ces biais peuvent potentiellement conduire à une direction du changement évolutif qui est déterminée par des dynamiques du développement aussi bien que par des dynamiques de population, sont en contradiction avec la croyance historique, darwinienne et néo-darwinienne que la direction du changement est déterminée exclusivement par la sélection (Fisher 1930, Ford 1971).

Le problème majeur devant les propositions d'un rôle directionnel de l'évolution, joué par des biais de développement, est que ses preuves sont à la fois très limitées à présent et plus difficiles à acquérir que les preuves en faveur de la sélection. La prédominance de certains arrangements de feuilles (Goodwin, 1994) et des modalités de symétrie de fleurs (Donoghue, 2000) chez les angiospermes ont été proposés comme exemples d'évolution conduite par des biais. Le fait que toutes les quelques 3000 espèces de centipèdes ont des nombres impairs de segments portant des membres (de 15 à 191) suggère également des biais de développement (Arthur 1999), et dans ce cas, une explication alternative de sélection est hautement improbable.

De tels exemples sont-ils des exceptions à une règle générale que la sélection, par elle-même, détermine une direction de l'évolution, ou sont-ils une indications d'un rôle général mais à présent largement non élucidé, pour des biais du développement. Cette très importante question reste ouverte et sera probablement un objet majeur d'intérêt pour des études futures.

La reprogrammation peut également se faire à un autre niveau. Le clonage des mammifères à partir de cellules différenciées de donneurs a battu en brèche le vieux dogme que le développement est un processus irréversible. Il a été démontré que l'ovocyte peut reprogrammer un noyau adulte en un état embryonnaire qui peut diriger le développement d'un nouvel organisme (Hochdinger et Jaenisch, 2006).

Des expériences de clonage chez les amphibiens et chez les mammifères ont démontré, sans ambiguïté, que ces cellules adultes sont l'équivalent génétique de cellules embryonnaires précoces, et que l'expression génique différentielle est le résultat de changements épigénétiques réversibles qui sont graduellement imposés au génome pendant le développement. Cette réversion d'un état différencié d'une cellule mature à une cellule qui est caractéristique d'un état embryonnaire différencié est définie comme reprogrammation nucléaire (Hochdinger et Jaenisch, 2006). Diverses stratégies ont été utilisées pour induire cette conversion d'une cellule différenciée en un état embryonnaire pluripotent : transfert

nucléaire, fusion cellulaire, utilisation d'extraits cellulaires et culture cellulaire induisant la reprogrammation.

Nous ne décrivons pas ici toutes ces techniques d'obtention de cellules souches, en particulier par clonage (des centaines de publications sur ce sujet paraissent tous les ans depuis plusieurs années). Par contre, nous signalons un progrès récent déterminant car cette nouvelle technique ne fait pas appel au clonage. En effet, on a pu, tout récemment, reprogrammer directement des cellules somatiques adultes, des fibroblastes provenant de souris et d'homme, en cellules souches pluripotentes en pratiquant une transduction de 3 facteurs de transcription Oct 3/4, Sox 2 et Klf 4 en culture cellulaire in vitro (Nakagawa et al, 2007). Ces cellules souches sont de bonne qualité et elles sont semblables à des cellules souches embryonnaires. Ces travaux ont été confirmés par d'autres équipes.

Il est important de distinguer la théorie de la sélection naturelle du mécanisme lui-même. La version originale de la théorie, le Darwinisme, est que la sélection naturelle est le moyen principal mais non exclusif de modification (Darwin 1859). Ainsi le darwinisme a une proposition claire pour son essence. Malheureusement, il est plus difficile de saisir l'essence du néo-darwinisme, d'autant plus que cette dénomination a été utilisée de diverses manières. Arthur (2000) utilise néo-darwinisme au sens classique de "synthèse moderne" (Huxley 1942) avec emphase sur cinq composantes : sur les populations, non les individus, sur la destruction, non la création (la sélection naturelle détruit, elle ne construit pas), sur le changement, non la stase, sur l'adaptation, non l'intégration (il n'y a aucune prise en compte des parties internes interréactives, l'approche est non-externaliste), le rejet d'un rôle évolutif des "macromutations" (gradualisme, pas de sauts).

L'approche classique néo-darwinienne des processus de l'évolution est de les concevoir comme un jeu entre mutation et sélection : la mutation entraîne de la variation, la sélection fait le tri. Mais, parce que la sélection agit sur des phénotypes et la mutation ne produit pas en elle-même un changement du phénotype, il y a une lacune dans cette approche. Un gène mutant entraîne un nouveau type d'individu avec un ou plus caractère phénotypique altéré en modifiant les processus développementaux. Etrangement, il n'y a pas de nom pour ce processus : des gènes sont changés par mutation. Les populations sont changées par sélection (et dérive). Le développement est changé par - quoi ?

Arthur (2000) propose qu'on appelle ce processus, négligé jusqu'à présent, reprogrammation développementale (Figure 2).

Vision classique néo-darwinienne des 3 stades de l'origine des espèces		
Mutation	→	Nouveau variant
Sélection	→	Altération de la fixation ("Nouvelle population").
Isolement reproductif	→	Nouvelle espèce
Vision étendue "évo-dévo" des 4 stades de l'origine des espèces		
Mutation	→	Nouveau gène
Re-programmation	→	Nouvelle ontogénie/nouvel individu
Sélection	→	Nouvelle population
Isolement reproductif	→	Nouvelle espèce

Figure 2. Vision alternative trois stades et quatre stades du processus évolutionniste de l'apparition de la variation à la spéciation

Bien que beaucoup reste à être découvert sur la nature de la reprogrammation, elle peut clairement prendre beaucoup de formes, certaines d'entre elles sont déjà partiellement comprises (tableau 3).

Tableau 3. Reprogrammation développementale et contrainte développementale.		
	Reprogrammation développementale	Contrainte développementale
Signification	Changement de trajectoire ontogénique	Résistance à de tels changements
Types	Hétérochronie Hétérotopie Hétérotypie Hétérométrie	Limite supérieure à la variation Limite inférieure à la variation Valeurs intermédiaires interdites Voie vers une autre espèce morphologique interdite
Caractères favorisants	Modularité Dissociabilité Existence de duplications/réplifications Simplicité	Manque de modularité Manque de dissociabilité Manque de duplications/réplifications Complexité

Les termes hétérochronie et hétérotopie sont bien établis. Les termes hétérotypie et hétérométrie sont nouveaux. Hétérotypie signifie changement de type et hétérométrie changement de quantité. Par exemple, en appliquant ces termes à une substance morphogénétique trouvée dans l'œuf ou le jeune embryon (e.g. le produit du gène déterminant la partie antérieure de l'organisme, le gène bicoïde chez la drosophile). Une mutation peut altérer la séquence génique de manière telle que, bien que son produit soit présent aux mêmes places, temps et quantité, il ait un effet développemental différent (hétérotypie). Alternativement, une mutation dans un gène gouvernant le taux de transcription de bicoïde dans les cellules nourricières pourrait produire une concentration plus élevée du produit (hétérométrie) mais avec le produit lui-même et sa distribution temporo-spatiale inchangée dans l'œuf.

Tous ces quatre processus peuvent être observés à des niveaux différents. Par exemple, l'hétérotopie peut concerner un déplacement dans la distribution du produit d'un gène de développement (e.g. *Antennapedia* dans la divergence des insectes et des crustacés, Averof et Akam, 1995) ou un déplacement dans la position d'un ou plusieurs caractères morphologiques. Les grands changements morphologiques ont leurs racines dans les changements moléculaires à petite échelle, ainsi le type de reproduction observée à un niveau ne sera pas toujours le même que le type observé à un autre niveau. Finalement, des combinaisons de deux ou plus des quatre types de reprogrammation sont possibles au même niveau. Par exemple, un changement d'une trajectoire allométrique à une autre, est un mélange d'hétérotopie et d'hétérochronie.

La forme précise que la reprogrammation développementale prend dans chaque cas particulier, dépendra du rôle du produit du gène muté et de la nature de la mutation.

L'argument central ici, est qu'une théorie mûre et complète de l'évolution doit inclure la reprogrammation développementale sur une base égale à mutation et sélection. Ces trois ensembles (plus l'isolement reproductif et peut-être quelque ingrédient additionnel de "plan d'organisation"), peut potentiellement fournir une explication complète de l'évolution du développement. Aucune combinaison deux à deux des trois ne le peut. Par conséquent, le néo-darwinisme ne constitue pas une théorie complète de l'évolution comme la plupart de ces adeptes l'admettent. Il n'est pas faux, plutôt, il est incomplet. L'addition nécessaire est substantielle.

Le terme "reprogrammation" ne doit pas être interprété comme signifiant que le processus développemental et les structures auxquelles il donne naissance sont déterminés précisément par les gènes. Dans certains cas, il vaut mieux voir une mutation comme déplaçant une série de probabilités de plusieurs variants structuraux plutôt que comme un phénomène qui cause une commutation du tout ou rien d'un variant à un autre. Dans beaucoup de cas, également, des facteurs développementaux jouent un rôle en déterminant le réseau et l'issue du développement. Cette "plasticité phénotypique" est, dans certains cas, une composante majeure de la reprogrammation développementale.

Par conséquent, la reprogrammation développementale va influencer l'évolution. Comment cela peut-il se réaliser ? Nous allons envisager cela en l'étudiant au plan des principes majeurs du darwinisme, puis nous verrons la direction du changement évolutif, avant de conclure.

Déplacements des piliers majeurs du darwinisme suggérés par les études "evo-devo".

Selon Arthur (2000), les 5 principes majeurs du darwinisme/néo-darwinisme vont être déplacés vers une entité plus complète, plus appropriée pour aboutir à une théorie de l'évolution vraiment synthétique.

1) Individus et population

Pour compléter l'ensemble existant de la théorie sur la sélection, un ensemble aussi étendu et cohérent que la théorie sur la reprogrammation développementale est nécessaire. Une certaine partie de cela dérivera du rassemblement et de l'organisation de faits déjà connus sur la mutation, le développement et quelques sous-catégories de reprogrammation tels que l'hétérochronie. Mais sans aucun doute, comme la compréhension des processus du développement eux-mêmes progresse, de nouveaux aperçus sur les mécanismes moléculaires de la reprogrammation seront gagnés.

2) Création et destruction

La reprogrammation développementale est la composante créative manquante de la théorie de l'évolution. L'importance du côté créatif dépend de comment on voit l'évolution, particulièrement en relation avec les axes orthogonaux de la diversité et de la complexité. Partant d'une cellule primitive procaryotique, l'évolution a :a) fait différentes sortes de procaryotes qui sont adaptés à une grande variété d'environnement ; et b) fait des eucaryotes bien plus compliqués, avec jusqu'à approximativement 10^{13} cellules constituantes. A tout niveau de l'axe de complexité (qui n'est pas emphatiquement une séquence temporelle ou *scala naturae*), l'évolution a de nouveau fait beaucoup d'espèces variantes de complexité approximativement égale. La reprogrammation développementale est centrale aux deux axes, mais elle est à son point le plus intéressant en relation avec le déplacement de l'axe de complexité vers le haut, étant donné que cela intéresse l'origine des nouveautés évolutives, beaucoup par le processus de duplication et de divergence aux deux niveaux génétique et phénotypique. Dans tout événement, le rôle créatif de la reprogrammation développementale est en inter jeu constant avec le rôle destructeur de la sélection.

3) Stase et changement

Stase et changement peuvent être observés à beaucoup de niveaux, de la fréquence allélique dans une population polymorphique sur une période de quelques générations à la stase prolongée ou au changement de caractères morphologiques durant des millions d'années. De longues périodes de stase impliquent quelques mécanismes empêchant le changement, c'est à dire quelque forme de "contrainte". La terminologie dans ce domaine est confuse.

Une distinction importante est à faire entre ce qui fait le contraignant et ce qui est contraint. C'est le premier qui est normalement utilisé pour nommer le processus. Ainsi si l'absence de certains phénotypes est causée par des limitations du système développemental, ceci est une contrainte développementale ; alors que si des variants développementaux sont disponibles mais inviabilisés ou stériles, alors la stase est le résultat de contrainte sélective qui est essentiellement une autre voie de référence à la sélection normalisante/"purifiante" (la première agit de manière continue contre les "extrémités" d'une distribution normale, la seconde agit de manière intermittente contre des variants mutationnels stériles comme et quand ils surviennent).

Les modalités de variation dans le nombre de segments du tronc chez les centipèdes géophilomorphiques sont instructives dans cette perspective (Minelli et Bortoletto, 1988). La plupart des espèces ont une variation dans ce nombre, alors que quelques unes (la famille mecistocéphalidés) qui est peut-être le groupe extérieur cladistique pour le reste, sont fixes. Dans les deux cas, uniquement des nombres impairs de 29 à 191 sont trouvés – et ceci est vrai pour tous les stades de vie, étant donné que le nombre est fixe dans l'œuf et n'augmente pas après la mue. L'absence de nombres pairs est pratiquement certainement un exemple de contrainte développementale, bien que le décès d'œufs contenant des nombres de segments pairs d'embryons ne peut être formellement exclus.

Si l'on compare les géophilomorphes qui comprennent approximativement 1000 espèces aux Lithobiomorphes qui comprennent également approximativement 1000 espèces, on constate que dans ce dernier ordre, toutes les espèces ont 15 segments tronculaires, il n'y a pas du tout de variation. Dans un cas, il y a beaucoup de changement évolutif dans le caractère concerné, dans l'autre, il y a une stase complète du caractère sur 300-400 millions d'années, probablement causée par une forme sévère de contrainte.

4) Intégration et adaptation

Bien que la génétique des populations ne puisse pas être rejetée comme pan adaptationniste, il est surprenant que de nombreux textes évolutifs écrits dans cette perspective incluent de nombreux exemples d'adaptation à l'environnement mais peu, même aucun exemple de coadaptation (intégration interne). Dobzhansky (1970) et Ford (1971) font référence à coadaptation mais seulement comme complexes de gènes – "supergènes"- et non pas comme structure d'organisme.

La distinction entre adaptation et intégration est en relation avec la classification de sélection comme externe ou interne. Pour illustrer la différence, Arthur (2000) considère à nouveau le nombre de segments des centipèdes en supposant maintenant que l'absence de segments tronculaires pairs soit due à la mortalité sélective des embryons ayant des segments tronculaires pairs et non pas à la contrainte. Quelle serait la cause la plus probable de sélection ? Il faut distinguer ici, entre ces deux possibilités : premièrement, la sélection pourrait être due à quelque agent externe tel qu'un prédateur d'œufs qui se nourrit exclusivement d'œufs contenant des embryons avec un nombre pair de segments. Cela semble peu plausible, comme tout autre scénario impliquant un agent sélectif externe – substrat, climat, compétiteurs, etc... Deuxièmement, la sélection pourrait être due à la "bousculade" de processus développementaux, c'est à dire à la létalité embryonnaire lorsque le nombre est pair, mais pas avant que des segments rudimentaires aient pu être établis. Dans ce cas, la contrainte est sélective et non développementale (même si, comme noté auparavant, c'est le développement qui a été contraint). De plus, la sélection est interne – en relation avec l'interaction parmi les parties du corps en développement (Whyte 1965) non pas externe – en relation avec l'interaction entre l'organisme et son environnement.

Dans cet exemple on a considéré une sélection interne négative (ou purifiante) qui est associée à de la stase. Pourtant lorsque le changement survient sous forme de reprogrammation développementale, ceci doit être conduit par une sélection positive interne tout autant que cela l'est par une sélection externe positive. Tout cas de parties inter-réactives fournit un matériel potentiel : de l'inter-réaction ligand/récepteur au niveau moléculaire à celle nerf/muscle au niveau de la morphologie et de la physiologie.

5) Saut et gradualisme

L'opinion négative néo-darwinienne contre les "macromutations" – celles avec des effets phénotypiques importants, bien que souvent non spécifiques – prend son origine chez Darwin (1859) lui-même et dans le modèle de Fisher (1930). Elle prend aussi son origine dans le triomphe des biométriciens sur les mutationnistes (Arthur, 1997), incluant le rejet des idées plutôt extrêmes de Goldschmidt (1940) basées sur le concept de mutations systémiques, réarrangements chromosomiques et monstres prometteurs.

D'un côté, cette opinion négative est une position appropriée : il semble maintenant clair que les idées spécifiques de De Vries (1910) et de Goldschmidt (1940) étaient fausses. Cependant, d'un autre côté, cette opinion négative est plutôt resserrée (elle ne permet pas d'approche alternative pour l'origine des nouveautés évolutionnistes) et est elle-même fausse. Premièrement, l'évolution ne peut pas être décrite de manière adéquate comme simplement le déplacement graduel de la valeur moyenne d'une courbe de distribution normale de quelque caractère continuellement variable ("longueur du bec" ou "taille du corps", par exemple) étant la base de variations individuellement invisibles. La cartographie de QTL (loci à caractère quantitatif) est également nécessaire, comme l'est la description de comment cela agit en termes de reprogrammation développementale. Alors que la première a fait maintenant des

progrès significatifs, souvent révélant des effets très inégaux de différent loci (Falconer et Mac Kay 1996) la dernière doit maintenant faire de même.

Deuxièmement, il existe certains cas pour lesquels le modèle gradualiste est simplement inapproprié. Il est utile, en relation avec ce point, de distinguer entre les caractéristiques phénotypiques de taille, forme, nombre et symétrie. Taille et forme peuvent être et, habituellement, sont altérés de manière graduelle ; mais la situation est très différente pour nombre et symétrie, comme cela a été réalisé par Bateson (1894) plus d'un siècle auparavant. Le nombre de répétitions de toute composante du corps varie par des étapes de nombres entiers. Si le nombre de composantes concernées (et sa variation) est élevé, comme chez la drosophile le nombre de soies, la situation est approximativement celle d'une distribution normale et l'image du "variant infinitésimal" est largement applicable. Mais si le nombre et/ou sa variation est faible, "macromutant" est une meilleure image pour des événements au niveau phénotypique. Pourtant, un tel déplacement phénotypique peut être causé par une seule mutation génique ou par un effet polygénique/seuil.

Revenant au nombre de segments des centipèdes : les centipèdes ancestraux avaient probablement 15 segments tronculaires (Dohle 1985, Giribet et al. 1999) et l'étape la plus petite possible est apparemment au moins deux segments. Ainsi le plus petit changement proportionnel qu'une mutation puisse causer dans cette variable à partir d'un point de départ 15-segments est plus de 13 % ; bien sûr, il est possible que le premier déplacement dans le nombre de segments ait été beaucoup plus important de 15 à 23 (Minelli et Bortoletto 1988). La symétrie aussi produit des changements par étapes que ce soit dans la coquille des gastéropodes d'orientation main droite à main gauche (Clarke et Murray 1969, Freeman et Lundelius 1982), de symétrie bilatérale à cinq fois dans l'évolution des échinodermes (Hotchkiss 1998) ou d'une manière à une autre en termes dorso-ventraux, comme il apparaît que cela soit survenu dans la divergence de protostomes et de deutérostomes (Geoffroy Saint Hilaire 1822, Holley et al. 1995).

Goldschmidt (1952) est le défenseur de la possibilité d'un rôle évolutif pour un type particulier de macromutation qui provoque de l'homeosis (Bateson 1894). Cependant, il faudrait maintenant une quelconque démonstration qui persuade qu'il y a un rôle évolutif direct pour les mutations homéotiques, et il y a plusieurs raisons pour rejeter un tel rôle dans la plupart des cas, en termes à la fois de diminution du pouvoir reproductif et de direction du changement morphologique (Akam 1998, Kettle et al. 1999). Ceci est peut-être un domaine pour retenir un scepticisme néo-darwinien.

Ainsi, en général, il est important, à nouveau, de mettre l'accent sur une vision équilibrée, avec évolution plus graduelle des processus développementaux, mais avec des changements abrupts dans le nombre et la symétrie de temps en temps. Et peut-être que la pigmentation fournit un bel exemple d'une suite de caractères qui sont inhabituellement libres d'évoluer à la fois par saut et graduellement, étant donné de ce qui est connu de la base génétique des polymorphismes de pigmentation étendus chez les gastéropodes et les lépidoptériens (Murray 1963, Murray et Clarke 1966, Turner 1977).

La direction du changement évolutif.

Il y a un lien entre l'approche qui est proposée par Arthur (2000) et le problème de la direction de l'évolution. Avec une vision néo-darwinienne stricte, la mutation introduit une variation dans toutes les directions dans une voie non biaisée. La direction dans laquelle le changement évolutif survient est ainsi causée entièrement par la sélection ; dans une position non-externaliste, ceci émane entièrement de l'environnement. Pourtant, prenant une vision en

quatre étapes de la divergence des espèces il est clair que la reprogrammation développementale procure une source supplémentaire possible de directionalité comme proposée par Roth et Wake (1985), qui peut être efficace même si les changements au niveau moléculaire causés par les mutations se sont faits entièrement au hasard. Cette directionalité réside dans les limites aujourd'hui encore inconnues des systèmes développementaux qui permettent la reprogrammation dans certaines directions mais résultent dans des contraintes ailleurs (e.g. le nombre pair de segments de centipèdes "interdit"). De plus, quelle que soit la proportion de directionalité qui se trouve non pas dans reprogrammation/contrainte mais dans la sélection, ceci n'est pas exclusivement écologique. Mais plutôt, une direction surgit de l'effet de la sélection interne et externe, toutes deux pouvant être positives (promouvant le changement) ou négatives. Il est clair que l'évolution n'est pas entièrement le contrôle du développement par l'écologie (Van Valen 1974). La sélection externe est importante mais elle n'est qu'une partie de l'image.

En résumé, trois grandes conclusions peuvent être tirées de cette analyse :

1) Le néo-darwinisme, l'actuelle théorie principale du mécanisme évolutif est dans plusieurs mesures de guingois et incomplète ; une théorie plus équilibrée –dans toutes ces mesures- émerge uniquement lorsque l'approche évo-dévo et l'approche néo-darwinienne sont combinées.

2) L'omission la plus sérieuse de la théorie néo-darwinienne est de ne pas faire référence au processus de reprogrammation développementale (l'opposé de la contrainte développementale) qui est situé logiquement entre mutation et sélection et est une composante essentielle d'une théorie évolutionniste vraiment synthétique.

3) Une nouvelle théorie élargie de mécanismes évolutionnistes incorporant à la fois la reprogrammation développementale et les contraintes développementales (tout comme la sélection interne) a un potentiel beaucoup plus grand pour expliquer la direction et les modalités de l'évolution qu'une approche seulement populationnelle.

I B. BIAIS DEVELOPPEMENTAUX, BIAIS MUTATIONNELS

Selon la doctrine de la Nouvelle Synthèse, la direction de l'évolution est déterminée par la sélection et non pas par des causes internes qui agissent par le moyen de tendances de la variation. Cette doctrine repose sur l'argument que parce-que les taux de mutation sont faibles par comparaison aux coefficients de sélection (10^{-5} à 10^{-2} ou 10^{-3} respectivement), la mutation est inefficace pour surmonter la sélection qui lui est opposée. L'utilisation d'un modèle simple population-génétique, a permis de démontrer que cette affirmation dépend de la prise en compte de la situation avant que la variation ne soit disponible de sorte que la mutation pourrait alors agir seulement comme une "pression" sur les fréquences des allèles existants et non comme le processus évolutionniste qui introduit des nouveautés.

Comme démontré par Yampolsky et Stoltzfus (2001), des biais mutationnels dans l'introduction de nouveautés peuvent fortement influencer le cours de l'évolution, même lorsque les taux de mutation sont faibles en comparaison des coefficients de sélection. Reconnaître ce mode de causalité fournit une base mécanistique distincte, pour une approche "internaliste" pour déterminer la contribution de facteurs mutationnels et développementaux aux phénomènes évolutionnistes tels que l'homoplasie, le parallélisme et la directionalité.

Les comparaisons de séquence moléculaire révèlent une variété de modalités de divergence, suggérant une forte influence des biais de mutation. Un rôle similaire a été suggéré pour les biais causés par le développement pour la variation (Arthur, 1997).

Il est surprenant que, bien que le processus de variation ait longtemps été reconnu comme un médiateur de contraintes (dans le sens où un impossible changement mutationnel ou développemental est un impossible changement évolutionniste), un principe général causal, la production de tendances de la variation est omis dans la théorie de l'évolution contemporaine.

Le changement évolutif était perçu comme le résultat cumulatif de transformations du développement et, ainsi, il était naturel d'assumer que les tendances internes du développement influenceraient le cours de l'évolution. La Nouvelle Synthèse (le néo-darwinisme) se distinguait de l'ancienne en niant toute cause interne de directionnalité, une position basée sur des arguments de génétique des populations prétendant que les biais de la variation ne pouvaient pas influencer le cours de l'évolution, car les taux de mutations sont faibles en comparaison des coefficients de sélection.

Cette opinion est combattue par Yampolsky et Stoltzfus (2001). Des analyses informatiques d'un modèle de génétique des populations sont utilisées pour avancer les arguments suivants en relation avec les biais dans les processus de variation individuelle comme un facteur orientant de l'évolution.

1. La doctrine de la nouvelle synthèse contre les causes internes d'orientation manque de base valable : pour des raisons pratiques, le paradigme du changement des fréquences alléliques définit l'évolution comme le tri de variation pré-existante, de sorte que la mutation est traitée comme une pression faible sur les fréquences des allèles pré-existants, et non pas comme l'origine de la nouveauté allélique.

2. Quand à la fois le rôle d'introduction de nouveauté de la mutation et le rôle modificateur de la fréquence allélique de la sélection sont inclus dans le modèle évolutif, un biais dans l'introduction de la nouveauté fausse fortement le cours de l'évolution, même si les taux de mutation sont beaucoup plus faibles que les coefficients de sélection.

3. Cette influence qui entraîne un biais, représente un mode causal d'évolution distinct et grandement apprécié.

Des biais dans l'introduction de la variation peuvent contribuer à l'homoplasie, au parallélisme et à la directionnalité. La reconnaissance de ce principe causal a de grandes implications pour comprendre les causes du non-aléatoire dans l'évolution et pour clarifier les bases mécaniques d'une approche "internaliste" de l'étude de l'évolution et de sa distinction du néo-darwinisme.

1 C - CONTRAINTES DEVELOPPEMENTALES

Introduction

Une contrainte développementale est un biais dans la production de variants phénotypiques ou une limitation de la variabilité phénotypique causée par la structure, le caractère, la composition ou la dynamique du système développemental. Les sources peuvent en être multiples. Parmi elles, on trouve les propriétés des matériaux à partir desquels les organismes sont construits, les demandes gouvernant le stockage ou la libération de l'information utilisée pendant le développement des caractères particuliers des voies de développement déterminées évolutivement par un groupe d'organismes et une structure mathématique inhérente à la classe des systèmes complexes dans laquelle un système développemental donné tombe. Quelles que soient leurs sources, les contraintes développementales peuvent influencer le cours de l'évolution. Cette idée n'est pas nouvelle, Thomas Huxley (1949), Vavilov (1922), Spurway (1949) en avaient parlé.

L'intérêt récent de ce sujet a été stimulé par Gould et Eldredge (1977) avec l'importance qu'ils accordent à la stase.

Nous discuterons ici de la manière dont les contraintes développementales peuvent survenir, comment peut-on les reconnaître, comment leurs effets peuvent-ils être distingués de l'action de la sélection naturelle et quel impact peuvent-elles avoir sur l'évolution future.

a) Contraintes locales et universelles

Certaines contraintes sont les conséquences directes de lois de la physique, alors que d'autres naissent de propriétés invariables de certains matériaux ou de systèmes complexes. Un exemple de la première sorte est la simple conséquence du levier (tout changement non compensé du squelette qui augmente la vitesse avec laquelle un membre peut être mobilisé va réduire la force que ce membre peut exercer). Ces exemples ne dépendent pas de caractères distinctifs des organismes. Des contraintes de ces sortes sont universelles, en ce sens qu'elles s'appliquent à tous les systèmes physiques.

Les contraintes locales sont restreintes à des taxa particuliers survenant, en conséquence, d'un caractère particulier de ces organismes ou des taxa particuliers. Les palmes en sont un exemple : à la différence des dicotylédons qui ont des troncs branchés, les palmes et les autres monocotylédons avec tronc ont des troncs non branchés et qui sont d'un diamètre uniforme. La différence existe car la plupart des monocotylédons n'ont pas évolué le processus d'épaississement secondaire. Etant donné que ce dernier n'est pas disponible, les voies qu'ont les monocotylédons pour croître et les structures qu'ils peuvent fabriquer sont contraintes.

Un autre exemple est celui des organismes multicellulaires. Les types de cellules qui les composent ne sont pas tous nés, chacun en une seule étape, d'une cellule ancestrale commune-ou cellule type. Au contraire, un seul type de cellule peut donner naissance directement à un petit nombre d'autres types cellulaires, typiquement un ou deux. La même chose est vraie pour les réseaux bâtis pour stimuler le contrôle génétique et la différenciation. De tels réseaux ont plusieurs centaines d'états comportementaux stables, mais de chaque état il n'est possible de passer directement qu'à seulement un petit nombre d'autres états.

Beaucoup de catégories différentes de contraintes ont été décrites. Richardson et Chipmann (2003) les résument ainsi :

Tableau 4. Classification des contraintes en génératives (production limitée de phénotypes variants pendant l'ontogenèse) et adaptatives (survie limitée de phénotypes variants pendant l'ontogenèse ou la phylogenèse) d'après Richardson et Chipman (2003)

<u>Catégorie</u>	<u>Types de contrainte</u>	<u>Explication</u>
Contraintes génératives	Contrainte historique *	L'histoire évolutionniste d'un organisme limite les voies développementales qu'il peut faire évoluer – ou bien à cause de sa forme courante ou à cause des mécanismes* de modalités de forme qui lui sont disponibles.
	Tamponnement développemental *	Des changements génétiques peuvent prendre place sans effet phénotypique, à cause de boucles en retour et de tamponnement des voies développementales.
	Contraintes génétiques	Biais dans l'apparition de certains génotypes à cause de la nature du système génétique, probabilités de types de mutation, ou recombinaison.
	Contraintes physiques *	Les propriétés physiques de l'œuf ou de l'embryon, les membranes extra-embryonnaires et l'environnement, limitent ou biaisent les changements évolutifs qui peuvent prendre place pendant le développement
Contraintes sélectives	Contraintes horizontales (couplage, liaison) *	Quelques voies développementales influencent beaucoup de processus différents dans le développement. Des changements de quelque voie ont probablement une valeur sélective négative à cause des effets pléiotropiques.
	Contraintes verticales *	Le développement est quelquefois considéré comme un processus temporellement hiérarchique (le modèle de cône inversé). Des changements dans les stades précoces du développement peuvent avoir des effets multiples sur les stades tardifs et sont, par conséquent, contraints.
	Contraintes structurales	Contraintes qui sont les résultats des lois physiques de base. Les organismes sont limités dans les formes qu'ils peuvent avoir parce que, le dépassant de certaines barrières physiques, sera contre sélectif. Souvent appelées « contraintes universelles ».
	Contraintes fonctionnelles	L'intégration fonctionnelle de différents systèmes est un aspect important de la forme organismale. La limite que ceci place sur les changements morphologiques constitue une contrainte.

**dénote des contraintes développementales. On peut voir que les contraintes développementales sont un groupe disparate de contraintes génératives et sélectives. A noter que les contraintes historiques comprennent à la fois des contraintes développementales et des contraintes non-développementales.*

Maynard-Smith et al. (1985) définissent les contraintes développementales comme « des biais de la production de variants phénotypiques ou de limitations de la variabilité phénotypique causé par la structure, le caractère, la composition ou la dynamique du système développemental ». Les contraintes développementales peuvent naître d'une variété de sources :

Etant donné qu'il y a des contraintes, comment peuvent-elles survenir ? Le mieux que l'on puisse faire pour reconnaître l'origine des contraintes, est de fournir une liste des causes possibles (Maynard-Smith et al., 1985).

A) Phénotypes accessibles ou inaccessibles étant donné un mécanisme développemental particulier

La direction des contraintes résultantes (biais de production des variants phénotypiques) est accidentelle ou aléatoire par rapport aux demandes de l'évolution adaptative.

B) Phénotypes accessibles ou inaccessibles étant donné tout mécanisme développemental. Des exemples sont la pigmentation en bandes des coquilles de gastéropodes (vagues mobiles de formation du pigment dans le manteau). Des modalités de pigmentation géométriquement similaire surviennent sur les plumes et sur le pelage des mammifères.

C) Phénotypes accessibles ou inaccessibles pour des raisons de sélection : exemple des kangourous qui se déplacent par des séries de bonds. Les changements morphologiques permettant cela sont favorisés par la sélection.

D) Contraintes résultant de la sélection canalisante : c'est un cas spécial du précédent. Exemple : un nouveau caractère sexuel, une rangée supplémentaire de soies dans une des deux races de *Drosophila silvestris* de Hawaï, sur le tarse de la patte avant du mâle, utilisé pour la cour.

E) Génotypes accessibles ou inaccessibles étant donné le présent système génétique. Il doit exister un réseau génétique qui oblige les mutations à suivre un ordre donné.

b) L'identification des contraintes développementales : il y a trois manières de les reconnaître (Maynard-Smith et al., 1985).

A) Etude de la morphologie (habituellement de l'adulte)

i) Distribution de l'espace morphologique : la reconnaissance que le nombre en phyllotaxie suit les séries de Fibonacci précède toute théorie pour savoir pourquoi cela doit être ainsi.

ii) Comparaison entre les espèces et taxa supérieurs : une manière prometteuse d'identifier des contraintes développementales vient de la survenue d'un variant donné dans une taxon donné. Un exemple en est les aires dénudées de la peau du cou et de la tête de certains oiseaux et des cornes des mammifères (présents comme caractères spécifiques chez 7 des 25 ordres de mammifères placentaires).

B) Analyse génétique : certaines contraintes sont évidentes par l'incapacité d'une population à répondre à une sélection répétée et puissante. Par exemple *Drosophila* possédant l'ocellus droit mais pas le gauche, après 11 générations de croisement il n'y a pas de différence de latéralité gaucher et droitier.

i) Dimensionnalité : un exemple est l'hérédité de la forme du fruit chez les courges : la ségrégation d'un gène majeur influence la courbe de croissance allométrique longueur et diamètre du fruit.

ii) Caractères à seuil : un travail sur les soies scutellaires de *Drosophila* illustre un moyen par lequel un phénotype variant discontinu peut être déterminé par une variable génétique continue sous-jacente.

iii) Limitation de l'analyse génétique. Les corrélations entre caractères peuvent survenir par pléiotropie ou déséquilibre de liaison.

C) Connaissance des mécanismes du développement : si l'on comprend bien les mécanismes du développement d'une structure, on peut prédire les variétés possibles de phénotypes. Un exemple en est la perte des membres chez les tétrapodes : chez eux, les membres se développent selon une séquence proximo-distale c'est l'inverse de la formation chez les amphibiens, les reptiles, les oiseaux et les mammifères qui ont perdu leurs membres ou dont les membres sont fortement atrophiés, la perte des membres survient toujours selon une séquence distale à proximale. Un autre exemple est la formation des segments chez la drosophile : une segmentation appropriée le long de l'axe embryonnaire et une spéciation appropriée des caractères de chaque segment (e.g. prothoracique, mésothoracique et le 8^{ème} abdominal).

c) Distinction des contraintes sélectives et développementales : beaucoup de contraintes impliquent un mélange d'interactions de facteurs développementaux et sélectifs. Les approches sont les suivantes :

- A) Par l'utilisation de prédiction adaptative a priori : on peut quelquefois faire des prédictions quantitatives concernant les structures servant à la locomotion.
- B) Par mesure directe de la sélection : la survenue de stase évolutive pour des caractères, pourrait être due à la sélection stabilisante pour certains ou aux contraintes développementales pour d'autres.
- C) Par mesure directe de la variation héréditaire. S'il n'y a pas de variation héréditaire, la sélection ne peut pas altérer le caractère. Le résultat est une contrainte.
- D) Par la méthode comparative : un exemple l'allométrie : les relations allométriques, elles-mêmes, peuvent être le résultat de la sélection, sans nécessiter de contraintes. Mais dans le cas où l'allométrie est brisée, les contraintes développementales jouent un rôle. Par exemple, la taille des dents augmente plus lentement que la taille du corps.

Un exemple important des contraintes est l'enroulement des coquilles de mollusques, des brachiopodes et de quelques foraminifères. Cet enroulement se fait de manière logarithmique.

d) Développement et évolution : sont à envisager ici (Maynard-Smith et al., 1985) :

- Comment l'étendue de la stase évolutionniste peut être expliquée en termes de développement : ce n'est que quand la stase résulte de l'absence de la variation héréditaire adéquate que le système développemental est mis en question ?
- Quelle est l'étendue dans laquelle les contraintes développementales jouent un rôle en comptant pour les tendances et les modalités de l'histoire évolutionniste ? Le développement prévient-il l'évolution de suivre des voies particulières ou sert-il comme force directrice, comptant en partie pour l'orientation des diverses tendances et modalités. D'autres agents peuvent causer le phénomène de la pression de mutation et des formes subtiles de sélection peuvent être sous-jacents à des tendances qui, superficiellement, semblent résulter de contraintes du développement.
- Quelle est l'étendue des mécanismes évolutionnistes eux-mêmes qui ont évolué de manière telle à servir comme une fonction évolutionniste ? La nature des mécanismes génétiques dans un taxon affecte sa trajectoire évolutionniste. Par exemple, bien que les procaryotypes puissent acquérir une résistance aux médicaments en modifiant leurs propres gènes, étape par étape, cette résistance aux médicaments des procaryotes est

effectuée par l'acquisition de gènes adéquats des plasmides provenant d'autres bactéries.

Selon Schwenk (1994) le concept de contrainte évolutionniste est central aux perceptions courantes du processus évolutionniste, mais du point de vue pratique il est difficile à appliquer. Une plus grande partie de cette difficulté provient de l'ambiguïté conceptuelle et de l'usage non conséquent. La conception élargie de contrainte comme contingence historique, a peu de valeur pragmatique car elle universalise la contrainte comme une propriété de la vie. De même l'équation de sélection stabilisatrice avec contrainte crée un concept redondant inutile.

Les conceptions de contrainte qui mettent en avant le mécanisme devant les modalités phénotypiques ou phylogénétiques, tendent à éliminer la redondance et restreignent la contrainte à une force qui module l'action de la sélection naturelle et qui peut s'y opposer. La contrainte est une propriété des caractères, non des lignées, et à ce niveau elle est toujours négative dans le sens de limitation. Cependant le caractère contraint est neutre pour l'adaptation de l'organisme et, par conséquent, il peut avoir des effets évolutifs ou négatifs ou positifs au niveau de la lignée (i.e. gêner ou promouvoir l'adaptation de l'organisme).

Les hypothèses sur les contraintes peuvent être formulées à partir de perspective ou bien, a posteriori ; ou bien, a priori qui démontrent que la contrainte est sensible seulement quand elle est délimitée à l'intérieur d'un espace temps relatif. A la fois la stase et le parallélisme ont été évoqués comme manifestations phylogénétiques des contraintes et ces conceptions alternatives peuvent conduire à des hypothèses opposées sur le temps et la place de l'action de contrainte. Rejeter les modalités comme étant des preuves de contraintes évite ce conflit.

Homologie et plan d'organisation (Bauplan) peuvent refléter l'action de contraintes au niveau de un ou de beaucoup de caractères, respectivement, mais le défaut d'évoluer à tout niveau hiérarchique ne devrait pas être considéré comme la preuve de contrainte.

Le néo-darwinisme s'est focalisé sur l'adaptation et la labilité évolutionniste de phénotypes avec le changement évolutionniste conduit par le moteur de la sélection naturelle amenant, inévitablement à un raffinement toujours plus grand des organismes et de leurs composantes. Ceci a été appelé le "programme adaptationniste". Mais cette expression extrême a été critiquée car il peut y avoir des limites imposées au changement évolutionniste (Gould et Lewontin, 1979, Hall 1992, Maynard-Smith 1985, Stearns 1986, Gons 1989). Depuis l'article princeps de Gould et Lewontin, il y a une attention accrue dans la littérature sur le fait que toutes les survenues évolutionnistes ne sont pas également possibles et que l'espace phénotypique potentiellement occupé par une lignée évolutive, peut être délimité-concepts résumés maintenant généralement sous la rubrique de "contrainte évolutionniste" (i.e. le but est d'explicitier les différentes voies dans lesquelles le concept de contrainte évolutionniste a été utilisé et d'explorer quelques aires de confusion perçus dans la littérature. Il assimile plus ou moins les termes contrainte phylogénétique et contrainte évolutionniste).

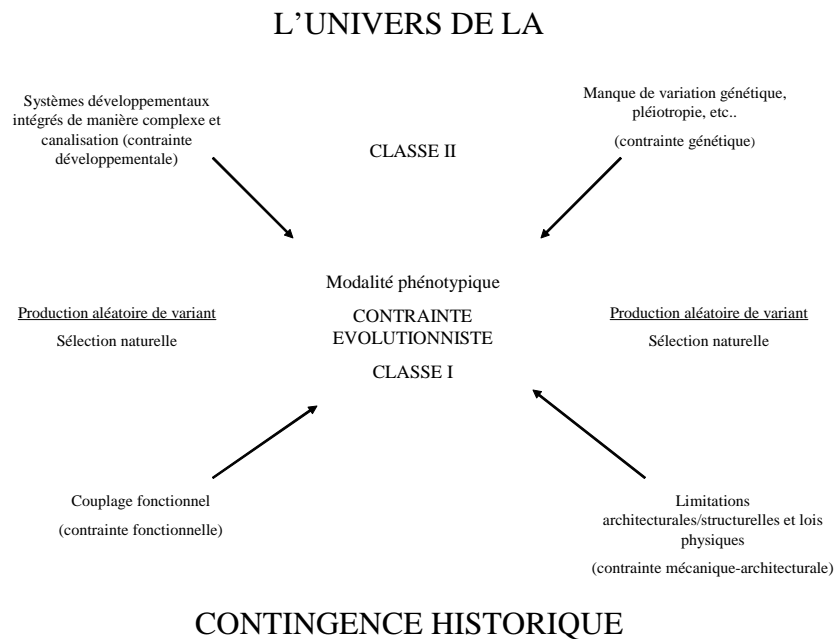


Figure 3. La notion de contingence historique est équivalente à la série totale des concepts de contraintes. Les conceptions de la classe I de contraintes sont généralement reconnues par des caractères phénotypiques ou phylogénétiques. Parce-que, habituellement, elles ne sont pas spécifiques au mécanisme sous-jacent à la contrainte putative, elles acceptent la sélection naturelle (stabilisante) comme une cause possible et posent le caractère comme évidence *prima facie* des contraintes. Les dénommées « contraintes sélectives » sont faites d'une variété de types, quelques unes seulement sont nommées ici. Les contraintes de classe II, également constituées par la sélection, sont manifestes dans la production non aléatoire de variants phénotypiques sur lesquels une sélection additionnelle peut agir. Ces contraintes génétiques et/ou développementales peuvent conduire à des caractères similaires aux « contraintes sélectives » et, par conséquent, elles doivent être distinguées par des investigations additionnelles en processus. Ainsi, Classe I et Classe II ne sont pas des catégories mutuellement exclusives, mais Classe II est plus restrictive en ce qu'elle rejette la sélection comme le processus menant au caractère.

Deux classes générales de définitions ont des ramifications significatives pour la manière avec laquelle nous concevons la contrainte évolutionniste. Dans les définitions de classe I, la contrainte est largement envisagée comme une canalisation évolutionniste incluant la notion de conditions limitées et que certaines lignées n'occupent qu'une partie du morphospace qui leur est disponible. La contrainte est habituellement reconnue par l'observation de stase évolutionniste mais aussi par la comparaison des phénotypes existant aux phénotypes théoriquement possibles (l'approche morpho-espace).

La classe II peut être résumée comme la production non aléatoire de variants. Elles sont appelées contraintes développementales parce qu'elles reflètent un biais développemental dans la production de variants phénotypiques ou une limitation de la variabilité phénotypique.

Les définitions de Classe II peuvent être considérés comme des processus définissant les contraintes car elles se concentrent sur des mécanismes sous-jacents qui limitent les types de nouveaux phénotypes produits.

Les deux conceptions de contrainte reflètent la dichotomie entre néo-darwinisme fonctionnalisme (externalisme) et structuralisme biologique (internalisme), classes I et II respectivement (Figure 3)

Les définitions de Classe I permettent que tout mécanisme puisse conduire aux modalités de la canalisation phénotypique observée, y compris la sélection naturelle.

Les caractéristiques suivantes des contraintes sont à prendre en considération :

1) Les contraintes évolutionnistes sont une propriété des caractères et non pas des organismes ou des clades. Comme l'a noté Dullemeijer (1991 : 322) : « c'est la sélection d'une partie limitée de l'organisme en construction qui a mené à l'introduction du concept de contrainte ».

2) La contrainte agit comme pour vérifier le pouvoir optimisant de la sélection naturelle et elle était, par conséquent, perçue comme une force évolutionniste limitante ou négative (e.g. nombre limité de variants produits, partie limitée du morpho-espace potentiel occupé.). Certains auteurs ont insisté sur le rôle positif ou directionnel de l'évolution organismique. Par exemple, Alberch (1982 :313) suggère que « les discontinuités des variants produits par le développement (contraintes dans le sens négatif), peuvent résulter dans une directionnalité dans la transformation morphologique ». Maynard-Smith et al (1985), conçoivent un rôle positif pour les contraintes servant comme force donnant une direction et Gould (1989 : 518) suggère que la contrainte peut agir positivement en forçant une action sur un chemin particulier. La contrainte, pour ces auteurs, peut être une force évolutionniste positive ou créatrice.

Toutefois, si le caractère peut être contraint, les organismes et le clade auquel il appartient ne le sont pas (comme vu plus haut), d'où la confusion. Le caractère contraint est neutre pour l'adaptation organismique. Ainsi, alors que la contrainte doit toujours être négative, ses effets sur l'organisme peuvent l'être ou pas.

3) En accord avec la discussion précédente une conception de contrainte phylogénétique devrait être basée sur le caractère et refléter quelque notion d'évolution du caractère restreint ou limité. Cependant, un des aspects de la littérature des contraintes qui prête à confusion, est qu'il y a deux modalités phylogénétiques fondamentalement différentes mises en avant comme évidence des contraintes : 1) la stase phénotypique et 2) la répétition et l'évolution indépendante de formes similaires (parallélisme). Bien sûr, les hypothèses de contraintes ainsi générées peuvent être en conflit direct l'une avec l'autre.

La stase définie par la stabilité à long terme d'un caractère plésiomorphe à l'intérieur d'un clade en juxtaposition au changement du caractère (évolution) dans un clade sœur, est la modalité la plus commune utilisée pour évoquer l'action de contrainte phylogénétique. Dans cette conception de contrainte, il y a implicitement ou explicitement un modèle nul d'évolution comme changement. En d'autres termes, en l'absence de contrainte, les caractères changeront au cours du temps par un processus que ce soit la sélection et l'adaptation, la dérive, l'effet fondateur, etc.... Par conséquent, le défaut d'évoluer comme reflet de la stase phénotypique est pris comme évidence *prima facie* de l'action de contraintes. Les modalités de la stase observée peuvent résulter de contraintes sélectives (e.g. couplage fonctionnel, contraintes mécaniques, de construction ou de structure), de contraintes développementales (e.g. canalisation) ou de contraintes génétiques, génomiques (e.g. manque de variation génétique, pléiotropie, contenu en ADN et taille de la cellule).

Le parallélisme comme évidence de contrainte phylogénétique :

Wake (1981) affirme que l'évolution répétée de formes similaires dans certains clades est une manifestation phylogénétique de contraintes développementales. Il suggère que le parallélisme (et l'homoplasie en général) pourrait résulter du nombre limité d'options

morphologiques exprimées par le développement (une perspective internaliste) plutôt que d'une évolution adaptative à des environnements similaires (la vision traditionnelle, externaliste). Ainsi, l'évolution répétée (parallèle) de formes similaires survient, non pas parce que chacune est une solution indépendamment optimisée dans des conditions environnementales similaires, mais parce qu'il y a un nombre limité de solutions viables au problème du maintien d'un système développemental intégré complexe. Ici, l'hypothèse nulle est la divergence phénotypique reflétant des solutions uniques, spécifiques aux lignées, aux problèmes évolutionnistes.

Un exemple est celui des éléments des membres des salamandres. Des biais de développement dans la production de variants phénotypiques (les éléments du squelette carpien) ont apparemment mené à l'évolution multiple, indépendante de morphologies carpiennes similaires dans un clade tel que la famille *Plethodontidae* (Wake 1991 ; Shubin et al 1995). En d'autres termes, la contrainte développementale putative d'un biais dans la production phénotypique, a conduit à une modalité phylogénétique de parallélisme de la morphologie carpienne.

4) On peut considérer les contraintes de deux points de vue dans le temps à partir des conditions présentes, si l'on considère les contraintes futures, une conception a priori des contraintes ou si l'on considère l'évolution des caractères passés dans plusieurs lignées apparentées, une conception a posteriori. Maynard-Smith et al (1985) notent ces alternatives lorsqu'ils font la distinction entre interprétant le changement morphologique versus le prédisant (a posteriori et a priori, respectivement) :

5) « La contrainte est une conception du temps profond. Si l'on accepte que la stase phénotypique pourrait indiquer une contrainte évolutionniste, nous admettons qu'il y a dû avoir assez de temps pour que le changement évolutionniste (le modèle nul) ait pu survenir, étant donné des taux de mutation typiques, des pressions de sélection... ».

6) « Au niveau d'un caractère simple, la contrainte évolutionniste est évidente comme homologie (e.g. Wagner 1989 ; Wake et al. 1991). A l'autre extrême, la contrainte évolutionniste dans beaucoup de caractères peut se manifester dans les plans d'organisation, les Baupläne (e.g. Hall, 1922). Entre les deux, nous avons toute la hiérarchie de la phylogénie »

On peut dire, en conclusion que :

1) les notions de contrainte évolutionniste devraient être limitées aux processus ou aux mécanismes qui promeuvent la production aléatoire de variants phénotypiques. Ces contraintes appelées développementales ou génétiques sont regroupées ici comme « contraintes de processus » (Classe II).

2) la sélection stabilisante ne devrait pas être synonyme de contrainte évolutionniste car cela crée une redondance.

3) on devrait éviter d'accepter comme preuve *prima facie* de contrainte les modalités phénotypiques et/ou phylogénétiques car cela a) autorise la possibilité de la sélection comme facteur causal ; b) peut mener à des hypothèses contradictoires sur le temps et la place de l'action des contraintes, dépendant des modalités de choix.

4) la contrainte évolutionniste est une propriété des caractères et non des organismes ou lignées

Pour illustrer ces conclusions, on peut prendre plusieurs exemples récemment décrits de contraintes.

Pour Roth et Wake (1985), les organismes sont des systèmes "autopoïétiques" se reproduisant et se maintenant eux-mêmes. Par conséquent, le cours de l'évolution et l'adaptation d'un organisme sont fortement déterminés par ses propres propriétés internes, quel que soit le rôle que la sélection "externe" joue.

Les propriétés internes agissent soit comme contraintes qui empêchent certains changements soit elles ouvrent de nouvelles voies : l'organisme canalise sa propre évolution. Comme exemple, l'évolution des mécanismes d'alimentation des salamandres est discutée, particulièrement les salamandres sans poumons de la famille *Plethodontidae*. Dans cette famille, une grande variété de différents mécanismes d'alimentation est présente. Les auteurs reconstruisent ce processus évolutionniste comme une série de « points de bifurcation » ou bien de contraintes ou bien d'occasions formant une séquence de préconditions pour une langue projectile de vitesse élevée caractéristiques des salamandres tropicales. De plus, il est démontré que l'évolution parallèle de domaines semblant non apparentés dans un organisme comme la physiologie respiratoire, la biologie de l'histoire de vie et les modalités de l'ontogénie ont plutôt une relation directe avec la biologie de l'alimentation, démontrant ainsi que les organismes évoluent toujours comme un tout.

Chez les salamandres, deux types distincts de réponses motrices alimentaires sont présentes : l'une l'est chez les salamandres en permanence ou temporairement aquatiques, y compris les larves, le « Saugschnoppen » ou alimentation par succion (avec ouverture rapide de la bouche au même moment où le pharynx s'étend) ce qui résulte en une rapide entrée d'eau incluant les proies. La langue ne joue qu'un rôle mineur dans ce type alimentaire. L'autre est rencontrée chez les salamandres terrestres et comprend un mouvement de la langue qui est sortie de la bouche de manière telle que la proie est attrapée en la collant sur la langue. Ce dernier type diffère chez les salamandres par le mécanisme sous-jacent à la protrusion de la langue. L'appareil hyobranchial joue un rôle décisif dans ce mécanisme, avec, en particulier, les muscles subarcualis rectus (SAR), rectus cervicis, profundus, subhyoideus, geniohyoideus, genioglosses et les muscles de la langue hyoglossus, basiradialis et interradianalis. La langue la plus spécialisée de toutes les salamandres est présente dans les espèces de *Bolitoglossini* dont le SAR a une forme particulièrement élaborée, s'enveloppant autour de l'épibranchial pour former un étui complexe. Ainsi des vitesses élevées de protrusion de la langue sont atteintes : 2-4 ms pour une langue de 20-25mm chez *Bolitoglossa* – 6-8 ms pour une langue de 45-50 mm chez *Hydromante*.

Une telle stratégie nécessitant une perception très précise de la distance de la proie concernant le système de guidance visuelle, les résultats suivants ont été obtenus : yeux plus frontaux, le plus frontaux chez *Bolitoglossini*, projections rétiniennes ipsilatérales dans les centres visuels du diencephale et du cerveau moyen, plus marqué chez *Bolitoglossini*, augmentation du nombre des afférents rétiniens.

On ne peut pas reconstituer les environnements dans lesquels les processus évolutionnistes ont amené à l'établissement de mécanismes particuliers d'alimentation. Mais on peut prendre avantage de la diversité des lignées vivantes et des systèmes existant actuellement pour établir une chaîne logique des événements qui ont donné les modalités de la phylogénèse. Les auteurs envisagent une série de bifurcations durant l'évolution de la famille des *Plethodontidae* (Fig. 4).

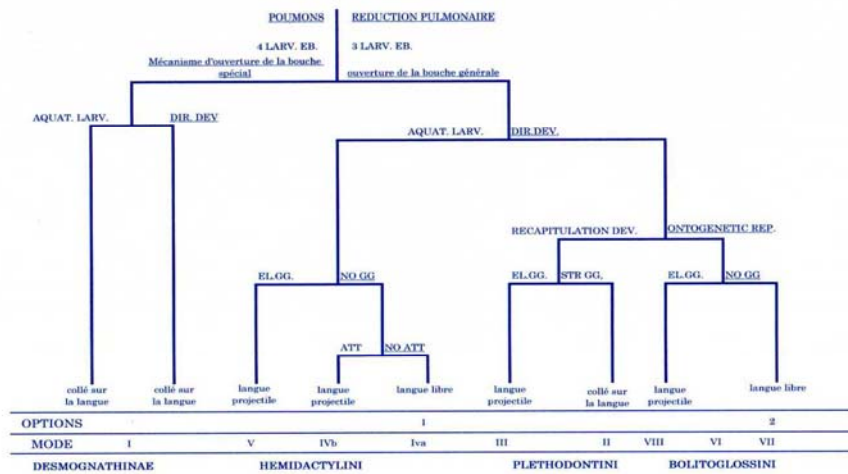


Fig. 4. Reconstruction schématique de l'évolution des salamandres plethodontides. Toutes les étapes évolutionnistes ancestrales sont soulignées. Abréviations : LARV. EB : épibranchiales larvaires ; AQUAT. LARV. : larve aquatique ; DIR. DEV. : développement direct ; RECAPITULATORY DEV. : développement recapitulatif ; ONTOGENETIC REP. : remodelage ontogénétique ; EL. GG. : muscle génioglossus allongé ; NO GG. : pas de génioglossus ; STR. GG. : puissant génioglossus ; ATT : langue attachée ; NO ATT. : langue non attachée ; PROJ. TONGUE : langue non projectile. Les nombres des « OPTIONS » et des « MODES » font référence aux types fonctionnels des langues plethodontides décrites par Lombard et Wake (in Roth et Wake 1985).

La bifurcation initiale implique la perte des poumons. Sur les plus de 325 espèces d'urodèles, aucune n'a à la fois des poumons et des langues hautement projectiles. Mais cette réduction pulmonaire n'est pas suffisante car parmi certaines espèces sans poumon, comme *Desmognathus* et *Aneides*, la projection de la langue est modeste.

La seconde bifurcation est la perte de la paire d'épibranchiales squelettiques chez les larves aquatiques.

La prochaine bifurcation implique l'évolution du développement direct et il survient dans les deux branches du schéma proposé par les auteurs – celle menant aux *Desmognatinae* et celle menant aux *Plethodontini* plus *Bolitoglossini*. Ici, à nouveau, on trouve un événement apparemment non lié à l'alimentation mais ceci est une précondition nécessaire pour certaines modalités de l'évolution biomécanique. Mais cela n'est pas suffisant.

La bifurcation suivante sépare les ontogénèses largement recapitulatives de celles dans lesquelles un remodelage ontogénétique extensif survient, incluant la paedomorphose dans plusieurs lignées.

La dernière bifurcation est la seule qui ait une apparente relation avec la projection de la langue. Les muscles génioglosses attachent la partie antérieure de la langue à la mâchoire inférieure, à la symphyse mandibulaire et tant qu'ils sont présents, la langue ne peut pas être libérée.

Il y a une tendance moderne à ignorer ce que l'on considère comme des facteurs internes dans l'évolution, telles que les diverses contraintes qui restreignent la diversification

phylogénétique et les facteurs qui, à l'inverse, ouvrent ce qui sont essentiellement des canaux organismiques (i.e. développemental, morphologique, physiologique, comportemental) le long desquels l'évolution paraît se mouvoir avec directionnalité, suivant des avenues de moindre résistance. Mais l'existence de tels canaux n'assure pas une voie particulière. On a plutôt quelque phénomène organismique et une pré condition nécessaire pour une modalité ou sous-modalité particulière, parmi un nombre de modalités d'évolutions parallèles. Dans le cas choisi ici, l'évolution parallèle des systèmes d'alimentation utilisant la projection de langues libres chez les salamandres plethodontiques, des phénomènes semblant lointains tels que la physiologie respiratoire, la biologie de l'histoire de la vie (larve aquatique ou développement direct) et les modalités de l'ontogénie ont plutôt une relation appropriée directe avec la biologie de l'alimentation incluant des composantes aussi diverses que la perception sensorielle et la biomécanique.

Cette étude essaie de réintroduire une composante organismique forte aux considérations sur l'évolution et la phylogénie.

Plus récemment, des exemples de contraintes, l'un expérimental, l'autre de comparaison de séquences, ont été publiés.

Dans un travail récent sur *Escherichia coli*, Weinreich et al (2006) démontrent que cinq mutations ponctuelles d'un allèle particulier de β -lactamase augmentent ensemble la résistance à un antibiotique cliniquement important (une céphalosporine β -lactame de 3^{ème} génération) par un facteur de $\approx 100\ 000$. En principe, l'évolution à cette β -lactamase très résistante devrait suivre n'importe laquelle des 120 trajectoires mutationnelles reliant ces allèles. Cependant, les auteurs démontrent que 102 de ces trajectoires sont inaccessibles à la sélection darwinienne et que beaucoup des trajectoires restantes ont des probabilités négligeables de réalisation parce-que quatre de ces cinq mutations ne sont pas capables d'augmenter la résistance à cet antibiotique dans certaines conditions. « Toutes les trajectoires ne sont pas disponibles car la valeur adaptative des mutations individuelles doit dépendre du contexte génétique dans lequel elle apparaît ». Ainsi, seulement 18 de ces 120 voies potentielles sont accessibles à la sélection, ceci étant dû à un effet pléiotropique de la mutation sur l'enzyme. Or, étant donné qu'une telle pléiotropie paraît être une propriété générale des mutations non sens, les auteurs concluent que beaucoup de l'évolution protéique sera contrainte de manière similaire.

Cooper et al. (2004) analysent les vitesses et les modalités des phénomènes micro-évolutionnistes qui ont modelé les génomes humains de souris et de rat depuis leur plus ancien ancêtre commun. Des analyses comparative de séquence de trois génomes (homme, rat, souris) démontrent que l'ADN fonctionnel subit des contraintes à cause de la sélection purifiante. Les exons, c'est à dire les régions codant les protéines sont sous sélection purifiante forte.

Les auteurs disent « avoir identifié les régions du génome humain qui sont en train d'évoluer lentement et qui probablement contiennent des éléments fonctionnels importants pour la biologie humaine. Au moins 5 % du génome humain est sous l'effet de contraintes substantielles, la plupart d'entre elles ne sont pas codantes ».

1.D - DERIVE DEVELOPPEMENTALE

L'introduction de nouveaux variants et leur tri par la sélection sont deux processus fondamentalement différents. Les deux sont importants car l'évolution adaptative est impossible sans eux. Depuis les premiers jours de la théorie de l'évolution, il y a eu une école de pensée pour laquelle l'introduction de nouveaux variants a été considérée comme étant

incapable de jouer un rôle dans la détermination de la direction du changement évolutionniste. Ceci remonte à Wallace (1870). Les versions ultérieures de cette école de pensée rejetèrent avec véhémence tout rôle des mutations pour influencer la direction de l'évolution (Fisher, 1930, Ford 1971). Cette vision de la primauté de la sélection sur tous les autres processus est appelée pan-sélectionisme.

Gould et Lewontin (1979) critiquent cette approche pan-sélectionniste dans ce qui est devenu un article classique, et ils présentent la vision opposée dans laquelle c'est la disponibilité de la variation qui, avec la sélection, agit comme une structure complexe, incorporant beaucoup de contraintes qui empêchent le changement évolutionniste dans certaines directions phénotypiques, canalisant ainsi la sélection sur des routes étroites, prédéterminées.

Arthur (2001) est d'accord avec les critiques du pan-sélectionisme de Gould et Lewontin (1979), mais, pour lui, en abaissant le rôle de la sélection, il y a danger à encourager la pan-contrainte, ce qui est tout autant inacceptable. De plus, on risque d'interpréter la position de Gould et Lewontin comme proposant un rôle seulement négatif des processus développementaux dans l'évolution avec la sélection, qui serait toujours la seule force positive pour le changement. C'est de ce dernier problème que Arthur (2001) traite ici en se concentrant non pas sur les biais contre la production de certaines trajectoires ontogéniques et de certains phénotypes (contraintes), mais plutôt vers l'opposé : les biais vers d'autres trajectoires ou phénotypes ; il appelle des biais positifs « dérive développementale ».

Nous allons voir les divers aspects de cette dérive développementale en envisageant successivement le passage de la reprogrammation aux contraintes de la dérive, l'interaction entre dérive et sélection, la dérive et les contraintes dans la nature, la dérive et les variations phénotypiques pré-existantes, et enfin, la dérive, la réaction aux normes et la sélection interne.

De la reprogrammation aux contraintes de dérive.

Nous avons vu plus haut ce que Arthur entend par reprogrammation. Ici il ajoute « Pourtant un biais contre la production de certains phénotypes implique nécessairement un biais en faveur des autres. Ce biais positif, (dérive développementale) est distinct d'autres processus pour lesquels on a suggéré qu'ils avaient un rôle directionnel ou de conduite comme dérive méiotique, dérive moléculaire et dérive dominante. C'est clairement, d'un autre côté, la composante positive de Raff (2000) « évolution biaisée par le développement » et dans un certains sens, une contrepartie phénotypique au « biais de mutation » de Yampolsky et Stoltzfus (2001). Arthur (2001) s'oppose au conseil de Gould (1989) qui dit d'utiliser contrainte incluant à la fois sa signification positive et sa signification négative parce-qu'aux temps anciens (17^e siècle) le terme était utilisé dans les deux sens. L'opinion d'Arthur est que pratiquement, bien que couramment l'usage est restreint au sens négatif (voir le commentaire de Wake et Hanken (1996) que les processus développementaux sont importants à la fois en contraignant la variation phénotypique et en promouvant la diversité phénotypique), il est par conséquent utile d'avoir un terme complémentaire positif. L'idée de dérive est généralement bien acceptée mais accepter la survenue d'un phénomène n'implique pas nécessairement l'acceptation de sa fréquence ou de son pouvoir.

Pour ce qui est de la fréquence de la dérive, Arthur propose la Figure 5a dans laquelle un plan est formé de deux dimensions « valeur du caractère phénotypique 1 » (axe horizontal) et « valeur du caractère phénotypique 2 » (axe vertical). Cela pourrait être, par exemple, le nombre de segments et la longueur du corps chez un vers annelidé. La question posée est : est-ce que la probabilité de générer des variants par mutation dans les 12 directions (chacune

représentant un éventail de 30-360° divisé par 12) est différente et si oui, comment ? Deux réponses possibles à cette question sont indiquées sur la figure 5 B : l'équiprobabilité (ligne horizontale) d'un biais en faveur de valeurs du caractère haut/haut et bas/bas aux dépens des caractères haut/bas et bas/haut. Maintenant, bien que nous manquions de suffisamment d'informations sur les mécanismes détaillés de la reprogrammation développementale pour prédire toute modalité particulière pour la plupart des systèmes réels, un point important émerge : toutes les modalités exceptées une ligne horizontale précise, représentent quelque degré de dérive et de contrainte développementales. Par conséquent, on s'attend à ce qu'ils soient beaucoup plus communs, collectivement que la seule modalité équiprobable. En d'autres termes, la reprogrammation développementale est la règle, non l'exception.

La dérive s'applique à tous les stades ontogénétiques successifs, du zygote à l'adulte et, en particulier, aux transitions entre eux.

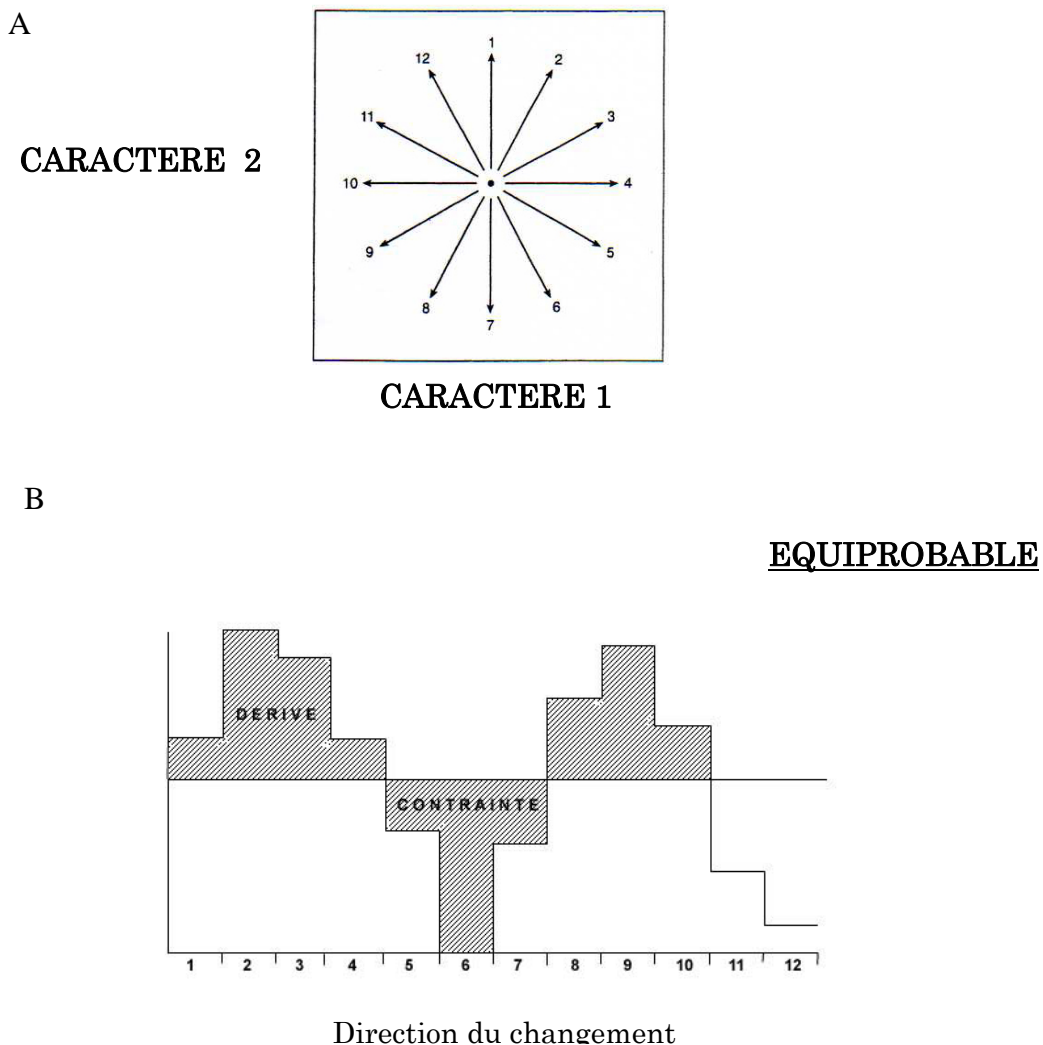


Fig. 5 (A) Espace phénotypique à deux dimensions avec 12 directions possibles de changement mutational induit. Il est admis que les changements sont d'amplitude égale dans toutes les directions. (B) deux modalités possibles de relation entre la probabilité de produire des variants et la direction du changement (cette dernière numérotée 1-12, correspondant aux directions figurant en A) : équiprobabilité versus des modalités variables incorporant dérive et contrainte (Noter l'inclusion de contrainte à la fois relative et absolue, respectivement, par exemple, en directions 5 et 6).

L'interaction entre dérive et sélection naturelle

En considérant maintenant le niveau population, il est clair que la dérive développementale agit en conjonction avec la sélection naturelle.

Dérive et contrainte dans le monde réel.

Pour dérive et contrainte dans le monde réel, il est beaucoup plus difficile de démontrer, dans ces cas particuliers, leur existence que pour la sélection (i.e. les appendices thoraciques en forme de nageoires d'une baleine comparés avec les membres antérieurs de ses ancêtres vivants sur la terre ferme). Arthur(2001) prend deux exemples, les centipèdes et les baleines.

Les centipèdes de l'ordre des Géophilomorphes (Arthur reprend ici l'exemple de son travail sur la reprogrammation développementale du nombre de segments impairs de 27 à 19, vu plus haut) : l'absence du nombre pair étant un exemple de contrainte causée par la dérive, alors que la localisation du mode parmi les nombres impairs est un exemple de sélection.

Les baleines avec leurs cousins cétacés, les dauphins et les marsouins, constituent un groupe monophylétique résultant de la ré-invasion de la mer par un ancêtre mammifère distant, il y a 50 Mya. « Le système respiratoire de ces animaux a subi beaucoup de modifications, sans aucun doute dirigé par la sélection pour une nouvelle existence aquatique. Ceci comporte des modifications des narines, des passages nasaux, de l'épiglotte, de l'arbre trachéo-bronchique et de la musculature, ce qui leur permet de passer des périodes de temps considérables sous l'eau entre des visites à la surface pour renouveler leur réserve d'air. Mais, bien sûr, il vaudrait mieux qu'ils n'aient pas du tout besoin de retourner à la surface et d'extraire l'oxygène de l'eau. Bien sûr, nous ne pouvons pas être certains que des mutants, avec des arrangements ressemblant à des branchies n'ont pas été formés à un certain stade et contre sélectionnés. D'où l'explication la plus parcimonieuse est que les ontogénèses concernées n'ont jamais été produites ».

Dérive et variation phénotypique pré-existante

La dérive peut-elle également se produire lorsque le changement évolutif survient sur la base de variation quantitative phénotypique pré-existante ? Arthur (2001) prend l'exemple de la coquille de gastéropode qui est bâtie chez tous les gastéropodes de la même manière pendant le développement : un tube qui s'allonge en longueur et en diamètre et souvent se tord sur lui-même (l'auteur ne considère pas cette modalité). La variation intra-populationnelle dans les deux autres caractères est déviée dans une direction indiquant un biais malgré une distance égale par rapport à la moyenne de la population, étant le résultat de la sélection et de la dérive.

La direction du changement évolutionniste au niveau phénotypique pourrait être aussi bien le produit de la dynamique du développement intra-individuel que de la dynamique de la sélection naturelle intra-population.

Dérive, réaction aux normes et sélection interne.

Il y a beaucoup de liens entre le concept de dérive développementale et les autres idées évo-dévo.

Souvent les facteurs environnementaux affectent aussi la voie ontogénétique, de manière plus ou moins marquée, de sorte que le "phénomène" produit par un génome donné sera plastique, en ce sens qu'il variera dans les différents environnements. Les modalités d'une telle variation, lorsqu'on les place comme valeur d'un caractère phénotypique contre une variable environnementale, constituent les réactions développementales aux normes, (Schlichting et Piglicucci 1998). Les réactions développementales aux normes seraient

supposées être sujettes à la dérive développementale, tout comme elles sont sujettes à la sélection.

Comme Arthur (2001) s'est focalisé ici, sur des biais dans la production d'ontogènes variantes, il a exclu de la contrainte les cas dans lesquels les variants surviennent mais sont contre-sélectionnés pendant l'ontogénèse précoce à cause de raisons de fardeau développemental (Riedl 1978) ou de canalisation générative (Wimsitt 1986). C'est ce que certains auteurs appellent contrainte verticale qui peut être en rapport avec certains concepts tels que les plans d'organisation et le stade phylotypique. La pensée qui prévalut est que la conservation à long terme de plans d'organisation particuliers ou de stades ontogénétiques particuliers n'est pas le résultat de la non-production de variants mais est plutôt celle de leur élimination sélective due à une « sélection interne » (Whyte 1965) c'est à dire une sélection agissant précocement dans le développement pour des raisons de coordination interne, ce qui est différent de la sélection externe classique.

1E- NORMES DE REACTION DU DEVELOPPEMENT

Schlichting et Picliucci (1996) proposent le concept de norme réactionnelle développementale (NRD) comme une ossature pour faciliter les connections parmi les différentes théories de l'évolution des phénotypes. « La NRD est la série d'ontogènes qui peuvent être produites par un seul génotype lorsqu'il est exposé à une variation environnementale interne ou externe. Nous proposons que la sélection naturelle opère sur les NRDs. La NRD englobe : 1) les processus qui altèrent le phénotype à travers la trajectoire ontogénique ; 2) la reconnaissance que différents aspects du phénotype sont et doivent être corrélés et 3) la capacité du génotype de produire des phénotypes dans différents environnements ». La définition abrégée de la NRD est : la série complète de trajectoires ontogéniques multivariées qui peuvent être produites par un seul génotype exposé à tous les environnements biologiquement appropriés. Une définition pratique est, par nécessité, quelque peu moins restreinte : la série de trajectoires ontogéniques (multivariées) produites par un génotype (ou une généalogie) en réponse à une variation environnementale survenant naturellement (ou imposée expérimentalement).

Les phénotypes sont le résultat complexe de l'interaction de 3 phénomènes : la plasticité phénotypique (la réponse génétiquement déterminée aux changements environnementaux externes), l'épigénétique (la réponse déterminée aux changements environnementaux internes) et l'allométrie (la manière dont des multitudes de réponses internes et externes sont coordonnées pour former un tout cohérent).

Nous allons envisager les nombreuses facettes de l'évolution phénotypique, puis nous verrons des exemples.

L'évolution phénotypique et ses nombreuses facettes.

Comment les processus évolutifs produisent-ils des changements évolutifs est l'une des tâches les plus complexes qu'ont à résoudre les biologistes de l'évolution ?

La synthèse néo-darwinienne est incomplète car elle n'explique pas de manière adéquate le phénomène macro-évolutionniste (ou ne l'explique pas du tout). De plus il y a un désaccord entre la théorie et l'observation de la variation génétique dans les populations naturelles. C'est pourquoi Schlichting et Picliucci (1996) suggèrent l'adoption d'une nouvelle perspective pour aller de l'avant dans ce dilemme. L'intégration du développement dans la synthèse a été lent et largement orienté dans une seule direction, la génétique moléculaire alors que le

phénomène épigénétique demeure largement énigmatique. Schlichting et Piciucci (1996) perçoivent une lacune additionnelle : la synthèse a incorporé le contexte écologique de manière inadéquate, d'où ils proposent le concept de norme de réaction développementale (NRD) comme une structure pour faciliter les connections entre les différentes théories de l'évolution des phénotypes. La NRD étant la série d'ontogénies qui peuvent être produites par un seul génotype lorsqu'il est exposé à une variation environnementale interne ou externe, Schlichting et Piciucci (1996) proposent que la sélection naturelle agit sur les NRD (comme opposé à agir sur des traits particuliers). Leur intérêt est l'élucidation des programmes développementaux impliqués dans la transition épigénétique du génotype au phénotype et leur but est de finalement relier ensemble les modalités et les processus de l'évolution. Ces auteurs relient ensemble les approches qu'ils ont rassemblées d'études théoriques et expérimentales sur la génétique, l'ontogénie, la plasticité et l'allométrie de la construction des phénotypes avec l'intention d'accroître la compréhension des processus sous-jacents à l'évolution phénotypique.

Charlesworth (1990) énumère trois classes pour expliquer l'évolution phénotypique adaptative : 1) la version de Darwin/Fisher dans laquelle les adaptations complexes surviennent par l'addition de modifications aux structures existantes ; 2) une perspective Goldschmidtienne dans laquelle une mutation unique produit une série de changements concomitants résultant en un phénotype coordonné fonctionnel ; 3) la perspective de Wright et Haldane qui incorpore un rôle majeur au processus aléatoire de dérive avec la potentialité de déplacer une population à travers une vallée séparant deux pics adaptatifs. Les auteurs pensent que la génétique moderne moléculaire et développementale est en faveur du paradigme de Wright/Haldane d'une interaction extensive gène-gène pour construire l'architecture phénotypique.

Les idées de Fisher sur l'additivité des gènes lui permet de séparer l'effet des gènes en composantes additives et non-additives, la majorité des gènes ayant un effet additif. Wright a une idée divergente de l'action génique. Il était convaincu que non seulement les effets multiples de gènes uniques (pléiotropie) mais aussi les systèmes de gènes interactifs (épistasie) étaient pervasifs. De plus, il croyait que les interactions dépendent des contextes, avec l'effet de tout allèle particulier déterminé par les allèles présents à d'autres loci (Wright, 1931 a, b). L'importance du contexte génétique a été démontrée avec conviction et a évolué

dans la théorie des complexes de gènes coadaptés. Un exemple en est donné sur la Figure 6, ci-dessous, pour le gène *deformed* de la drosophile.

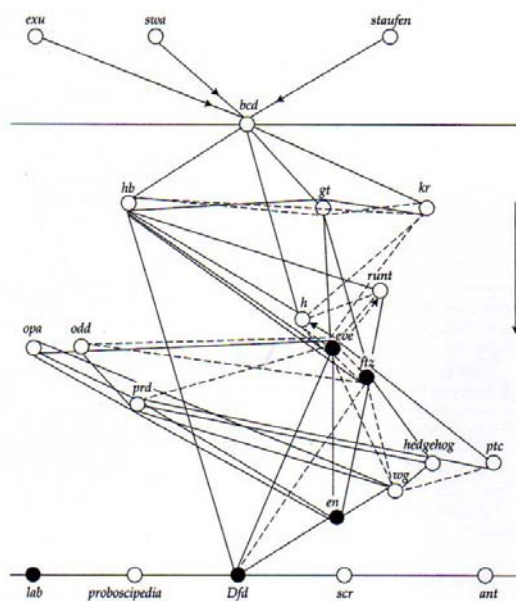


Figure 6. Réseau de gènes interactifs qui régulent, directement ou indirectement, l'expression du gène *Deformed* (*Dfd*) dans le développement du plan d'organisation de la drosophile. La régulation procède du haut vers le bas ; les lignes en pointillés représentent la régulation négative, les lignes solides la régulation positive. Les cercles noirs sont probablement des gènes autorégulateurs. Il existe une variété d'autres gènes, non figurés ici, qui sont également activés ou réprimés par ce réseau (Schlichting et Piciucci, 1996).

Dans le modèle de Fisher l'épistasie est un phénomène statistique alors que Wright utilise le mot dans le sens mécanique d'interaction

vraie entre les produits de différents gènes. La vision de Wright est basée sur l'individu et non sur des populations.

Des progrès remarquables ont été faits dans la compréhension du phénomène micro-évolutionniste dû aux révélations de l'électrophorèse des protéines et de des techniques qui ont suivi ainsi que de la sophistication accrue des modèles génétiques de population et de modèles quantitatifs des processus de l'évolution. Il reste cependant des problèmes non ou partiellement résolus quant à l'évolution phénotypique générale et au changement phénotypique adaptatif en particulier.

Comment relier les modalités observées aux processus sous-jacents ? La biologie mécanique et la méthode comparative peuvent répondre à cette question.

Deux voies majeures de la recherche évolutionniste se sont ouvertes cette dernière décennie : la renaissance moléculaire de la biologie du développement (Akam et al, 1994) et l'inclusion de comparaisons phylogénétiques explicites dans les études écologiques et évolutionnistes (i.e. la méthode comparative). C'est une approche processus - et modalités - orientée. Une troisième voie s'est développée autour des investigations sur la norme de réaction évolutive.

Les questions qui se posent ici sont les suivantes :

- Quelles sont les limites de la variabilité ? C'est-à-dire quel est le rôle des contraintes dans l'évolution phénotypique.

Il y a eu, ici, plus d'études théoriques que pratiques avec deux extrêmes : pas de limites à la variation et à l'évolution, et à l'autre extrémité que des potentialités innées (environnement-dépendantes) qui dictent principalement les alternatives disponibles pour les programmes développementaux. Wagner (1995) et Wagner et Altenberg (1996) distinguent les différences observables entre individus d'une population (e.g. le véritable nombre d'allèles différents à un locus particulier) qu'ils appellent variation de la potentialité ou de la propension qu'un caractère a à changer (e.g. la fréquence et le type de mutations qui peuvent être produits, ou la nouvelle combinaison de gènes qui peuvent être créés par recombinaison) appelé variabilité. Les réponses à court terme à la sélection sont limitées par la variation disponible alors que les changements à long terme dépendent de la variabilité. La variabilité est, en fait, le reflet des contraintes fondamentales génétiques et épigénétiques. Cependant, la question fondamentale demeure. Comment la construction des systèmes de développement limite-t-elle l'expression phénotypique ?

- Comment les phénotypes complexes sont-ils coordonnés ? Ceci concerne l'évolution des systèmes épigénétiques.

Ceci se traduit essentiellement en une question concernant l'évolution de la pleiotropie de l'épistasie, et particulièrement de la régulation génique ce qu'on peut cibler par des données conceptuelles sur comment le couplage des caractères peut-il survenir ?

- Comment les organismes réagissent-ils aux environnements changeants ? C'est l'étude de la variation génétique et de la plasticité phénotypique.

On envisage de plus en plus la plasticité phénotypique comme une facette importante de l'adaptation à des conditions variées. Le vieux modèle (non abandonné maintenant) dans ces études, est que la variation génétique (ou même l'hétérozygotie) et la réponse plastique représentent des moyens alternatifs et mutuellement exclusifs de réaction à la variabilité environnementale. Une idée apparentée est que la plasticité phénotypique agit comme un tampon contre la sélection naturelle, permettant le maintien de la variation génétique. Il y a aussi une 3^{ème} possibilité dans laquelle des descendants différents sont produits dans un

environnement qui change de manière imprévue. Dans ce domaine, les études empiriques sont dépassées en nombre par les approches théoriques.

- Comment de nouveaux phénotypes surviennent-ils ? C'est, ici, la micro-contre la macro-évolution.

Comment tout changement majeur peut-il être intégré dans un système coordonné existant. Les anciennes batailles font toujours rage sur la capacité de la théorie micro-évolutionniste de produire des événements et des modalités macro-évolutionnistes. Le facteur limitant pour comprendre la nouveauté vient du rôle relativement important que le hasard semble jouer dans la production de nouvelles formes.

Le but des auteurs dans ce livre (Schlichting et Picliucci, 1996) est de démontrer l'utilité de la perspective de la NRD pour comprendre le processus de l'évolution phénotypique. Pour ce faire, ils font une revue et une mise à jour pour chacune des trois composantes phénotypiques, l'allométrie et l'ontogénie dans les chapitres 3, 4, et 5. Dans le chapitre 6, ils examinent les contraintes et dans le chapitre 7, ils traitent de comment le phénotype est intégré. Le chapitre 8 traite de l'épigénétique. Le chapitre 9 rassemble tout cela.

Le terme norme de réaction fait référence à la série de phénotypes qui peuvent être produits par un génotype individuel qui est exposé à différentes conditions environnementales. Une norme de réaction peut être plastique ou non, c'est à dire que le phénotype peut soit changer, soit rester fixe en réponse à un changement environnemental. Plasticité signifie toujours norme de réaction mais une norme de réaction n'est pas nécessairement plastique. Les réponses plastiques peuvent quelquefois être spectaculaires, produisant occasionnellement des individus si distincts qu'ils sont classés comme espèces séparées (ou même genres), comme par exemple, les limaces terrestres (Rollo et Shibata 1991) ou l'algue verte *Scenedesmus* (Trainor, 1995) (de colonies à 4 cellules à colonies à une seule cellule, avec des variations de forme et de taille, et avec la présence et la longueur et le nombre d'épines).

Les réponses plastiques à l'environnement ont 4 attributs : la quantité (nombreuse/petite), la modalité et la forme de la réponse (augmentation monotone/diminution ou courbes plus complexes), la rapidité qui a trait à la vitesse de la réponse (changement physiologiques rares ou lents), la réversibilité (capacité à passer par des stades alternatifs, par exemple la fréquence de la photosynthèse des feuilles est réversible lorsque la forme de l'est pas). Le concept des NRD englobe ces attributs plus un cinquième élément, la compétence du système développemental à répondre à un temps particulier. Par exemple, *Arabidopsis thaliana* accélère son temps de floraison dans des conditions de journées longues seulement à certains stades du développement qui sont déterminés par un rapport entre les effets des récepteurs rouge/rouge lointain (phytochromes A et B) et le récepteur à la lumière bleue (Mozley et Thomas 1995).

Chacun de ces 5 éléments peut être modifié par la sélection.

La canalisation est la stabilité d'une trajectoire développementale particulière en présence de changements environnementaux aléatoires, mais non persistants et prévisibles. Par conséquent, une norme de réaction peut être canalisée (i.e. étant donné certaines conditions environnementales, un programme de développement donnera pratiquement toujours le même phénotype, bien qu'étant plastique). La canalisation peut être considérée comme un processus aboutissant à l'homéostasie micro-environnementale. Canalisation, plasticité, homéostasie ne sont pas des phénomènes du niveau population, mais du niveau génotype individuel.

La vision contemporaine de l'allométrie a été développée par Huxley (1924, 1932) en référence à la croissance proportionnelle d'un caractère par rapport à un second caractère ou d'une certaine mensuration de tout un organe/taille du corps. Pour Huxley, l'allométrie fait référence spécifiquement à des phénomènes dans lesquels la vitesse de la croissance d'un caractère n'égale pas la vitesse de croissance d'un deuxième caractère, résultant en un changement de la forme. Ceci est opposé à l'isométrie dans laquelle deux caractères augmentent de taille avec exactement la même vitesse.

L'allométrie a été étudiée le plus souvent dans une perspective statique qui examine les relations entre deux caractères morphologiques à un stade de vie particulier. D'autres analyses ont examiné les allométries ontogénétiques (le même caractère à différents stades) et évolutionnistes (le même caractère dans différents taxa). Schlichting et Pielou (1996) proposent que l'allométrie plastique (le même caractère dans deux environnements ou la plasticité de coefficients standard d'allométrie) constitue une quatrième et aussi importante catégorie.

Dans une certaine mesure, ces quatre classes pures représentent des niveaux hiérarchiques distincts qui ont peu ou pas du tout de relations statistiques. Cependant, ces niveaux peuvent être combinés par exemple, en comparant les corrélations ou les matrices de caractères mesurés à deux stades du développement de deux espèces ou de deux environnements.

La perspective NRD amène à considérer un concept plus large d' "allométrie" qui comprend la covariation entre toute paire ou suite de caractères phénotypiques. Cette suggestion vient de la perception des auteurs de l'importance de l'intégration de facettes variées du phénotype pour assurer des changements coordonnés pendant le développement.

Ces causes mécaniques du caractère covariation peuvent être trouvées dans le phénomène génétique affectant les NRD tel que pléiotropie, liaison et épistasie. Les coefficients d'allométrie répondent clairement à la sélection, démontrant par là, l'existence de variation génétique additive pour les corrélations de caractères. D'un autre côté, il y a également des exemples de stabilité de l'allométrie en présence de sélection des caractères composants.

Les relations allométriques sont altérées pendant l'ontogénie et par l'environnement. Selon Schlichting et Pielou (1996), il y a des preuves en nombre croissant en faveur de la présence et de l'importance de la plasticité des corrélations de caractères. Les deux types d'altération vont résulter dans des changements de cibles de la sélection et dans le potentiel de la réponse à la sélection.

Des exemples d'investigations sur les effets de l'environnement sur les relations entre caractères pour les plantes et les animaux incluent quelques réponses adaptatives plausibles. Cependant, peu ou pas d'études ont spécifiquement testé les avantages sur la capacité reproductive des réponses allométriques plastiques.

L'étude du développement et du phénomène d'hétérochronie, en particulier, a une longue histoire datant d'avant les concepts évolutionnistes et qui a continué indépendamment des avancées de la théorie de l'évolution à travers la synthèse moderne néo-darwinienne. Les trajectoires ontogénétiques et leurs différences sont typiquement examinées selon une des deux perspectives, ou bien hétérochronie ou bien modèles séquentiels. Les deux ont été identifiées empiriquement dans beaucoup de cas et tous deux sont perçus comme importants dans les contextes écologiques et évolutionnistes. L'hétérochronie peut être décrite en termes de 3 paramètres fondamentaux qui délimitent tout segment particulier d'une courbe ontogénétique : le début, la fin et la vitesse de croissance. Ceci résulte de 6 types

fondamentaux qui correspondent à des augmentations ou à des diminutions de la valeur de chacun des trois paramètres ci-dessus. Trois types d'hétérochronie produisent des phénotypes paedomorphiques (juvéniles) et trois des phénotypes peramorphiques. Des études de la génétique (isolement des mutants) et des bases moléculaires de l'hétérochronie ont fait d'étonnants progrès ces récentes années. Nous les envisagerons plus loin.

Les modèles séquentiels examinent l'ontogenèse avec la perspective de changements des stades développementaux, par exemple, additions, délétions et nouvelles substitutions. Cette perspective est particulièrement utile lorsque de nouveaux stades développementaux surviennent.

D'autres mécanismes peuvent être responsables d'importantes altérations des trajectoires développementales. L'hétérotopie, l'expression spatiale différentielle des gènes, peut être aussi importante que l'hétérochronie, mais elle est plus difficile à démontrer et à étudier en détail. D'importantes classes de gènes régulateurs, comme les gènes homéotiques, peuvent être interprétés comme étant ou bien hétérochroniques ou bien hétérotopiques, dépendant de la situation spécifiques. Des changements des plans de clivage, des mouvements cellulaires et des récepteurs et transducteurs de signaux peuvent également avoir des effets majeurs sur le changement développemental.

L'homologie est un concept fondamental et hautement controversé. Schlichting et Picliucci (1996) préfèrent la définition de van Valen qui dit maintien de l'information à travers le temps évolutif. Cependant, la continuité de cette information ne nécessite pas d'être génétique étant donné, par exemple, l'existence de phénomène comme le piratage génétique (de nouveaux gènes cooptés pour contrôler un processus développemental auparavant indépendant).

Des combinaisons complexes des différentes formes de changement développemental sont, sans doute, survenues pour produire la diversité des organismes vivants.

Les trajectoires développementales peuvent être affectées par l'environnement et les relations entre développement et plasticité adaptative peuvent être complexes. Des phénomènes comme la contingence ontogénétique (lorsque des décisions développementales antérieures restreignent la flexibilité à des stades ultérieurs) ou des histoires de vie état-dépendantes (importance de l'influence du status physiologique précédent de l'organisme sur l'histoire de vie observée maintenant) peuvent expliquer l'existence de limites à la plasticité adaptative (au delà de celles imposées par la diminution de la variation génétique).

Les limites et les voies préférentielles qui ont été surimposées à l'action de la sélection, sont collectivement connues comme contraintes. Malheureusement, tellement de formes différentes de contraintes ont été évoquées que le terme a perdu sa signification. Selon les structuralistes, les propriétés innées des processus morphogénétiques limitent sévèrement les formes que l'organisme peut produire, à cause des propriétés d'organisation propres du système développemental. L'extension des concepts de propriétés innées et d'organisation propre, conduit à une diminution substantielle des rôles des gènes et, finalement, du rôle de la sélection naturelle pour entretenir la diversité phénotypique. Schlichting et Picliucci (1996) pensent que ce sont des arguments extrêmes. Ils séparent explicitement les contraintes issues de limitations génétiques ou épigénétiques de celles qui sont produites par la sélection stabilisante. Ils retiennent contraintes pour les premières, incluant l'absence de variation génétique appropriée, de pléiotropie et d'effets épistatiques. Les autres contraintes (mécanique, fonctionnelle, sélective, écologique et développementale), sont, dans la majorité des cas, dues à la sélection contre des déviations d'un phénotype qui est adapté. Ils font référence à ces contraintes comme des forces sélectives, les regroupant avec leurs analogues déjà acceptées, la sélection directionnelle et perturbatrice. Les contraintes phylogénétiques et

historiques sont certainement de nature génétique, mais la sélection doit être importante ici également.

Cette catégorisation des contraintes est faite pour être claire et pratique. Les processus responsables de "stase" phénotypique sont en cours ; par exemple, des forces de sélection puissantes peuvent éventuellement conduire à une contrainte génétique due à l'érosion de la variabilité génétique ; et la pléiotropie et l'épistasie peuvent également être moulées par la sélection.

La perspective NRD de contrainte prend une vision hiérarchique. Par exemple, les modalités d'invariance qui apparaissent à des niveaux élevés être des contraintes développementales, peuvent être envisagées comme dues au manque de variation génétique appropriée. Cette vision souligne le flux de processus qui produisent les instantanés de caractère statiques que nous observons.

Des modèles nuls sont nécessaires pour servir de base à l'évaluation des rôles relatifs de contrainte et sélection. Les vecteurs des réponses prédites et observées à la sélection peuvent être estimés de différentes manières, par l'expérimentation et les analyses comparatives.

Le concept de coordination de caractère a une longue histoire : la plupart des études empiriques concernant l'évolution phénotypique ont été faites en se concentrant sur un ou peu de caractères du fait de problèmes pratiques pour manipuler de grandes séries de données multivariées. Malgré une longue série d'études, il y a encore des désaccords sur des concepts fondamentaux, comme par exemple sur la définition de ce qui constitue un caractère. Et même si l'on s'accorde sur cela, on est alors confronté au problème de l'homologie des caractères dans les taxa apparentées. Le résultat est comment peut-on étudier le développement de caractères séparés pour gagner en profondeur dans l'évolution des organismes entiers fonctionnels. Comment les organismes sont-ils intégrés ? Les diverses parties d'un organisme doivent être coordonnées (i.e. intégrées) pendant le développement afin de tenir un rôle fonctionnel et ceci dans la variabilité de l'environnement auquel l'individu est soumis.

La génétique quantitative est l'outil conceptuel le plus généralement utilisé pour l'étude de l'intégration phénotypique. On y a ajouté récemment des éléments nouveaux ou bien en y incorporant une information physiologique ou moléculaire, ou bien en approchant le problème de l'intégration phénotypique du point de vue comparatif.

La description des modalités de l'intégration morphologique est faite avec les statistiques classiques multivariées ou au moyen de ce qu'on appelle les "nouvelles" morphométries qui relèvent de l'analyse des changements des positions des caractères principaux, mais les premières sont difficiles à interpréter en termes d'homologie biologique et les secondes s'appliquent strictement à l'analyse de forme et ne peuvent inclure des variables représentant les structures hétérogènes de l'histoire de vie des caractères.

Une composante fondamentale de l'étude de l'intégration phénotypique est la représentation de son aspect développemental. La génétique moléculaire moderne, couplée aux méthodes comparatives, en fait un des terrains croissant le plus rapidement de l'étude de la biologie de l'évolution, mettant en avant des changements complexes des variances génétiques et des covariances durant l'ontogenèse. Ces changements peuvent altérer profondément les trajectoires évolutionnistes futures, dépendant de quand, à quel stade de la vie la sélection va vraiment agir.

Un second point essentiel de l'intégration phénotypique est représenté par sa labilité environnementale. Il y a des preuves évidentes que des corrélations génétiques et

phénotypiques peuvent changer en importance et en signe d'un environnement à l'autre, par conséquent altérant de manière marquée les réponses attendues de la sélection.

Waddington (1942) a défini l'épigénétique comme les interactions causales entre les gènes et leurs produits qui amènent au phénotype donné. Le mot épigénèse a été proposé par Waddington pour maintenir une séparation conceptuelle entre les effets directs et indirects de l'action génique. Les effets indirects jouent un rôle bien plus grand et plus multivarié que le rôle direct biochimique du à l'action des produits géniques. Schlichting et Picliucci (1996) définissent l'épigénétique comme un ensemble de processus qui propagent les caractéristiques phénotypiques à travers le développement. Ces processus dérivent ou bien d'effets indirects de l'action génique (les propriétés émergentes) ou bien de phénomènes non génétiques (e.g. communications cellule-cellule ou hormone-cible).

Un des résultats majeurs de la génétique moléculaire développementale est la découverte et la caractérisation d'une série importante de régulation de commutations tels que les gènes à boîte HOX et MADS. Ils sont hautement conservés chez toutes sortes d'organismes vivants, des animaux, aux plantes et aux bactéries. Les études comparatives d'expression des gènes à homéoboîte ont alimenté les espoirs de comprendre les étapes macro-évolutionnistes et à travers des groupes majeurs d'organismes comme le résultat de l'altération, dans le temps et dans l'espace, de l'expression d'un nombre réduit de gènes régulateurs clés.

Tout n'est pas moléculaire, l'histoire entière est bien plus complexe. Il y a des suites de phénomènes qui, ou bien n'ont pas ou ont peu de chances de ne jamais recevoir une explication entièrement mécanique. Ceci provient en partie de la complexité des interactions gène/gène et épigénétique, et de l'impossibilité de détruire la plupart d'entre elles par mutation sans également tuer l'organisme.

Les processus développementaux et épigénétiques représentent une norme de réaction temporelle étant donné que les cellules répondent à l'environnement interne changeant.

Des modèles théoriques d'évolution dans des environnements hétérogènes prévoient presque toujours l'évolution d'une réponse plastique appropriée à un changement environnemental : si l'adaptation plastique n'est pas possible, d'autres alternatives peuvent être adoptées. L'évolution de la plasticité peut être empêchée par une variété de facteurs collectivement appelés coûts. Parmi eux les plus importants sont les coûts de construction, et également les obstacles tels que la prévision du changement environnemental.

Bien qu'il y ait de nombreux exemples dans lesquels la sélection apparaît opérer sur un ou quelques caractères, il y a plusieurs exemples dans lesquels la pression de sélection s'exerce sur des combinaisons de caractères ou sur des capacités de groupes fonctionnels de caractères. Etant donné que la capacité de reproduction intègre des événements pendant toute la séquence développementale et peut être affectée par des changements dans l'environnement, c'est la NRD elle-même qui est l'objet principal de la sélection sur le phénotype.

La redondance génétique (par duplication génique) a été proposée comme un système pour contrecarrer l'instabilité développementale ou mutationnelle. L'évolution de l'ontogénèse a été examinée et il a été observé que l'évolution de la pluricellularité va résulter dans la création de différents environnements comme de nouvelles couches cellulaires qui sont produites, donnant la possibilité que ces cellules puissent exprimer de nouvelles normes de réaction (Schlichting et Picliucci, 1996).

Le processus du développement, même dans un environnement externe constant, peut être envisagé comme une norme de réaction lui-même avec cellules et tissus formant comme

le résultat de leurs interactions avec des états d'environnement interne produits par eux-mêmes et leurs voisins.

Exemples de NRD

Un exemple de normes réactionnelles est fourni par les travaux de Brakefield et al. (1996) sur les spots oculaires des ailes de papillon.

Les modalités de coloration des animaux sont souvent des adaptations à différents environnements et prédateurs et leur diversité représente une forme importante d'évolution morphologique. Les ailes des papillons sont décorées avec une grande variété de modalités de couleurs qui sont soumises à une forte sélection naturelle et elles peuvent faire l'objet d'études génétiques et développementales. Des analyses nombreuses des lépidoptères monophylétiques indiquent que autour de 15000 espèces ont évolué des modalités d'ailes en environ 100 Ma par modification d'une série commune d'éléments.

Un élément important des ailes de papillon, le "spot" oculaire, survient par l'établissement d'un centre organisateur inducteur (le foyer) à une localisation spécifique de l'aile en développement. La transplantation du foyer peut induire les cellules environnantes à former un "spot" oculaire en un endroit ectopique. Il est proposé que le foyer est une source signalisante pour un morphogène, les niveaux de ce morphogène déterminant la pigmentation des cellules environnantes. Des investigations récentes ont indiqué que des gènes régulateurs, comme *Distal-less* (*Dll*), un gène à homéoboîte, sont exprimés spécifiquement dans les foyers des "spots" oculaires. Ces derniers varient énormément en nombre et en modalités, reflétant la pression de sélection forte, subtile et variable à laquelle les papillons sont soumis. Pour comprendre comment ces modalités sont générées et divergent, les auteurs ont d'abord défini les voies développementales qui régulent la formation des "spots" oculaires. Ensuite, ils ont analysé en détail les bases développementales et génétiques de la plasticité phénotypique de la taille des "spots" oculaires dans les formes saisonnières alternatives et les lignées sélectionnées artificiellement de *Bicyclus anynana* qui démontre une plasticité phénotypique dans laquelle des individus du même génotype développent des phénotypes alternatifs suite à des réponses à l'environnement médiées par des hormones.

Ainsi, Brakefield et al. (1996) envisagent tout d'abord la voie de développement des "spots" oculaires puis le polyphénisme saisonnier avant de conclure.

La voie de développement des "spots" oculaires :

Les modalités de coloration des ailes de papillons sont faites d'un certain nombre d'éléments semi-indépendants. Cette construction modulaire est rendue possible par le fait que les "spots" oculaires et les autres modalités se développent près de sources de signalisation qui organisent les modalités de synthèse pigmentaire à leur voisinage. Elles agissent de la même manière que les inducteurs embryonnaires et émettent des signaux biochimiques qui altèrent le programme développemental des cellules qui les entourent. Le processus est essentiellement local car les signaux ne se répandent pas très loin. Les modalités de développement d'une région à l'autre, par conséquent, ne sont pas couplées avec celles d'autres régions. Si cela est correct, cela implique qu'une portion de ces modalités est capable de répondre à la sélection naturelle sans altérer d'autres portions voisines. On peut ainsi étudier les interactions réciproques du développement et de l'évolution.

Utilisant une combinaison de sondes moléculaires pour les gènes de régulation, un trio de gènes nouvellement découverts, qui affecte le développement des "spots" oculaires et les méthodes classiques de l'embryologie et de la biologie de l'évolution, les auteurs identifient 4 stades dans les voies de développement des "spots" oculaires.

- Au stade 1 de l'aile en développement, Dll est largement exprimé dans toute l'aile.
- Au stade 2, l'expression de Dll est restreinte au foyer des "spots" oculaires, l'action de deux autres gènes, Cyclops et Spotty est nécessaire. Ces deux stades contrôlent le nombre et la position des "spots" oculaires.
- Au stade 3, on a une activation et une expansion limitée du signal focal qui requiert l'action de Bigeye.
- La détermination de la couleur du "spot" oculaire s'effectue au stade 4.
Les stades 3 et 4 contrôlent la taille des "spots" oculaires, leur coloration et le polyphénisme.

Polyphénisme saisonnier :

Les modalités de coloration des ailes d'une espèce étudiée, *Bicyclus anynana*, subissent ce qui est appelé un polyphénisme saisonnier, une sorte de plasticité phénotypique. Le polyphénisme est la capacité d'individus avec des génotypes identiques, de développer deux ou plus phénotypes distincts, alternatifs, en réponse à certains stimuli environnementaux. Lorsque les larves de *B.anynana* sont élevées à des températures élevées (23-27°C), chaudes, les adultes sont des "spots" oculaires plutôt grands et bien visibles et des modalités de coloration hautement contrastées qui sont typiques des papillons qui volent pendant la saison humide. Mais si les larves sont élevées à des températures plus froides (17-20° C), les "spots" oculaires ne se développent pas beaucoup, voire pas du tout et la coloration générale est plus sombre, avec peu de contraste typique de ce qui est rencontré chez les animaux qui volent durant la saison sèche. L'effet de la température est clairement indirect car, comme le démontrent les auteurs, il est possible de sélectionner des souches qui expriment au laboratoire, soit la forme saison-humide, soit la forme saison-sèche, ceci en l'absence d'influences environnementales. D'autres polyphénismes d'insectes sont basés sur des communications dans les voies développementales basées sur l'indication hormonale, ainsi la sélection artificielle a affecté quelque composite de ce mécanisme endocrinien.

L'évolution des "spots" oculaires se fait par des changements aux quatre stades de la séquence développementale. Les auteurs ont démontré que des espèces qui diffèrent par le nombre de "spots" oculaires qu'elles possèdent, divergent dans les stades précoces de la détermination des "spots" oculaires. A l'inverse, la plasticité phénotypique des "spots" oculaires survient par des changements se produisant aux stades tardifs du processus.

En conclusion, la comparaison entre espèces et les expériences de sélection suggèrent que l'évolution des modalités des "spots" oculaires peut survenir rapidement par la modulation de différents stades de cette voie et elle ne demande qu'un ou peu de changement(s) des gènes régulateurs.

2) REUTILISATION DES GENES DU DEVELOPPEMENT DANS L'EVOLUTION

La réutilisation des gènes du développement dans l'évolution peut se faire de quatre manières par la co-optation, par l'exaptation, par les cassettes des gènes du développement et par le paramorphisme.

2A) CO-OPTATION

Un concept central qui émerge d'études comparatives des gènes du développement et de leurs interactions est la co-optation de ces gènes pour des rôles fonctionnels différents lors de la progression de l'évolution. Ceci est essentiellement un concept moléculaire du concept

d'exaptation (Gould,1982, Chipmann,2001) dans lequel une structure ayant évolué pour une raison adaptative est ensuite « exaptée » (ou co-optée) pour quelque autre rôle. Les variations sur ce thème sont : l'idée que les gènes ne sont pas co-optés individuellement mais comme des cassettes interactives, et l'idée que la co-optation accompagne et aide à la formation de nouvelles structures (paramorphisme) plutôt que de survenir après coup pour les raffiner.

L'argument "structure avant processus" qui émerge de la cladistique (voir ci-dessus) est particulièrement important en considérant la possible co-optation des gènes du développement (Arthur, 2000). Par exemple, l'évidente segmentation métamérique est marquée dans 3 groupes taxonomiques de haut niveau : annélides, arthropodes et chordés. On pensait, initialement, que annélides et arthropodes sont des groupes frères (Clark, 1964) et qu'ainsi la segmentation s'était produite deux fois chez un ancêtre commun annelide/arthropode et chez un chordé primitif. Plus récemment, il fut suggéré que le groupe bilateria ancestral (Urbilateria) était segmenté (De Robertis, 1997) et qu'ainsi la segmentation est apparue seulement une fois, bien que cela soit peu probable, étant donné le grand nombre de pertes secondaires que cela implique dans les phyla non segmentés. Mais avec la reconnaissance du groupe superphylétique *Ecdysozoa* et *Lophotrochozoa* (Aguinaldo, 1997) en plus de Deutérostome, on pense généralement maintenant que la segmentation survient en trois occasions séparées. Si cela est vrai, pourquoi la machinerie développementale génétique sous-jacente à la segmentation est-elle présente chez deux ou chez tous les trois phyla métamériques ? Par exemple, pourquoi y a-t-il une expression segmentairement réitérée d'un homologue de engrailed chez certains chordés (Holland,1997), ressemblant - du moins en termes généraux - aux modalités qui sont bien connues chez les arthropodes (Patel,1994). Cela est-il un cas indépendant de co-optation ?

Avant de répondre à cette question, il est bon de noter la situation parallèle dans la formation du membre. On ne considère pas les membres des arthropodes et des vertébrés comme homologues, bien que la formation des deux soit caractérisée par l'expression de Distal-less (Dll) dans la future extrémité du membre. Et, bien sûr, des excroissances clairement homologues chez d'autres animaux, comme par exemple, les tubes pieds des échinodermes, sont également caractérisés par une expression Dll. Ainsi, à nouveau, est-ce que cela représente une co-optation de gènes homologues du développement pour des rôles topographiques similaires dans des lignées évolutives différentes ? Une telle co-optation n'est-elle pas plutôt improbable ?

Une possibilité qui se répand (Abouheif et al.1997 ; Panganiban et al.1997) est que les gènes concernés auraient pu avoir une fonction chez un ancêtre commun qui était du même type général que ce que l'on observe actuellement, mais dans un contexte développemental différent. Par exemple, chez un ancêtre bilateria qui n'avait ni segments, ni jambes, il aurait pu néanmoins avoir subdivision de quelque partie interne du corps (engrailed) ou de quelque excroissance rudimentaire (Distal-less). Si, suivant quelque divergence subséquente de lignée, deux ou plus espèces descendantes deviennent segmentées indépendamment, ou développent des membres indépendamment, la façon la plus facile de faire cela peut être d'utiliser un système de développement déjà existant.

Ceci est peu probable avec un gène étant co-opté à un moment de la fonction originelle à la nouvelle fonction. Pourquoi conserver l'utilisation de engrailed dans la segmentation de Distal-less dans l'excroissance des membres. Ce qui importe n'est pas que les produits de ces gènes et de leurs contrôleurs en amont aient des rôles gène-régulateurs, mais plutôt la spécificité de ces rôles. Si un gène dont le produit agit en un point particulier d'une cascade interactive peut être exprimé en un endroit ectopique, alors toute la cassette en aval de ce gène peut être exprimée également dans la nouvelle localisation. Il est à noter que engrailed et Distal-less sont tous deux très loin en aval dans leurs voies respectives, si bien que leur

activations dans des localisations nouvelles peut être seulement comme une conséquence d'aval de l'activation ectopique de leurs contrôleurs en amont (Arthur, 2002).

Ces arguments ont été appliqués à un stade ultérieur pour les membres. Il a été argumenté que la formation initiale de proto-membres dans une lignée originellement sans membres n'est pas quelque chose qui surviendra de manière isolée, avant la co-optation d'une cassette de gènes inducteurs d'excroissance. Mais plutôt, ces phénomènes surviennent ensemble (Minelli, 2000) avec le résultat que les membres peuvent être considérés comme un "axe paramorphe" ce qui est, à une échelle inférieure et simplifié (par exemple, dépourvu d'endoderme) une version de l'axe principal corporel antéro-postérieur.

La question-clé maintenant devient : quelle sorte de mutation cause l'expression ectopique initiale des cassettes des gènes du développement dans des modalités spatio-temporelles qui amèneront quelque possibilité d'une amélioration fonctionnelle et qui ainsi, auront la faveur de la sélection ? Bien que nous ne puissions pas répondre actuellement à cette question, il est intéressant de considérer un lien possible avec les biais du développement. Le meilleur moyen est de comparer l'initiation évolutive de la formation du membre avec un cas alternatif d'évolution développementale souvent étudié par les généticiens quantitatifs et les écologistes de l'évolution, à savoir l'évolution de la taille du corps. Il y a deux différences importantes entre ces deux systèmes. L'augmentation ou la diminution de la taille du corps est plutôt un changement généralisé et il y a presque toujours une variation héritée dans une population, autour de la taille moyenne. Mais l'activation ectopique de cassettes entières des gènes du développement est à la fois plus spécifique et il est beaucoup moins probable qu'elle soit basée sur une variation intra-populationnelle survenant en routine. Ces deux caractères font qu'il est beaucoup plus probable que les biais du développement ont un rôle ici. Bien sûr, on peut extrapoler à partir de cette comparaison et dire que les biais du développement ont plus probablement un rôle important lorsque des innovations majeures du développement prennent place (Arthur, 2002).

Origines intra-spécifiques.

Bien que la biologie évo-dévo concerne des comparaisons à grand échelle, souvent entre des classes et des phyla, il est probable que, en définitive, tous les changements évolutifs débutent comme des variations intra-spécifiques, qu'ils soient présents en routine, comme dans le cas de la taille du corps, ou exceptionnel, comme dans le cas de l'origine des membres. Cette variation survient dans des populations particulières, vivants dans des environnements particuliers. Ainsi est-il désirable d'examiner la variation intra-spécifique dans les mêmes gènes, les mêmes ontogénies ou les mêmes phénotypes. Les travaux dans ce domaine sont plutôt limités. Néanmoins, on peut distinguer deux approches différentes. La première est de prendre un modèle évo-dévo classique et de lui ajouter une dimension population. La seconde est de prendre un modèle évo-dévo génétique, écologique classique et de lui ajouter une dimension développement. On peut en prendre des exemples (Arthur, 2002).

La segmentation fournit un bel exemple pour la première approche. Une importante découverte ici, est que un des gènes Hox déterminant l'identité segmentaire, Ultrabithorax, (Ulb) démontre une variation intra-spécifique, sous la forme d'un polymorphisme dans les populations non consanguines de *Drosophila melanogaster*. Ceci est relié à un rôle possible d'Ulb dans l'évolution des différences morphologiques entre espèces congénérique (*D. melanogaster* et *D. simulans*). Egalement en relation avec les gènes déterminant le nombre des segments plutôt que leur identité, quelques groupes d'arthropodes ont une variation intra-spécifique du nombre de segments, basés sur des nombres différents de l'expression des stries de engrailed, en fait apparue par la variation des gènes en amont. Dans

un cas (le centipède *Strigania maritima*), des études comparatives de populations vivant à des latitudes différentes, révèlent un cline, et par conséquent suggèrent l'action de la sélection.

Une variation survenant naturellement dans un gène du développement des plantes fournit un autre exemple de cette approche populationnelle évo-dévo. Des populations d'*Arabidopsis thaliana* ont une variation moléculaire considérable, un locus CAULIFLOWER qui code pour un facteur de transcription (de la famille de la boîte MAD), (Ng et Yanofsky, 2001) qui contrôle le développement des meristèmes inflorescents (Purugganan et Suddith, 1998). Les modalités de la variation suggèrent l'action de la sélection naturelle. Aussi, il apparaît que la sélection artificielle utilisée par les fermiers pour produire les variétés domestiques de *Brassica oleracea* (choux fleur et brocoli) produit des changements au locus CAULIFLOWER et probablement également à d'autres loci.

La pigmentation des ailes de papillon, comme nous l'avons vu plus haut, fournit un bon système pour l'approche génétique écologique évo-dévo. Les études initiales (par exemple sur le camouflage) (Turner, 1977) avaient des dimensions à la fois écologiques et de génétique de transmission, mais manquaient d'information sur les mécanismes développementaux. Des études récentes des 'spots' oculaires des ailes chez le papillon *Bicyclus anynana* ont ajouté cette dimension manquante, un résultat notable de ces études est que le gène *Distal-less*, impliqué dans la formation des membres, est également impliqué dans la survenue des "spots" oculaires". Des expériences de sélection révèlent que ce système est modifiable et il apparaît comme si le concept de la cassette s'appliquait ici, avec modifications des modalités d'expression des gènes interactifs.

Un exemple de co-optation

Selon Tabin et al. (1999) l'un des impacts les plus importants de la dernière décennie de recherche en biologie du développement a été la réalisation qu'un grand nombre de processus analogues chez la drosophile et les animaux modèles vertébrés sont régulés par des gènes homologues. Par exemple, dans les deux groupes, les gènes homéotiques spécifient les différences de position le long de l'axe antéro-postérieur du corps, Pax-6 joue un rôle essentiel dans le développement de l'œil, et tinman/Nkx 2.5 est nécessaire pour le développement du cœur, etc. Ces parallèles développementaux fournissent une source entièrement nouvelle de données comparatives pour formuler et tester des hypothèses sur les modalités et les processus de l'évolution morphologique. En particulier, des idées bien ancrées sur les origines et l'évolution des structures anatomiques différentes sont réexaminées avec une lumière nouvelle. Il en est ainsi du développement des membres des arthropodes. Puisque des taxa phylogénétiquement intermédiaires ne possèdent pas de structures comparables, les appendices des vertébrés et des insectes ne sont pas homologues ni dans un sens historique, ni dans un sens morphologique. L'interprétation de ces structures morphologiquement divergentes est très importante pour comprendre leur origine et leur évolution. Une approche intégrative de nouvelles méthodes comparatives aussi bien développementales qu'historiques qui reconnaissent les homologies à tout niveau, (gènes, origines embryonnaires, structures morphologiques) est nécessaire pour expliquer les relations entre structures). Comme des taxa phylogénétiquement intermédiaires ne possèdent pas de structures comparables, les appendices des vertébrés et des insectes ne sont pas homologues dans tout sens historique ou morphologique. Pourtant, il y a des similarités développementales entre eux, certains d'entre eux étant partagés avec les appendices d'animaux, d'autres phyla. Il faut comparer des méthodes qui reconnaissent les homologies à différents niveaux d'organisation biologique (gènes, origines embryonnaires, structures morphologiques) pour expliquer les relations entre structures.

Tabin et al. (1999) décrivent une série hiérarchique de critères génétique, anatomique, embryologique et phylogénétique, pour reconnaître les relations évolutives potentielles parmi les structures. Ceci est appliqué à l'analyse de l'évolution des appendices pour élucider si les parallèles génétiques observés reflètent homologie, usage convergent, ou co-optation indépendante et coïncidentale des mêmes gènes individuels. « Nous argumentons que le nombre, le type et la distribution phylogénétique de similarités génétiques suggèrent que les circuits génétiques dans les appendices qui ont subi une extinction ont formé quelque excroissance de la paroi du corps chez un ancêtre commun d'un phyla porteur d'appendices ».

Pour ce faire, Tabin et al. (1999) envisagent tout d'abord les critères pour l'étude des relations entre structures, puis l'évolution des appendices

Quels sont les critères pour étudier les relations entre structures ?

L'explosion rapide des informations concernant les différents types de gènes, de voies de signalisation, de modalités d'expression de gène spatialement régulés et de hiérarchies régulatrices qui gouvernent le développement des cellules, des tissus, des organes et des embryons chez une grande variété d'animaux, a procuré un nouveau cadre pour l'embryologie comparative.

Les niveaux de similarité génétique dans les structures opérationnelles développementales sont multiples:

- Les gènes : les gènes sont-ils homologues ? s'ils sont présents sont-ils orthologues (un même gène qui a divergé par spéciation) ou paralogues (des gènes dérivés de duplication).

La conservation d'un gène ne nécessite pas la conservation de la fonction. De plus on connaît des cascades où des structures homologues déploient différents paralogues.

- Les réseaux : les réseaux impliquent des ligands, des récepteurs et des molécules de transduction intracellulaire qui portent des signaux pour les gènes cibles dans le noyau. Il y a une importante conservation des réseaux de transduction de signal de telle sorte que la conservation de l'usage d'un ligand nécessitera presque toujours la conservation de l'usage des mêmes récepteurs et transducteurs.

- Le déploiement spatio-temporel : la plupart des nouvelles données émergent au plan de l'expression des gènes chez les animaux en développement. Lorsque des gènes homologues sont déployés dans des voies similaires, dans des structures ou processus qui assurent des fonctions similaires, il s'agit d'une preuve positive pour des relations potentielles des mécanismes développementaux en cours. De plus, s'il y a une géométrie spatiale conservée, il y a un niveau potentiel additionnel de conservation.

- Les circuits régulateurs génétiques : des signaux et leurs gènes cibles, et des facteurs de transcription et leurs gènes cibles, sont reliés par des interactions régulatrices qui peuvent évoluer indépendamment. Ainsi, lorsque des interactions régulatrices dans les deux mêmes ou plus, composantes sont présentes dans deux structures, ceci représente potentiellement un niveau de conservation qui peut ne pas être apparent morphologiquement.

De même, alors que des facteurs de transcription individuels sont souvent exprimés à plus d'un site chez l'animal en développement, la régulation des mêmes gènes cibles des sites comparables chez des animaux différents pourrait être une indication très significative de la conservation de mécanismes développementaux.

- Les similarités anatomiques et embryologiques : le détail des caractères morphologiques, la position des structures des caractères, et leur origine embryologique sont

tous des moyens établis d'évaluer les relations entre structures. Cela a servi habituellement à identifier à la fois les homologues historiques et les structures homologues sériées.

- La distribution phylogénétique des structures et des similarités génétiques : les similarités dans les mécanismes génétiques et les structures identifiées par les critères décrits ci-dessus doivent être considérées dans un contexte phylogénétique.

L'évolution des appendices

L'évolution des appendices est appréhendée en étudiant en premier lieu les explications possibles pour les similarités du développement des membres entre les arthropodes et les vertébrés, puis les similarités entre la formation des membres chez les arthropodes et chez les vertébrés et, pour finir, les structures paralogues – continuité de l'information génétique, discontinuité de la forme.

Quelles sont les explications possibles pour les similarités du développement des membres entre les arthropodes et les vertébrés ?

Il y a, au sens général, quatre classes possibles d'explication :

1) La formation des membres des vertébrés et des arthropodes est régulée par des séries de gènes similaires car les deux types de membres ont évolué à partir d'un appendice ancestral commun. Ceci peut être exclu.

2) Il est toutefois possible que la série de gènes utilisés pour former les appendices fût liée dans un réseau à 3 dimensions dans la formation d'une structure distincte présente chez l'ancêtre commun des vertébrés et des insectes. Cette structure, une sorte d'excroissance de la paroi du corps, n'était pas homologue aux appendices modernes dans aucun des groupes, mais le réseau génétique qui forme cette excroissance était coopté pour former les appendices étant donné qu'ils ont évolué indépendamment.

3) Alternativement, il n'y aurait pas eu cette excroissance précoce. Plutôt, les appendices modernes pourraient avoir été formés par un nombre de séries de gènes liés ensemble, mais utilisés pour des buts et structures différentes chez l'organisme ancestral. L'utilisation de ces mêmes cassettes de gènes pour former les mêmes axes dans les appendices des insectes et des vertébrés, serait convergente et coïncidentale.

4) Il n'y aurait pas eu cooptation de cassettes génétiques significatives dans l'évolution des appendices des animaux. A la fois dans les lignées d'invertébrés et dans celles de vertébrés, les gènes auraient été recrutés individuellement (avec leurs partenaires tels que ligands et récepteurs) dans des étapes évolutionnistes indépendantes comme la formation des appendices évoluait. Dans ce modèle, les parallèles entre les appendices des insectes et des vertébrés sont pure coïncidence.

Les similarités entre la formation des membres chez les arthropodes et chez les vertébrés sont les suivantes :

- Dll/Dlx : l'un des parallèles les plus importants entre le développement des ailes de drosophile et de poulet, est l'expression du facteur de transcription à homéodomaine Distal-less (Dll ; Dlx chez les vertébrés) à l'extrémité distale de chaque appendice en développement. On retrouve ceci également chez d'autres taxa : les ampullae et les siphons des tunicates, les parapodia des annélidés, les lobopodia des onychophora. L'expression du même facteur de transcription spécifiquement dans les cellules distales des appendices dans 6 phyla distincts représenterait une convergence vraiment remarquable. L'explication la plus parcimonieuse est que le gène Dll/Dlx était déjà impliqué dans la régulation de l'excroissance

de la paroi du corps chez un ancêtre commun de ces taxa. Ceci fournit un mécanisme simple par lequel des excroissances additionnelles auraient pu être générées à partir de la paroi du corps.

- Sonic hedgehog/hedgehog (Shh) et les protéines de la morphogénèse osseuse (bmp)/decapentaplegic (dpp) : le signal organisateur clé de l'axe antéro-postérieur de l'aile de poulet est Shh dont l'expression est localisée à la marge postérieure du bourgeon de membre. Une partie au moins de l'activité de Shh est attribuée à des signaux secondaires tels que BMP-2.

L'axe antéro-postérieur de l'aile de la drosophile est établi par une voie remarquablement similaire par hedgehog qui induit un signal secondaire de la famille BMP appelé dpp.

Ces parallèles sont remarquables. Cependant, une différence clé est que l'aile de la drosophile est une structure ectodermique, alors que l'appendice des vertébrés, par contraste, consiste en composantes à la fois ectodermiques et mésodermiques et Shh et BMP sont exprimés dans le mésoderme postérieur. Ainsi, si les systèmes de signalisation avaient originellement été utilisés dans une structure ectodermique présente chez l'ancêtre arthropode/vertébré, la production de Shh aurait dû secondairement être remplacée par le mésoderme étant donné que les appendices ont évolué.

- Lmx-1/apterous : il y a aussi des parallèles dans la formation de l'axe dorso-ventral des vertébrés et les ailes des arthropodes. Dans le bourgeon de membre des vertèbres, il y a un facteur de transcription LIM-homéodomaine qui spécifie la région dorsale. Chez la drosophile, une protéine apparentée LIM-homéodomaine Apterous, est exprimée également dans le compartiment dorsal du disque et est suffisante pour spécifier le modelage dorsal de l'aile.

- Radical fringe/fringe, Notch et Serrate : la croissance et le modelage de l'axe proximo-distal de l'appendice des vertébrés est conduit par un groupe de cellules ectodermiques appelées crête apicale ectodermique (CAE) qui se forme à la limite de ce que seront les faces dorsale et ventrale. La CAE est établie sous l'influence d'un gène qui code un facteur sécrété appelé Radical fringe (R-fng) exprimé dans la moitié dorsale de l'aile avant la formation de la CAE. Fng agit en modulant le signal N. Par l'action de R-fng, un N-ligand serrate-2 (Ser2) est induit à la frontière dorso-ventrale et la CAE se forme. La croissance de l'aile de la drosophile est conduite de manière similaire sous l'action du gène fng dont l'effecteur de l'activité en aval est Ser.

- Wnt 3a wingless : la CAE provoque la croissance des membres des vertébrés en produisant des transcrits de la famille des facteurs fibroblastiques de croissance (FGF) qui agissent comme signaux sur le mésoderme sous-jacent. Ce signalement inducteur est nécessaire car chez les vertébrés, contrairement aux appendices des arthropodes, il doit y avoir coordination du modelage du mésoderme avec l'ectoderme. Dans l'ectoderme, l'expression de FGF est induite par l'expression d'un autre facteur sécrété Wnt 3a. Les gènes exprimés dans la croissance du mésoderme distal appelé zone de progrès, sont induits indirectement par Wnt 3 via l'induction ectodermique FGF4/8.

Chez la drosophile, la croissance de l'aile est également produite par un membre de la famille du gène Wnt, Wingless (Wg) qui est nécessaire pour la croissance distale de l'aile en formation.

- Axes des membres de vertébrés versus arthropodes : ce qui est remarquable en ce qui concerne les comparaisons entre les systèmes de signalisation qui modèlent les ailes d'insectes et de poulets, est non seulement que des gènes apparentés sont utilisés, mais qu'ils sont utilisés pour les mêmes axes orthogonaux dans les deux cas : Sh/hh et BMP/dpp pour l'axe antéro-postérieur ; Lmx-1/apterous pour l'axe dorso-ventral ; l'expression dorsale de R-fng définissant un centre organisateur à la bordure dorso-ventrale qui modèle l'axe proximo-distal ; l'expression de Wnt 3a/wg à cette limite produisant la croissance distale ; et l'expression de Dlx/dll dans la partie distale de ces excroissances. Le parallèle dans l'organisation de ces mécanismes de modelage suggère la possibilité qu'ils ont, bien sûr, été recrutés pour l'évolution des appendices à la fois des vertébrés et des invertébrés, comme un système de modelage intégré à trois dimensions plutôt que comme des gènes indépendants.

Pour Tabin et al. (1999) « cette géométrie conservée semblerait être en désaccord avec l'idée pour laquelle il y a des preuves moléculaires (Holley et al, 1995) que l'axe dorso-ventral est inversé chez les arthropodes par rapport aux chordés. Cependant, on sait que les appendices pairs des vertébrés ont évolué après l'inversion dorso-ventrale des axes du corps, si bien que, si un système tridimensionnel de modelage des appendices a été recruté après cette époque, on ne pouvait pas prévoir s'il aurait été établi dans une orientation ou dans une autre par rapport à l'axe dorso-ventral du corps.

Comment expliquer les structures paralogues, la continuité de l'information génétique, et la discontinuité de la forme ?

Comme décrit ci-dessus, il y a 4 explications possibles pour d'apparentes similarités entre les structures en développement : 1) homologie (dérivés d'une structure commune ancestrale) ; 2) redéploiement d'un programme génétique développemental existant dans une nouvelle localisation ; 3) redéploiement de cassettes génétiques qui sont des sous-séries de programmes développementaux existants ; 4) convergence. Dans le 2^{ème} et le 3^{ème} cas, il y aurait continuité de l'information génétique qui régule le développement de structures similaires, sans continuité évolutive dans les structures elles-mêmes ».

Le scénario qui a la faveur de Tabin et al(1999) est qu'un ancêtre ancien des tétrapodes et des arthropodes avait des appendices primitifs, peut être des antennes, dont la formation était sous le contrôle d'un réseau de gènes incluant Dll/Dlx, Shh/hh, BMP/dpp et R-fng/fng. « Notre point de vue est basé sur l'observation que la constellation de gènes utilisés dans le développement des appendices est uniquement lié aux excroissances en développement malgré le fait que chacun de ces gènes est utilisé durant le développement d'autres types de tissus et de structures. Nous proposons que, dans la lignée protostome, qui, éventuellement, donne naissance aux arthropodes, un appendice dont le développement était sous contrôle de ce réseau ait existé de manière continue. En faveur de cette idée est que beaucoup de protostomes ont des antennes. Cependant, dans la lignée deutérostome qui donna naissance aux tétrapodes chordés, échinoderme et ascidiens, il y avait probablement des formes intermédiaires sans appendices. Néanmoins, les gènes nécessaires pour former des excroissances ont été retenus, de même que les séquences régulatrices. Par conséquent, il aurait été possible d'évoluer de nouveaux appendices en des sites nouveaux, en réactivant le programme génétique développemental qui régule leur formation. Ainsi, le développement du tube pied des échinodermes, de l'ampoule des ascidiens et des membres des vertébrés opèrent via des programmes similaires i.e. ils représentent la continuité dans l'information génétique, sans que ces structures soient vraiment homologues.

Ainsi, où le programme excroissance a-t-il été activé en premier dans la lignée des chordés ? Et quand a-t-il été ensuite modifié avant le développement des membres ? Une réponse possible sont les arcs branchiaux. Plusieurs gènes de modelage des membres sont

exprimés dans les arcs branchiaux (Shh, Dlx-1, Dlx-2, BMP2, FGF-4, Gsc, R-fng) et les arcs branchiaux sont des précurseurs des nageoires dans les archives fossiles des chordés (Gerhart et Kirschner, 1997).

En accord avec cette idée est l'observation que, chez les vertébrés, les gènes Dlx-1 et Dlx-2 sont nécessaires pour le développement des arcs branchiaux (Qiu et al, 1995/1997) comme le sont leurs homologues pour le développement des membres chez la drosophile et que Shh et les BMPs sont exprimés dans l'ectoderme des arcs branchiaux, tout comme le sont leurs homologues dans l'ectoderme des membres chez la drosophile ».

Des données additionnelles sont nécessaires pour répondre aux questions posées par Tabin et al. (1999).

2B) EXAPTATION

Toutes les caractéristiques d'un organisme ne sont pas le résultat d'un processus de sélection idéal, bien déterminé. Beaucoup sont le résultat d'évènements aléatoires ou d'interactions et d'échanges entre différentes forces sélectives. L'histoire évolutionniste d'un organisme est un facteur important dans l'apparition de beaucoup de caractères (Chipmann, 2001). Des caractères qui sont survenus par une évolution aléatoire ou neutre, ou à la suite d'une sélection pour une fonction qui n'est plus appropriée, peuvent être utilisés ou co-optés pour d'autres rôles et peuvent former la base pour de nouveaux caractères (Raff, 1996). De tels caractères sont dits pré-adaptés, ou exaptés, pour leur nouveau rôle (Gould et Vrba, 1982). Les concepts d'exaptation et des caractères pré-adaptatifs sont majeurs pour la compréhension de l'évolution, incluant l'évolution du développement. La co-option de gènes existants pour de nouvelles fonctions est un aspect de l'exaptation mais le rôle d'exaptations développementales pour le maintien de l'intégrité des processus développementaux a été largement ignoré.

Gould et Vrba (1982) ont forgé le terme exaptation qu'ils définissent comme « des caractères qui ont évolué pour d'autres usages (ou qui n'ont aucune fonction) et qui sont ensuite co-optés pour leur rôle actuel ».

Exaptation s'oppose à adaptation. Les adaptations sont des caractères bâtis directement pour leur utilisation actuelle. Les caractères cooptés pour une utilisation actuelle suivant une origine pour une fonction différente (ou pour aucune fonction) sont des exaptations selon la proposition de Gould et Vrba (1982), c'est à dire qu'ils sont utiles (*aptus*) comme une conséquence de (*ex*) leur forme. Les adaptations ont des fonctions et les exaptations ont des effets.

Gould et Vrba résumant leurs recommandations ainsi :

Processus	Caractère	Usage
La sélection naturelle forme le caractère pour une utilisation courante – adaptation	Adaptation	Fonction
Un caractère, antérieurement formé par la sélection naturelle pour une fonction particulière – co-optation	Exaptation	Effet
Un caractère dont l'origine ne peut pas être rapporté à l'action directe de la sélection naturelle (une non-aptation), est co-opté pour un usage courant – co-optation	Exaptation	Effet

Gould ajoute (2002) : « Dans un monde idéal... je me battrais pour le schéma complet et ferais campagne pour remplacer "adaptation" par "aptation" comme une description de base (sans implication du mode d'origine) pour les caractères contribuant maintenant au succès pour la descendance. Mais je connais les paris contre des siècles d'utilisation d'un mot... ainsi j'apprends à vivre avec le grand usage traditionnel....

Dans la problématique macroévolutive de la spéciation, on a vu la fréquente apparition, pour des raisons variées (par exemple les conséquences d'hétérochronies), de structures, caractères ou associations de caractères initialement non sélectionnés pour eux-mêmes et en quelque sorte disponibles. Ces organes pourraient alors devenir de nouvelles cibles pour la sélection, et seraient susceptibles de changer de fonctions dans le contexte de nouvelles pressions sélectives. C'est ce que propose le concept d'exaptation, déjà entrevu il y a longtemps en France par Lucien Cuénot. Il y aurait en quelque sorte réutilisation opportuniste par la sélection naturelle d'organes et de structures préexistants qui seraient amenés à changer de fonction dans des contextes écologiques nouveaux.

Notons que le concept d'exaptation est aussi utile en morphologie (problème de l'origine d'un organe) qu'en biologie moléculaire (acquisition de nouvelles fonctions pour un gène après duplication). On retrouve aussi à la base du concept la critique Gouldienne d'un adaptationnisme simpliste, pour lequel les organes associés à une fonction donnée chez les organismes actuels l'ont toujours été au cours de l'évolution. Les pattes sont manifestement faites "pour marcher", les ailes et les plumes "pour voler" : d'où un siècle de scénarios adaptatifs à vocation "explicative" pour chercher à comprendre comment, dès l'origine, ces organes auraient bien pu être sélectionnés dans le cadre de leurs fonctions présentes ! ».

On sait maintenant que les pattes (ou quelque chose d'approchant) existaient déjà chez les "poissons" sarcoptérygiens, que les premiers tétrapodes du Dévonien étaient encore principalement aquatiques, et que les membres pairs n'ont donc été "exaptés" pour la marche sur le sol que secondairement. On sait aussi que des membres antérieurs spécialisés et des plumes (ou quelque chose d'approchant) existaient déjà chez divers dinosaures non volants et n'ont été "exaptés" pour le vol que secondairement. On retrouve donc avec l'exaptation les notions très Gouldiennes d'opportunisme, de réutilisation du disponible par le vivant, au fil des occasions offertes. Gould rejoint ici le "bricolage" cher au généticien François Jacob.

En dehors de ces exemples classiques, d'autres exemples sont rapportés. Ainsi pour l'évolution moléculaire, Weiner et Mazels (1999) rapportent une « découverte remarquable » (p.63) : le domaine carboxy-terminal de la tyrosyl-transferRNA synthétase humaine (l'enzyme qui catalyse la fixation de l'acide aminotyrosine à la molécule (tRNA appropriée pour la synthèse protéique) a une homologie certaine (49 % de similarité de séquence) avec une cytokine qui a une fonction très différente puisqu'elle attire les cellules phagocytaires aux

sites d'apoptose, suggérant au sens large que la « sécrétion de tyrosyl-tRNA synthétase aiderait à détruire la synthèse protéique résiduelle dans la cellule qui se meurt ».

Dans ce cas, l'activité synthétase semble primitive et le rôle "opposé" dans la mort cellulaire secondaire, suivant une duplication génique aboutissant à la molécule "tuée double vie". Weiner et Mazels (1999) considèrent que « l'utilité de l'apoptose prend son origine comme une exaptation recrutée par un effet "accidentel" de l'activité primitive du gène, la libération des protéines de leurs localisations normales dans la cellule aurait été originellement un symptôme de la mort cellulaire, plutôt que sa cause. L'évolution exploite cette libération accidentelle pour bâtir, amplifier et affiner le circuit mortel ».

Smit (1999) utilise exaptation pour décrire des utilisations co-optées d'éléments transposables de multiples répétitions et dispersions. Parlant de la « domestication d'éléments transposables individuels », Smit écrit : « Au cours du temps, les génomes hôtes ont fouillé avec les nouvelles séquences accumulées par transposition et ont recruté de nombreux éléments... ». Smit cite des exemples chez l'homme comme une fascinante exaptation de tous les primates supérieurs « BC200, le seul élément SINE (short interspersed nuclear elements) chez les humains, est un RNA spécifique du cerveau qui fit partie d'un complexe nucléoprotéidique localisé préférentiellement dans les dendrites de tous les primates supérieurs. Il est dérivé probablement 50 millions d'années auparavant d'un Alu monomérique et depuis, il a été sélectivement conservé chez tous les descendants étudiés ».

Gould (2002) dit que « ces concepts de déplacement fonctionnel...vont sûrement avoir leur plus grande application dans le domaine de l'évolution moléculaire, où la redondance fonctionnelle d'usage multiple pour la plupart des produits géniques et la redondance structurelle de duplications et d'éléments rejetés élargit, agrandit le champ du déplacement fonctionnel avec des illustrations plus frappantes, vers l'ubiquité ». Et Gould prend comme exemple les travaux sur les cristallines du cristallin de l'œil. Les cristallines sont des éléments de structure qui constituent 90 % du total des protéines solubles des cristallins de la plupart des vertébrés. Des études moléculaires et génétiques des années 1980 et 1990 ont identifié les cristallines comme étant une série diverse d'enzymes et de protéines exaptées avec des fonctions originelles très différentes, souvent maintenues. Elles ont été divisées en deux groupes : les protéines structurales de stress, alpha et bêta/gamma qui sont trouvées dans les cristallins de la plupart des vertébrés, et les cristallines taxon-spécifiques, hautement différenciées, trouvées dans des lignées plus restreintes et exaptées à partir d'enzymes qui continuent d'opérer à leur manière initiale, ailleurs dans le corps (mais souvent également dans le cristallin).

Les protéines du premier groupe représentent des exaptations, plutôt que des adaptations directes, pour la vision. Les cristallines alpha sont des homologues des protéines de choc thermique de la *Drosophile*. L'un des deux gènes alpha cristalline continue à produire une protéine de choc thermique, alors que l'autre est devenu plus spécialisé pour les fonctions du cristallin, bien qu'il continue aussi à agir comme des chaperones moléculaires. Les bêta/gamma cristallines sont plus lointainement apparentées aux protéines bactériennes "endormies", également inductibles par le choc osmotique et d'autres stresses.

Mais le second groupe de cristallines "taxon-spécifiques" a beaucoup plus de diversité dans ses multiples routes d'exaptation à partir de fonctions antérieures (souvent retenues) comme enzymes. Par exemple, la delta cristalline de poulet est une argino-succinate lyase, l'épsilon cristalline de canard est une lactate déhydrogénase et la cristalline tau de tortue une alpha émolase. Une cristalline enzyme est exprimée à haute concentration dans le cristallin et à un niveau bien inférieur dans d'autres tissus où elle a au moins un rôle non réfractif (Piatigorsky, 1993).

L'exaptation peut ne pas être associée à une duplication génique comme chez le canard dont le génome ne contient qu'un seul gène qui code à la fois pour la cristalline exaptée du cristallin et l'enzyme original : epsilon cristalline (lactate déhydrogénase β) et tau cristalline (alpha-énolase). Dans certains cas, les epsilon cristallines du cristallin retiennent même leur activité enzymatique dans l'œil.

L'exaptation des cristallines peut être associée à une duplication génique comme mécanisme suggéré par Ohno (1970) : quand un gène avec une fonction importante subit une duplication, il va libérer une copie pour une cooptation pour une utilisation différente. Comme exemple d'exaptation associée à une duplication, deux gènes produisent la delta cristalline chez le poulet et chez le canard avec le gène delta 1 spécialisé dans l'expression dans le cristallin et le gène delta 2 produisant la même enzyme, l'argininosuccinate lyase dans les tissus non-cristallins, mais produisant également quelque cristalline du cristallin.

Une probable duplication plus ancienne survient pour l'alpha cristalline présente chez la plupart des vertébrés, avec les gènes alpha A et alpha B résidant sur des chromosomes différents, le gène alpha A s'étant spécialisé dans la production de cristalline du cristallin, mais ayant maintenu quelque activité dans d'autres organes de certaines espèces. Cependant, le gène alpha B a retenu la plupart de sa fonction originelle en produisant une protéine de choc thermique, alors qu'il code également pour une cristalline du cristallin.

Chipman (2001) parle d'un concept d'exaptation développementale qui est basé sur la définition de Gould et Vrba (1982) dans un contexte développemental. Dans ce contexte, les changements de l'environnement interne embryonnaire peuvent être considérés comme des analogues aux changements de l'environnement externe, qui modifie l'état de la sélection de l'organisme. Ainsi, les exaptations développementales sont des caractères du programme développemental qui ont été créés initialement par des événements aléatoires ou en réponse à la sélection pour une fonction spécifique, et qui ensuite, confèrent un avantage sélectif interne dans un nouveau rôle, à la suite d'un changement de l'environnement embryonnaire. Tout changement du programme développemental doit permettre la continuité de la cohérence du système. Les exaptations développementales sont des caractères pré-existants qui maintiennent la cohérence développementale dans le sillage de tels changements. Cette formulation peut sembler problématique, car le programme développemental constitue à la fois le système adaptatif et l'environnement auquel il est adapté. Néanmoins, il a une signification heuristique étant donné que le concept de sélection interne est valable. Le système en développement crée une pression de sélection et doit être adapté à lui-même (Chipman 2001).

La complexité inhérente des programmes développementaux a pour effet d'empêcher que beaucoup de petits changements génétiques aient des effets phénotypiques significatifs (Rauffman, 1983), les multiples boucles en retour, et les grands nombres d'éléments de contrôle en cis et en trans, servent de mécanisme tampon. En d'autres mots, les programmes développementaux tamponnent ou limitent le changement phénotypique et agissent comme une contrainte (Maynard-Smith et al, 1985 ; Schwenk, 1995 ; Wagner et Schwenk, 1999). Cependant, ils permettent l'accumulation de changements génétiques, incluant des différences dans les relations entre les sous-unités du programme, qui peuvent ne pas avoir d'effets immédiats. Ainsi, la complexité des systèmes développementaux facilite leur plasticité au plan génétique et, en dernier lieu, aux échelles de temps de l'évolution.

La plasticité évolutionniste du programme développemental permet la survenue de beaucoup de variants génotypiques qui sont sélectivement égaux. Ils peuvent se répandre dans la population et peuvent être fixés dans certaines populations par dérive aléatoire. Les individus avec ces génotypes sont "exaptés" pour certains changements du programme

développemental, qui peuvent créer des structures ou des formes développementales nouvelles (Chipman, 2001).

Beaucoup de changements évolutionnistes de la morphologie semblent survenir via des changements dans les modalités d'expression de gènes majeurs (Akam, 1995). Les modalités d'expression de tels gènes sont souvent corrélées avec certains caractères morphologiques. Un exemple typique est celui de l'expression des gènes HOX le long de l'axe corporel des vertébrés et la morphologie axiale correspondante. On pourrait affirmer que des changements évolutifs de l'identité axiale peuvent être de bons exemples de macromutations affectant la morphologie. Cependant, il est peu probable qu'une seule mutation provoquant un changement majeur de modalités d'expression des gènes HOX soit évolutivement viable (Akam, 1998). Les gènes HOX subissent de fortes contraintes en vertu du grand nombre de gènes qu'ils régulent en aval. Un changement aurait probablement des effets délétères.

Au contraire, Chipman (2001) suggère que des changements des modalités d'expression des gènes HOX peuvent être facilités par une série de changements dans les gènes d'aval qui sont survenus plus tôt dans l'évolution de l'organisme. De tels changements peuvent être neutres s'ils sont tamponnés par les relations de connexion du système, ainsi n'ayant pas d'effets phénotypiques et n'étant pas contre-sélectionnés. Bien sûr, peu de choses sont connues sur les gènes opérant en aval des gènes HOX, mais il est raisonnable d'admettre que des mutations au hasard peuvent et doivent survenir dans ces gènes et que beaucoup de ces mutations sont phénotypiquement silencieuses. Chez certains individus ou dans certaines populations, l'organisation de ces gènes serait telle qu'ils sont "exaptés" pour des changements dans l'expression axiale des gènes HOX, ouvrant la possibilité pour de nouvelles morphologies.

L'exaptation développementale aide à résoudre l'apparente contradiction entre la nature conservatoire des systèmes du développement et les changements qui sont effectués par des différences dans les modalités d'expression des gènes du développement (Chipman, 2001).

Ces prédictions peuvent être testées par l'embryologie moléculaire comparative de différentes espèces avec des degrés variés de similarité phylogénétique entre elles (Chipman, 2001).

Un exemple d'exaptation moléculaire vient d'être mis en évidence par Santangelo et al. (2007) au cours de l'étude d'un gène, la proopiomélanocortine (POMC) chez les vertébrés.

La proopiomélanocortine est exprimée dans l'hypophyse et la partie ventrale de l'hypothalamus chez tous les vertébrés gnathidae, elle donne plusieurs peptides bioactifs qui fonctionnent comme hormones périphériques ou neuropeptides centraux. Santangelo et al. (2007) ont démontré, chez l'homme et chez la souris, que l'expression de POMC dans l'hypothalamus est déterminée par l'action de deux "enhancers" (structures qui augmentent l'action) distaux non apparentés, nPE1 et nPE2. Les auteurs ont recherché l'origine évolutionniste de cet "enhancer" neuronal nPE2. nPE 2 est un élément très conservé chez tous les mammifères placentaires, chez les marsupiaux et chez les monotrèmes, alors qu'il est absent chez les vertébrés non mammifères. Les séquences nPE2 des opossums et des wallabies sont très similaires à la superfamille des rétrotransposons à éléments nucléotidiques dispersés courts (SINE) du type CORE, en particulier aux rétrotransposons MAR1 qui sont très représentés dans les génomes de marsupiaux. Ainsi, le "enhancer" nPE2 provient de l'exaptation d'un rétroposon CORE-SINE dans la lignée menant aux mammifères et il a été maintenu sous l'action de la sélection purifiante dans tous les ordres de mammifères pendant ces dernières 170 millions d'années.

Il s'agit là du premier exemple fonctionnel d'un "enhancer" ayant subi une exaptation dérivée d'un ancien rétroposon CORE-SINE.

De plus, Santangelo et al. (2007) ont découvert que la famille de rétroposons CORE-SINE est probablement encore active dans les génomes des marsupiaux américains et australiens et que plusieurs séquences exoniques, introniques et intergéniques hautement conservées du génome humain, proviennent de l'exaptation de rétroposons CORE-SINE.

Au total, ces résultats sont une démonstration claire des nouveautés fonctionnelles que des éléments transposés apportent à leurs génomes hôtes durant l'évolution.

2C-2D - CASSETTE DES GENES DU DEVELOPPEMENT ET PARAMORPHISME.

Il a été suggéré, notamment par Dollé et al (1993) qu'une sorte d'homologie existe entre le corps et les appendices. Mais cette idée n'a pas été développée plus avant, sans doute, parce qu'un autre concept, celui de la cooptation de gènes, de groupes de gènes ou de cassettes génétiques a vu le jour. La co-optation dans la spécification de caractères proximo-distaux, le long d'un appendice, de gènes déterminant un axe déjà utilisé pour former l'axe principal du corps, impliquerait, en fait, que l'axe de l'appendice était déjà développé dans un sens donné, avant que la cooptation ne survienne. Minelli (2000), au contraire, argumente que l'origine première de l'appendice est peut-être liée à l'expression dupliquée de quelques gènes déjà impliqués dans le développement de l'axe principal du corps d'où le nouveau concept de paramorphisme. Ceci n'est pas la même chose que de suggérer que le nouvel axe s'est développé par co-optation d'un gène de détermination de l'axe déjà disponible et non impliqué dans la croissance ou le modelage de l'axe principal du corps, comme cela a été suggéré pour distal-less (Panganiban et al. 1997).

Qu'est-ce que l'axe principal du corps d'un organisme ? Il est défini par la position de marqueurs antérieurs et postérieurs des extrémités du corps et les meilleurs marqueurs sont la bouche et l'anus et cet axe est défini par les processus de modelage ectodermique, que les comportements des dérivés endodermiques soient concordants (e.g. les annelés) ou discordants (e.g. les sipunculans) (Minelli 2000).

La polarité des appendices en prenant le système de référence des coordonnées cartésiennes (axes antéro-postérieur, dorso-ventral et proximo-distal) est déterminée, en particulier, par les gènes Hox. Mais, en termes de polarité, l'axe dorso-ventral des appendices n'est pas le même chez les arthropodes et chez les vertébrés. Chez les arthropodes, les polarités du tronc et des membres sont les mêmes mais cela n'est pas vrai chez les vertébrés (Minelli 2000). En particulier, les similarités trouvées dans les gènes impliqués dans la détermination des axes antéro-postérieur et proximo-distal des membres des vertébrés et des arthropodes, ne s'appliquent pas à l'axe dorso-ventral (Minelli 2000). Cela ne doit pas surprendre car des différences comparables dans les mécanismes de modelage dorso-ventral ont été observées à l'intérieur de la classe des vertébrés, entre xénopes et ammiotes (Christen et Slack, 1998).

Nous allons envisager tout d'abord, les appendices comme duplications évolutivement divergents de l'axe principal du corps, puis nous verrons les caractéristiques communes du modelage entre l'axe principal du corps et les appendices.

Les appendices comme duplications évolutivement divergents de l'axe principal du corps.

Les quatre explications possibles des similarités entre le développement des membres des arthropodes et des vertébrés, ont été récemment résumées par Tabin et al (1999), comme nous l'avons vu plus haut.

Selon Tabin et al (1999), les appendices des arthropodes et des vertébrés ne sont pas historiquement homologues, c'est à dire qu'ils ne dérivent pas d'appendices du dernier ancêtre commun des deux phyla. Toutefois, il est troublant que les processus développementaux utilisés par différents phyla animaux pour former les excroissances corporelles et les appendices utilisent largement la même information génétique.

Minelli (2000) pense que cela peut être expliqué par un simple, mais radical changement de perspective, c'est à dire de faire l'hypothèse que les appendices des arthropodes et les membres des vertébrés sont une sorte de duplication de l'axe principal du corps, encore que dépourvu de toute composante endodermique. Minelli (2000) pense que cette hypothèse est étayée par les récentes découvertes de la génétique du développement.

Caractéristiques communes du modelage entre l'axe principal du corps et les appendices.

La génétique du développement a révélé beaucoup de caractéristiques communes entre les signaux impliqués dans la croissance et/ou le modelage de l'axe principal du corps et les événements correspondant le long de l'axe d'un membre (Tabin et al, 1999, Shubin et al, 1997). Par exemple, chez la drosophile, *Wingless (Wg)* a un rôle dans la détermination de l'axe antéro-postérieur du corps ainsi que dans l'axe proximo-distal du membre (Campbell et Tomlinson, 1995). Chez la souris, les mutants *Hox* ont des anomalies squelettiques le long de tous les axes du corps suggérant l'existence d'un système général multi-axial de détermination des structures (Dollé et al, 1993).

Minelli (2000) propose deux généralisations : « Premièrement, aucun appendice segmenté ne survient chez des animaux non segmentés. Deuxièmement, la plupart des animaux segmentés ont des appendices segmentés. La segmentation est observée dans les paires de membres des arthropodes, tout comme dans l'appendice caudal (le telson) des arachnidés, tels que thelyphomides et schizomides... La queue des chordés et les appendices pairs des vertébrés gnathostomes, tout comme les nageoires postérieures dorsales et anales de *Latimeria* sont également segmentés.

A l'inverse, les animaux non segmentés ont des appendices non segmentés tels que le proboscis des nemertéans ou les tentacules des sipunculans, mollusques, phoronides, entoproctes, ectoproctes, brachiopodes et hémichordés, la queue des priapulans, les différentes sortes d'appendices (le plus souvent postérieur) des vers plats tels que la queue des cercariae, l'appendice "caudal" de *Stenostomum* (Catenulida), ou le lobe antérieur des temnocéphalidés...

Les arthropodes fournissent beaucoup d'exemples de caractéristiques communes, ou de tendance évolutives communes intéressant au même moment l'axe antéro-postérieur et l'axe proximo-distal des appendices. Par exemple, dans la famille des araignées primitives *Liphistiidae*, le tagma postérieur (opisthosoma) est segmenté, alors que les autres araignées n'ont pas de segmentation de l'opisthosoma. Chez les centipèdes, la correspondance entre le tronc et les appendices s'étend au mode développemental. Chez les centipèdes anamorphiques (*Scutigera* et *Lithobium*) le nombre de segments corporels augmente à la période post-embryonnaire (pendant les premiers stades) et ce phénomène a un équivalent dans l'augmentation post-embryonnaire du nombre de segments des antennes et des membres

postérieurs (à nouveau aux stades précoces et pour les membres postérieurs, seulement). Ce phénomène ne survient pas chez les centipèdes épimorphiques. Chez les diptères, l'abdomen plus condensé et plus modelé de *Brachycera*, comparé à *Nematocera*, correspond à leurs antennes qui sont également plus condensées et plus modelées que dans le premier sous-ordre ».

Minelli (2000) ajoute : « une revue de la littérature morphologique, à la fois ancienne et nouvelle, révélerait aisément beaucoup d'exemples additionnels, mais ceux cités dans cette section suffisent certainement à démontrer combien sont répandues les correspondances entre la structure et/ou la complexité et/ou les modes de développement de l'axe principal du corps et de l'axe des appendices chez le même animal ».

Nagy et Grbic (1999) suggèrent que les pro-membres que l'on trouve chez beaucoup de larves d'insectes, e.g. sur beaucoup de segments abdominaux des chenilles lepidoteran, sont homologues à de "vrais" membres et qu'ils ne sont ni des atavismes, ni des nouveautés. « En d'autres mots, dit Minelli (2000), certains caractères du réseau génique sont probablement nouveaux, mais la structure dans son ensemble, est atavistique ». Minelli (2000) « voit, de la même manière, l'homologie entre l'axe principal du corps et l'axe des appendices » et il propose ici le nouveau terme paramorphisme d'axe pour indiquer la relation évolutionniste entre l'axe principal du corps et les appendices latéraux ou caudaux. Le même terme paramorphisme est proposé de telle manière à faire écho à paralogie, un terme avec un large usage dans la biologie moléculaire contemporaine, introduit par Fitch (1970), pour décrire les relations entre les produits de la duplication génique. (Minelli, 2000) dit : « Dans mon concept, un axe secondaire est un axe paramorphe de l'axe corporel principal, s'il survient comme l'expression dupliquée de gènes déjà impliqués dans la croissance et le modelage de ce dernier. Avec le temps, une augmentation de la divergence des paramorphes, i.e. une augmentation de la spécialisation des appendices, est bien sûr, attendue.

Dans mon opinion, les caractères en commun entre croissance et particulièrement le modelage des appendices et la croissance et le modelage de l'axe corporel principal, sont trop pervasifs pour pouvoir être expliqués par un autre moyen. Une explication alternative pourrait être, en fait, que ces excroissances ont poussé initialement et devinrent modelées grâce à un mécanisme autre que ceux gouvernant l'axe corporel principal et que tous les caractères en commun entre les différents axes sont dus à la cooptation subséquente pervasive. Les difficultés majeures avec cette explication ne sont pas tellement dans la quantité de cooptation requise dans une phase plus récente de l'évolution des appendices. Les problèmes principaux seraient comment l'animal aurait pu inventer (peut-être même dans une courte phase du temps évolutif) des outils complètement nouveaux pour produire les axes corporels secondaires et comment ces nouveaux outils évoluant rapidement pour produire des axes secondaires auraient-ils été empêchés d'interférer négativement avec la croissance et le modelage de l'axe corporel principal. Il ne me semble pas que cette ligne d'interprétation puisse être sérieusement maintenue à la lumière de l'évidence comparative et expérimentale disponible aujourd'hui et résumée dans les paragraphes précédents.

Considérer les appendices comme des répliques de l'axe corporel principal, implique que la plupart des caractères de modelage commun entre l'axe corporel principal et l'axe du membre ou de la queue sont présents depuis la duplication. Cependant, une queue ou un membre n'est certainement pas une duplication identique de l'axe corporel principal. La longue histoire évolutive de ces axes paramorphes a été clairement une histoire de divergence progressive. Mais il est également difficile d'éviter l'impression que certains caractères ayant évolué séparément sur seulement un de ces axes aient été secondairement envoyés aux autres axes, amenant, là, une assimilation morphologique plus ou moins pervasive. Que ces événements soient vraiment dus à des mécanismes de cooptation homéotique (une homéose

structurale suivant une cooptation génique) reste à démontrer dans chaque cas individuel ; cette hypothèse, cependant, semble la plus probable ».

Un exemple d'assimilation appendice-à-appendice, quoique probablement dépendant d'une cooptation homéotique, a été discuté par Ahlberg (1992) faisant référence au coelacanthe (*Latimeria chalumnae*) chez qui, les nageoires dorsales et anales semblent avoir acquis secondairement le modelage squelettique ayant évolué antérieurement dans les paires de nageoires.

Une preuve expérimentale a été apportée par Brockes (1997) qui a démontré, chez la grenouille, qu'un traitement par acide rétinoïque peut déplacer l'identité du blastème de la queue, de telle manière qu'il donne naissance à des membres, mais dans ce cas, il n'est pas aisé de relier ce qui est obtenu au laboratoire de ce qui serait survenu vraiment dans l'histoire de l'évolution.

Qu'en est-il alors des relations phylogénétiques entre les membres des vertébrés et des arthropodes ? Malgré des mécanismes de modelage des appendices très similaires, Dollé et al (1993) suggèrent prudemment que le contrôle temporel de l'activation des gènes Hox doit être dû à des processus différents chez les vertébrés et chez les insectes, ce qui impliquerait une évolution indépendante de leurs membres.

Les modalités d'expression similaires et récurrentes de plusieurs gènes durant l'embryogenèse précoce des membres de drosophile et de vertébrés (en particulier hedgehog, patched et décapentaplégique chez la drosophile et ses contreparties, sonic hedgehog, patched et bone morphogenetic protein chez les vertébrés, tous impliqués dans la croissance des appendices et dans leur modelage proxio-distal) suggèrent que ces appendices sont évolutivement apparentés. Certains ont même émis l'hypothèse que l'ancêtre commun des vertébrés et des arthropodes aurait eu une sorte d'"humble" appendice (Panganiban et al, 1997).

Pour Minelli (2000) point n'est besoin de recourir à de telles hypothèses « Dans mon opinion, les similarités d'organisation et de contrôle génétique des membres d'arthropodes et de vertébrés sont dues, au contraire, aux propriétés transitoires de leurs relations. Ce qui signifie que les membres des arthropodes sont des paramorphes axiaux de l'axe corporel principal des arthropodes, les membres des vertébrés sont des paramorphes axial de l'axe corporel principal des vertébrés et l'architecture de base de l'axe corporel principal des arthropodes et des vertébrés est placée largement sous le contrôle de gènes homologues, souvent (mais pas toujours) avec des modalités d'expression homologues comme partie de réseaux de signalisation homologues. Par conséquent, les membres des vertébrés et les membres des arthropodes ne sont pas historiquement homologues, mais sont des duplications homoplasiques divergentes (paramorphes) d'homologues historiques ».

En résumé, l'axe corporel principal et les axes des appendices ont des histoires évolutives distinctes mais pas indépendantes et pourraient être impliqués dans ces processus de co-optation homéotique produisant des effets d'assimilation morphologique. Ainsi, par exemple, la segmentation des chordés aurait pris naissance dans l'appendice postérieur (la queue) et se serait ensuite étendue au tronc.

3. ASPECTS DE LA CONSERVATION EVOLUTIVE

3A - PLAN D'ORGANISATION

Selon Valentine (1986 p. 25) la définition du plan d'organisation corporelle est la suivante :

« Aux niveaux supérieurs de la hiérarchie taxonomique, niveau phyla ou classes, les clades sont caractérisés par la possession d'assemblages particuliers de caractères homologues architecturaux et structuraux ... c'est à ces assemblages que s'applique le terme Bauplan ». Valentine (1986) voit les plans d'organisation comme étant essentiellement de nature morphologique. Il utilise Bauplan qui caractérise la morphologie de l'ensemble des ontogénèses, non pas seulement des stades adultes. Quelles sortes de caractéristiques morphologiques doivent être considérées comme caractères majeurs de signification particulière dans la caractérisation des plans d'organisation au niveau phylum/classe ? On peut utiliser aussi peu que 6 caractères majeurs et seulement 2 à 5 états de chacun d'eux :

<u>CARACTERES</u>	<u>ETATS DES CARACTERES MAJEURS</u>
Squelette	Hydrostatique, interne, externe
Symétrie	Bilatérale, radiale, asymétrique
Paires d'appendices	0, 2, 3, 4, nombreux
Cavité du corps	Acoelomique, pseudocoelomique, coelomique
Mode de clivage	Spiral, radiaire, syncytial
Segmentation	Segmenté, non segmenté

Seules les classes et les phyla sont caractérisés par des plans d'organisation. N'ont pas de plans d'organisation les espèces, les genres, les familles, les ordres.

Arthur (1997, 30) résume, dans un tableau les 7 caractéristiques majeures qui, ensemble, définissent les plans d'organisation (et aussi leurs opposés pour une clarté accrue).

<u>CARACTERES DU PLAN D'ORGANISATION</u>	<u>OPPOSES</u>
Niveau taxonomique élevé	Niveau taxonomique inférieur
Morphologique	Comportemental, physiologique
Homologie	Homoplasie
Caractères majeurs	Caractères 'superficiels' mineurs
Supracellulaire	Infracellulaire
Véritable structure/processus	Base de codage/information
Tri/quadri-dimensionnel	Tri-dimensionnel seulement

Nous allons suivre le plan proposé par Arthur dans son livre (1997) pour traiter ce chapitre plan d'organisation corporelle.

Plan d'organisation et embryologie : ici s'applique la première loi de Von Baer de la divergence progressive à partir d'une forme embryonnaire précoce commune : les caractères généraux apparaissent plus précocement chez l'embryon que les caractères spéciaux.

Plan d'organisation et gènes : il y a trois catégories de gènes : 1) les gènes du développement ; 2) les gènes cibles terminaux et 3) les gènes de ménage (du métabolisme de routine). Il faut distinguer également les gènes du développement et les gènes régulateurs,

d'où on ne peut pas faire de distinction claire entre les gènes des plans d'organisation (les gènes du développement) et les gènes en aval. Il y a des interactions entre les gènes.

Plan d'organisation, adaptation et environnement : les opinions sont encore polarisées sur la distinction facteurs externes-facteurs internes alors que le processus évolutionniste est le contrôle du développement par l'écologie.

Tous les plans d'organisation sont marins à l'origine. Au cours de l'évolution, certains le sont restés (échinodermes) d'autres ont évolué vers de nouveaux sous-plans d'organisation (Unterbaupläne) comme par exemple les tétrapodes qui ont envahi la terre ferme, les oiseaux qui ont envahi les airs parmi les chordés, et les gastéropodes qui ont envahi les eaux de rivière et la terre ferme, parmi les mollusques. Mais les distinctions ne sont pas aussi tranchées car 1) des sous-plans d'organisation impressionnants peuvent survenir sans de telles invasions (e.g. oursins, concombres de mer et les autres types majeurs d'échinodermes. 2) là où il y a une correspondance sous-plans d'organisation/environnement, elle est habituellement imparfaite : les baleines comme secondairement ex-tétrapodes aquatiques en sont un exemple évident.

Un des caractères majeurs des plans d'organisation est leur extraordinaire conservation. Qu'est-ce qui entraîne cette conservation ? La réponse correcte à cette question est probablement la contrainte développementale. Il faut ici expliquer la distinction entre contraintes développementales et sélectives. Des trajectoires développementales variantes ne se produisent jamais dans un phylum particulier. La nature du système développemental est tel qu'il ne peut pas produire ces variants : d'un autre côté, la sélection stabilisatrice causée par les facteurs externes empêche le changement directionnel.

Programmes développementaux et message évolutionniste

Les programmes développementaux peuvent être vus en terme de génétique : on distingue ici les instructions : "fait"- "attend"- "stop". Par exemple pour "fait" c'est l'activation de hedgehog par engrailed ; alors que "stop" est la répression de Antennapedia par Ultrabithorax.

Les programmes développementaux sont complexes avec des interactions entre des types multiples de signaux dans un réseau qui inclut une diversité de boucles rétroactives.

La complexité des interactions entre les gènes qui interviennent dans le développement est transporteuse d'un message évolutionniste simple et clair, ce que Whyte (1965) appelle « sélection interne ».

Dans les discussions des caractères morphologiques, la distinction entre adaptation externe et coadaptation interne est familière. La divergence des membres de tétrapodes en ailes d'oiseaux, membres de mammifères, de poissons etc.. est causée par la sélection pour une adaptation à des environnements particuliers et à la manière de s'y mouvoir. Le maintien de certains arrangements - os/articulations - comme l'articulation entre humérus et radius/cubitus, malgré une divergence adaptative est causée par la nécessité d'une coadaptation interne. Cela se fait également par la sélection mais cette fois, la sélection interne et dans ce cas la sélection stabilisatrice, bien qu'il n'y ait pas de correspondance générale entre sélection externe/directionnelle et sélection interne/stabilisatrice. Toutes les quatre combinaisons sont possibles. Si, maintenant, on considère les gènes du développement plutôt que les structures adultes qu'ils vont produire, l'environnement immédiat d'un tel gène (ou son produit) est une grande série de gènes interactifs (ou de leurs produits) : en amont, croisés, ou en aval en termes de développement. Les pressions de sélection sur l'un quelconque des réseaux du programme général de développement aura beaucoup plus à faire avec les changements évolutifs dans ces autres gènes qu'avec des changements dans des variétés environnementales comme la température ou la fourniture d'aliments. Les gènes du

développement sont sélectionnés à cause des changements dans les molécules internes (en premier lieu avec les produits de tels gènes) avec lesquels ils interagissent.

Génétique comparative du développement.

On peut envisager la génétique comparative du développement de la manière suivante, selon Arthur (1997) :

Du développement à l'évolution

Cette partie va utiliser largement le règne animal pour examiner les modalités des similarités et des différences dans le contrôle génétique du développement parmi les phyla. L'approche sera également sélective pour les mêmes raisons : permettre un traitement en profondeur des exemples choisis.

Il est bon de rappeler que l'un des buts principaux de la biologie evo-dévo est de localiser les systèmes de contrôle du développement génétique sur la phylogénèse des embryologies descriptives que nous avons maintenant pour le règne animal. Trois messages puissants dérivés de cette accumulation de travaux sont :

- 1) la confirmation de la monophylie animale et de la nature fortement conservée des gènes du développement ;
- 2) la réalisation de l'importance des événements de duplication génique dans l'élaboration évolutionniste des systèmes de contrôle développementaux ;
- 3) l'appréciation de l'importance évolutionniste ubiquitaire de changements de l'architecture interactive et des modalités spatio-temporelles d'expression.

Etendue phylogénique des gènes Hox

Il n'y a pas de gènes Hox chez les protozoaires. Les phyla animales les plus primitives comme les Porifères et les Cnidaires ont des gènes Hox. Le tableau 5 résume la dispersion taxonomique connue des gènes Hox dans les phyla du règne animal.

On peut essayer d'établir le nombre précis de gènes Hox dans chaque phyla. Mais cela ne serait pas adéquat pour deux raisons : 1) le nombre de gènes Hox peut varier d'une espèce à l'autre dans un taxon de haut niveau ; 2) à l'intérieur d'une espèce, le nombre de gènes Hox peut être sous-estimé. Il vaut mieux considérer dans chaque espèce, le nombre de gènes Hox donné, comme un minimum.

Tableau 5. Distribution taxonomique des gènes *Hox*

Taxon de haut niveau	Espèces représentatives	Gènes Hox	Référence
Protozoa	Varié	0	Degnan <i>et al.</i> 1995
Porifera	<i>Tethya aurantia</i>	s	Degnan <i>et al.</i> 1995
Cnidaria	<i>Hydra vulgaris</i>	m*	Schenk <i>et al.</i> 1993
Platyhelminthes	<i>Phagocata wood-worthii</i>	m	Bartels <i>et al.</i> 1993
	<i>Echinostoma trivolvis</i>	m	Bartels <i>et al.</i> 1993
	<i>Polycelis</i> spp.	m	Balavoine and Telford 1995
Nematoda	<i>Caenorhabditis elegans</i>	m	Bürglin <i>et al.</i> 1991
Mollusca	<i>Haliotis rufescens</i> (gasteropode)	m	Degman and Morse 1993
Annelida	<i>Ctenodrilus serratus</i> (polychaete)	m	Dick and Buss 1994
Crustacea	<i>Artemia fransiscana</i> (branchiopode)	m	Averof and Akam 1993
Chelicerata	<i>Limulus polyphemus</i>	m	Cartwright <i>et al.</i> 1993
Insecta	<i>Drosophila melanogaster</i>	m	Lewis 1978
Echinodermata	<i>Strongylocentrotus purpuratus</i> (oursin)	m	Ruddle <i>et al.</i> 1994b
Hemichordata	<i>Saccoglossus kowalevskii</i>	m	Pendleton <i>et al.</i> 1993
Acraniata	<i>Branchiostoma floridae</i> (amphioxus)	m	Garcia-Fernández and Holland 1994
Vertebrata	<i>Homo sapiens</i>	m	Boncinelli <i>et al.</i> 1988

s = unique ; m = multiple ; * = incluant du matériel non publié

Noter que ce tableau tend à être compréhensif au niveau Phylum (en termes d'études faites au moment de la rédaction*) mais seulement illustratif au niveau des espèces.

Un autre aspect du nombre différent de gènes Hox dans un génome concerne la distinction entre répllication des gènes dans un cluster et répllication des clusters. La figure 7 indique que les 38 gènes de vertébrés sont répartis en 4 clusters différents : Hox A, Hox B, Hox C et Hox D. Ces clusters ne sont pas liés. Chez la souris, ils sont localisés respectivement sur les chromosomes 6, 11, 15 et 2. Il apparaît qu'un cluster originel de 13 gènes s'est répliqué pour produire 4 de ces clusters et que différentes pertes secondaires dans différents clusters ont donné les 38 gènes trouvés chez les vertébrés actuels. Avant la répllication de ce cluster, il y a dû avoir duplication (répllication répétée d'un gène Hox initial pour produire le premier cluster de 13 membres). Les termes orthologie et paralogie sont utilisés quelquefois. Orthologie indique une homologie à travers les espèces, alors que paralogie indique une homologie intéressant le locus à l'intérieur d'une espèce.

* 1997

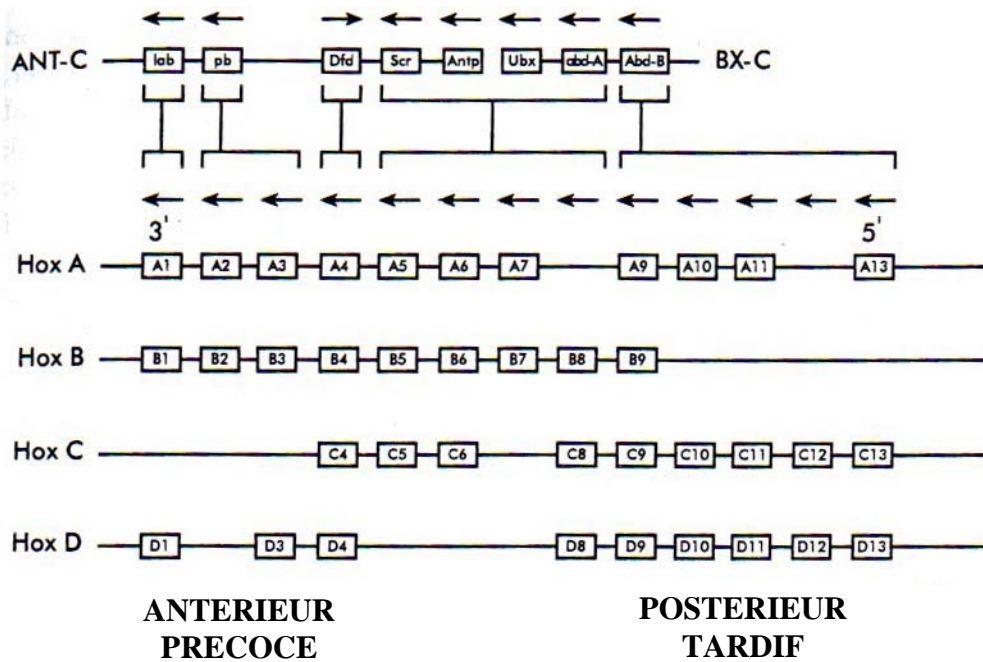


Fig. 7 Les quatre clusters Hox de vertébrés (A-D) avec leurs homologues probables avec les gènes Hox des insectes du complexe Antennapedia (ANT-C) et du complexe Bithorax (BX-C). Les flèches indiquent le sens de la transcription.

La figure 8 représente le nombre approximatif de gènes Hox dans les phyla pour lesquels nous avons de l'information, arrangés en un cladogramme. Bien qu'il n'y ait pas de doute que ce nombre va changer un peu avec les études futures, plusieurs hypothèses suggèrent ce qui suit : la survenue de la multicellularité a été associée avec l'apparition du premier gène Hox. Le règne animal tout entier, incluant Porifera, est monophylétique. L'origine des plans d'organisation a été associée avec la duplication du gène Hox (ou sa duplication répétée) et l'apparition ensuite du cluster Hox. Après cela, la relation entre la complexité des gènes Hox et des plans d'organisation devient désordonnée. Le fait de posséder deux ou plus clusters Hox s'est produit au moins une fois (chez les vertébrés) et peut être deux fois ou plus. La modification des plans d'organisation au niveau phylum (ce qui suppose à leurs origines) a dû se faire plus par les modalités altérées d'expression spatio-temporelle que par la modification du nombre de gènes.

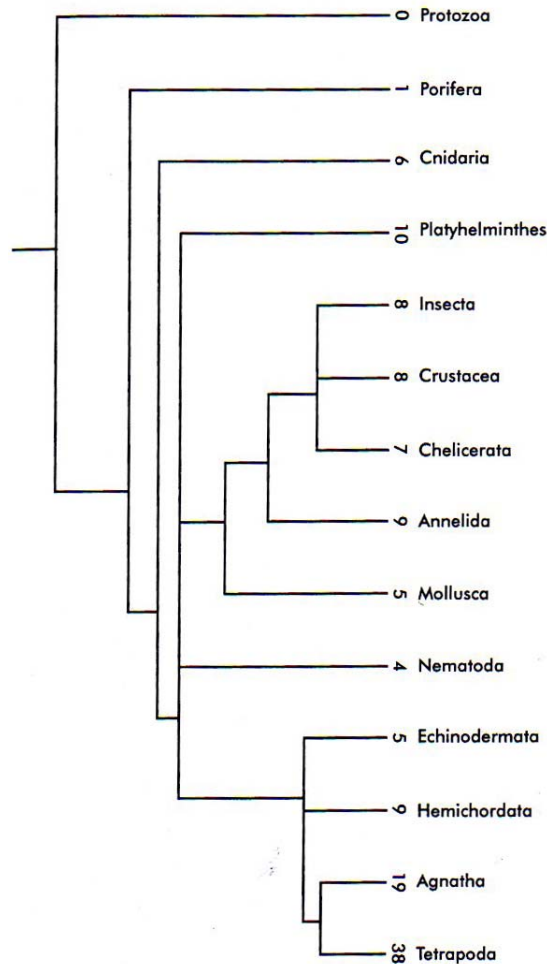


Fig. 8 - Nombre approximatif des gènes Hox d'une sélection de phyla animale.

La conservation des gènes Hox en clusters, étant donné le temps disponible pendant lequel ils auraient pu se désintégrer et les gènes dispersés en eux, a dû être gouverné par la sélection, probablement en relation avec des mécanismes de contrôle coordonnés agissant en cis.

Ceci n'est qu'une partie de l'histoire. Nous devons aussi nous soucier de séquences d'ADN, des modalités d'expression et de l'"architecture interréactionnelle". Ces sujets sont traités dans les exemples suivants :

Types d'évolution des gènes Hox

Quelles sont les variables importantes impliquées dans l'évolution d'un gène du développement (ou d'un groupe de gènes) qui est régulé par des gènes en amont et dont le(s) produit(s) régule(nt) l'expression de gènes en aval ? Cette question est une question générale. La figure 9 tente de répondre à cette question. Comme indiquée sur la figure, au moins cinq variables caractérisant le groupe de gènes intéressé (Hox dans ce cas), sont importantes d'un point de vue évolutionniste. Elles ne doivent pas être considérées comme indépendantes, au contraire, elles sont interconnectées. Ces variables sont le nombre de gènes, les localisations chromosomiques, le nombre et l'identité des éléments de contrôle en cis, la séquence de base à l'intérieur du gène, et les modalités d'expression spatio-temporelles. Par exemple, une modification de la localisation chromosomique peut résulter en une altération de la combinaison des éléments de contrôle en cis, une modification de la séquence de base peut

affecter la liaison d'un facteur de transcription produit par un gène en amont, produisant ainsi une altération des modalités d'expression, et ainsi de suite. Les cinq variables s'appliquent également aux gènes d'amont et aux gènes d'aval et la variation de leur nombre et de leurs identités implique une variation de toute l'architecture interactionnelle. Les interactions illustrées par la figure 9, ne représentent qu'une petite partie de toute la cascade/réseau d'interactions qui existent au cours de l'ontogenèse depuis la distribution particulière des produits des gènes maternels dans l'œuf, jusqu'à, finalement, l'arrangement spatial précis de structures qui représentent la morphologie adulte. Un changement des modalités d'expression d'un gène du développement à tout stade de cette séquence a probablement des effets inducteurs sur les modalités d'expression de gènes plus en aval et ainsi sur la structure de l'organisme.

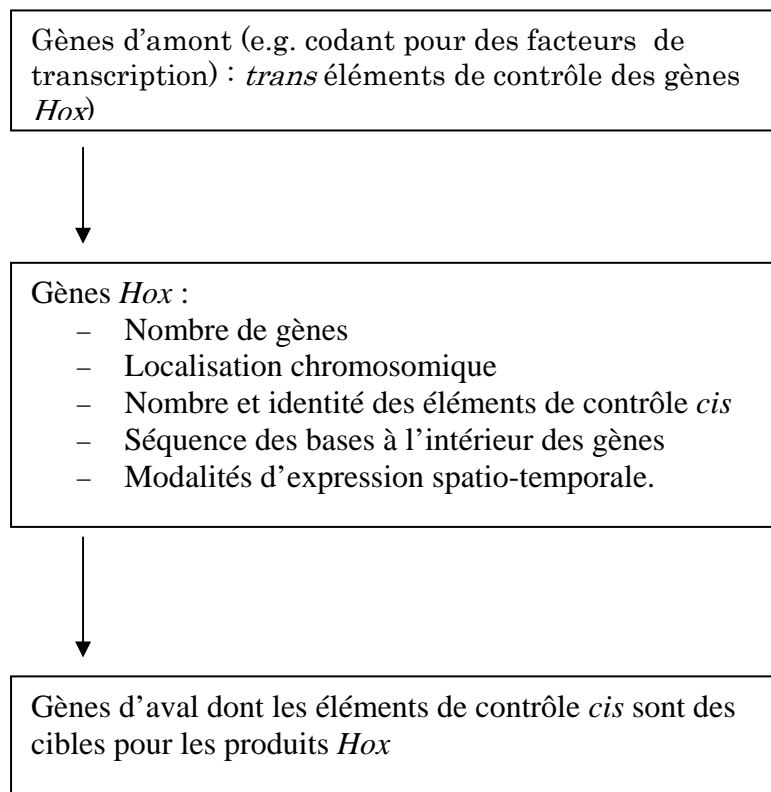


Fig. 9 – Variables clés impliquées dans l'évolution d'un groupe de gènes du développement. Toutes les 5 variables identifiées pour les gènes *Hox* s'appliquent également aux gènes d'amont et d'aval.

La figure 10, qui représente un animal entièrement hypothétique, illustre deux manières différentes par lesquelles les modalités d'expression auraient pu être altérées (ou bien chez un animal individuel par mutation ou dans des lignées/clades par mutation et sélection). En 10B, une mutation produisant une altération de la séquence de base dans un gène maternel résulte en des propriétés altérées du produit du gène (un ARN ou protéine) qui fait qu'il sera moins concentré aux pôles de l'œuf. L'altération de cette modalité fait que tous les gènes du développement du zygote auront des modalités d'expression altérées, et une modification morphologique sera le résultat final de cette cascade. En somme, une mutation ponctuelle pourrait être suffisante pour produire l'altération de toute cette ontogenèse/morphologie. En 10C, le mécanisme est différent. Ici le gène *Hox* est dupliqué et la copie dupliquée a des propriétés quelque peu différentes de l'original (les effets pourraient encore être augmentés dans le temps évolutif par une divergence de la séquence dans le gène dupliqué). La différence illustrée implique que le gène dupliqué est mis en action seulement par des

concentrations basses/modérées du produit du gène en amont, à l'inverse de la copie originale qui est activée par des concentrations élevées. Si (après divergence de séquence) le facteur de transcription fabriqué par le nouveau gène a une spécificité altérée de sa cible, alors il pourrait activer des gènes en aval (marqués 4 dans le figure 10) qui étaient déjà présents dans le génome mais n'étaient pas impliqués auparavant dans cette cascade particulière. Cette activation, en fait, aide à produire une morphologie altérée.

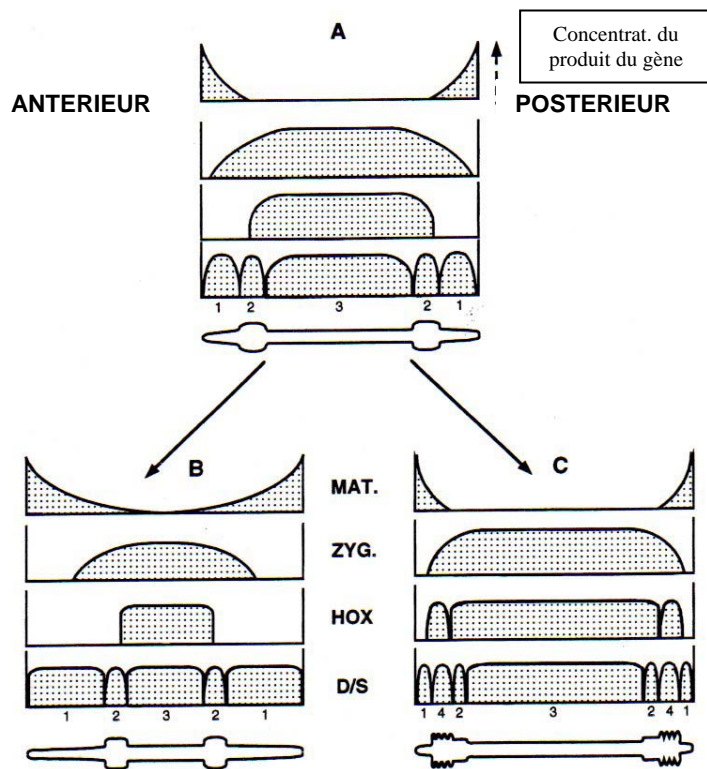


Fig. 10 - Changement des modalités d'expression spatiale des gènes du développement chez un animal vermiforme hypothétique

MAT = gène maternel
 ZYG = gène du développement zygotique précoce
 HOX = gène *Hox*
 D/S = gène du développement d'amont

Modalités de commutation en A : ZYG est activé par une concentration moyenne/basse du produit MAT et *Hox* par une concentration élevée du produit ZYG ; Le gène D/S1 est activé par le manque de produit *Hox*, D/S2 par une concentration de produit *Hox* basse/moyenne et D/S 3 par une concentration élevée de produit *Hox*.

Comme le dit Arthur (1997) : « Bien sûr tout ceci est très simpliste. Tout un chacun, qui n'était pas convaincu par mon assertion (au chapitre 1) que la supposée distinction entre micro et macromutation est une (sur) simplification inutile, en est maintenant, j'espère, persuadé ».

Quelques aspects de l'évolution des gènes *Hox* chez les arthropodes et les chordés.

Il y a eu beaucoup d'études récentes dans ce domaine. Arthur (1997) n'essaie pas de les présenter toutes. En général, les études sur les chordés ont donné comparativement plus d'emphasis à l'importance de la duplication et de la divergence génique, alors que celles sur les arthropodes ont tenté de mettre en avant l'importance de l'architecture inter-réactionnelle et des modalités d'expression.

Cette différence va se refléter dans les exemples suivants. En réalité, si on peut les séparer, les deux sont importants.

La figure 11 illustre les relations cladistiques et les nombres de gène *Hox* pour une série de genre de chordée et pour un groupe séparé d'hémichordé- le ver *Saccoglossus*.

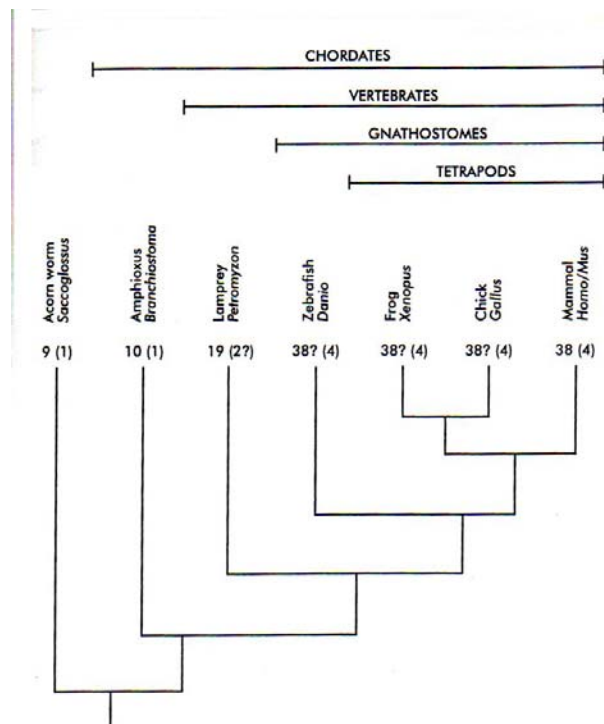


Fig. 11 Relations cladistiques et nombre de gènes *Hox* dans une série de genre de chordée (et un groupe externe d'hémichordée).

Les nombres entre parenthèses sont les nombres des complexes *Hox*. Les points d'interrogation indiquent un doute sur certaines estimations. Sources des données : Pendleton et al. 1993 ; Garcia-Fernández & Holland 1994 ; Boncinelli et al. 1988. Note ajoutée aux épreuves : il apparaît maintenant que les tétrapodes ont généralement 39 gènes *Hox*, alors que certains poissons en ont seulement 30. Voir Aparicio et al. 1997.

On peut se demander s'il y a une relation entre le nombre de gènes *Hox* et la complexité morphologique. Etant donné que les gènes *Hox* sont responsables de la détermination des identités segmentaires de l'axe antéro-postérieur, le nombre de types différents des composantes du corps le long de cet axe est peut-être la meilleure mesure de la complexité des organismes. Il y a alors une augmentation de la complexité, de l'amphioxus au clade des tétrapodes, en passant par la lamproie et le poisson zèbre. A l'intérieur de ce clade des tétrapodes, la complexité est largement similaire. On a alors, de manière claire, une correspondance partielle avec le nombre des gènes *Hox*. Les morphologies de chordée les plus simples ont le moins de gènes *Hox* et les morphologies les plus complexes en ont le plus. Cependant, les modalités d'accroissement dans les deux variables ne coïncident pas exactement. En particulier, il apparaît que le déplacement du plan d'organisation du poisson au tétrapode implique relativement peu d'élaboration ultérieure du nombre de gènes *Hox*. En réalité, ceci n'est pas surprenant. Une fois qu'un nombre raisonnable de gènes *Hox* est apparu par duplication, il y a une place considérable pour une divergence entre les gènes existants pour résulter dans des modalités altérées d'expression spatiale et des architectures inter-réactionnelles modifiées comme noté au-dessus et dans certains cas, de telles altérations résulteront en des morphologies plus complexes (voir des exemples de transition de nageoire à membre). Il n'y a pas une seule voie à tout stade particulier, tel que une "complexité accrue". Mais, plutôt, toute voie viable vers ce stade se produira avec une fréquence qui dérive, finalement, de la facilité de sa production par mutation.

Concernant les arthropodes, Arthur (1997) se concentre sur les relations entre annélidés, crustacés et insectes. Il n'y a, raisonnablement, pas de doute que la modalité cladistique appropriée pour ces trois groupes est (A+ (C+I)).

Les insectes ont 8 gènes *Hox*. Bien que le cluster soit divisé chez *Drosophila* en ANT-C et BX-C, ceci apparaît être unique au clade diptère. Les autres insectes ont un cluster *Hox* unique. A la fois les annélidés et les crustacés ont au moins 5 et probablement plus, comme 8 ou 9 gènes *Hox*. La diversification des plans d'organisation des arthropodes, ainsi, n'a pas été en premier basé sur des changements du nombre de gène *Hox*, mais plutôt sur des changements des modalités d'expression spatiale et d'architecture inter-réactionnelle des gènes *Hox* qui étaient déjà présents dans le groupe souche approprié. Ceci est vrai à la fois pour la divergence des classes d'arthropodes et pour la divergence de leurs sous-plans d'organisation.

Averof et Akam (1995) ont plus particulièrement étudié l'évolution des plans d'organisation des insectes et des crustacés.

La segmentation des crustacés et des insectes a une origine commune, mais la spéciation des segments tronculaires apparaît être survenue indépendamment chez les insectes et chez différents sous-groupes de crustacés. De tels changements macro-évolutionnistes de l'architecture du corps peuvent être étudiés par des études comparatives de marqueurs génétiques conservés. Les auteurs ont démontré, auparavant, que la duplication génique et la diversification des clusters des gènes *Hox* des arthropodes se sont produites avant la divergence des crustacés et des insectes. Ainsi, en dépit de grandes différences dans l'organisation du corps, les crustacés et les insectes ont des séries de gènes homéotiques similaires, gènes qui peuvent être utilisés pour étudier ces changements macro-évolutionnistes puisqu'ils déterminent l'identité de position le long de l'axe du corps chez une grande quantité d'animaux.

Les auteurs examinent les modalités d'expression de quatre gènes *Hox* chez le crustacé branchiopode *Artemia franciscana* et les compare avec celles des insectes. Pour ce faire, ils utilisent l'hybridation in situ et des techniques immunochimiques pour étudier l'expression de ces gènes *Hox* durant les stades larvaires (postnaupliaire) du développement d'*Artemia*, pendant que se forment les segments du tronc. Les auteurs utilisent des anticorps monoclonaux reconnaissant *Ubx*, *AbdA*, *Antp* et *AbdB*.

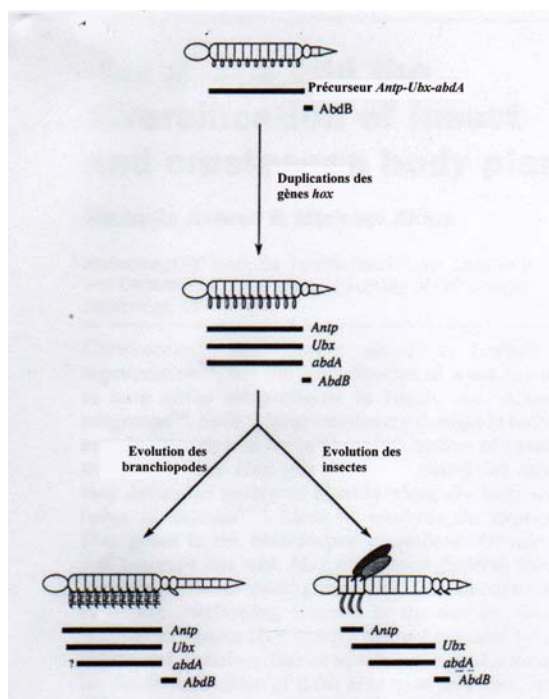


Figure 12. Modèle de l'évolution des plans d'organisation des insectes/crustacés et changements associés des modalités d'expression de quatre gènes *Hox* proposé par Averof et Akam (1995).

Comme indiqué sur la figure 12 chez *Artemia*, les 3 gènes du "tronc" Antp, Ubx et AbdA sont exprimés dans des domaines qui se superposent largement dans la région thoracique uniforme alors que chez les insectes, ils spécifient des types de segment différents dans le thorax et l'abdomen.

Les comparaisons faites par les auteurs suggèrent qu'un processus en plusieurs étapes intervient pour la diversification des fonctions de ces gènes *Hox*, intéressant des différences précoces dans la spécificité tissulaire et l'acquisition tardive d'un rôle définissant les différences segmentaires à l'intérieur du tronc. Averof et Akam(1995) pensent que le progéniteur de Antp, Ubx et AbdA était un gène *Hox* responsable de la spécification de la partie moyenne du corps (le "tronc") chez un ancêtre protostome distant. Les duplications géniques qui donnèrent naissance à des gènes distincts Antp, Ubx et AbdA ont dû se faire avant que les lignées insectes et crustacés divergent. Ces duplications, produisant des gènes avec des produits (protéines) fonctionnellement identiques, autorisèrent les copies dupliquées à acquérir une régulation temporelle, spatiale, tissulaire - ou cellulaire - spécifique légèrement différente. Une élaboration ultérieure de cette régulation (résolution de domaines spatiaux d'expression) et l'acquisition de fonctions d'aval différentielles amena la diversification de cette région en thorax et abdomen des insectes. AbdB aurait acquis une fonction différente dans la région "caudale" beaucoup plus tôt (avant la divergence des phylas animaux majeurs) et, à un certain moment durant l'évolution des arthropodes, il devint associé aux segments génitaux.

En conclusion, Averof et Akam(1995) proposent que le thorax des branchiopodes pourrait être homologue à toute la région pré-génitale (thoracique et abdominale) du tronc des insectes.

Conservation de la colinéarité

Chez la drosophile, il existe une colinéarité entre la séquence des gènes et les domaines d'expression antéro-postérieur des gènes *Hox*. Il y a également une dimension temporelle (activation de la séquence) de la colinéarité chez les vertébrés et probablement aussi chez les insectes à bande germinale courte. (le sens de la correspondance est: 3'/antérieur/précoce versus 5'/postérieur/tardif). Il est maintenant clair que cette colinéarité s'applique très généralement pour les complexes *Hox* à la fois chez les insectes et chez les vertébrés.

Polarité dorso-ventrale des arthropodes et des chordés.

Une étude de Holley et al. (1995) est en faveur d'une relation entre la polarité dorso-ventrale chez les arthropodes et chez les chordés comme cela avait été proposé par Geoffroy Saint-Hilaire en 1822, à savoir que chacun est une version à l'envers de l'autre. Cette proposition tire son origine dans l'observation que certaines structures qui sont dorsales chez les arthropodes (e.g. le cœur), tendent à être ventrales chez les chordés alors que d'autres structures (notamment la corde nerveuse principale) ont des modalités opposées.

Les gènes déterminant les caractéristiques dorso-ventrales chez la drosophile incluent decapentaplégique (*dpp*) qui est exprimé dans une large bande dorsale et short gastrulation (*sog*) dont la large bande ventro-latérale d'expression est contiguë à celle de *dpp*. Comme les gènes *Hox*, ces gènes participent à une cascade gène-commutateur qui finalement produit l'arrangement spatial correct des structures morphologiques. L'un des gènes en aval de *dpp*-*tinman*- est impliqué dans la formation du cœur. Il est probable que d'autres gènes en aval

contrôlent la formation d'autres structures dorsales, alors que des gènes en aval ventraux (incluant ceux en aval de *sog*) ont un rôle structurel similaire dans la région ventrale.

Si l'on examine une version explicitement évolutionniste de la théorie de Geoffroy Saint Hilaire, (l'époque où elle fut proposée, 1822, était pré-darwinienne) cette théorie originelle était essentiellement une théorie des « modalités naturelles », comme les propositions issues de l'école de la cladistique de ces dernières décennies. En langage évolutionniste, la proposition de Geoffroy peut être traduite de la manière suivante : « il y a une réversion de l'axe dorso-ventral après la divergence de l'ancêtre commun des insectes et des vertébrés » (Holley et al, 1995). L'homogénéité de la polarité dorso-ventrale à l'intérieur de chaque groupe suggère que la réversion dans l'un d'eux survient pendant, ou pour le moins peu après, leur divergence. Si cette version est correcte, que devrait-on s'attendre à trouver par rapport aux mécanismes de contrôle génétique développemental impliqué dans la détermination des caractères dorso-ventraux des chordés ? On devrait trouver au moins 3 choses : 1) des homologues de *dpp* et de *sog* mais avec un degré raisonnable de divergence de séquence étant donné la longue période de temps écoulé depuis la séparation des lignées ; 2) des modalités d'expression opposées (avec l'homologue *dpp* exprimé ventralement) et 3) des effets opposés (l'homologue *dpp* "ventralisant" et l'homologue *sog* "dorsalisant" par leurs effets sur des groupes appropriés de gènes en aval, qui eux-mêmes auraient été conservés depuis la divergence des lignées). On a maintenant des preuves de ces 3 phénomènes.

Le produit du gène *chordin* du crapaud *Xenopus* a près de 30 % de sa séquence d'acides aminés semblables au produit de *sog* chez la drosophile. Le gène *bmp-4* (bone morphogenetic protein product) du xénope est fonctionnellement homologue à *dpp*. Les modalités d'expression sont, bien sûr, opposées comme prévu. C'est à dire que *bmp-4* est exprimé ventralement chez le xénope, alors que *chordin* est exprimé dorsalement. Holley et al. (1995) ont confirmé l'équivalence fonctionnelle des systèmes vertébré et insecte par une série d'expérimentations concernant des injections interspécifiques (drosophile/xénope) de mARNs appropriés : mARNs de *dpp* et de *sog* de drosophile injectés à des embryons de xénope et mARN de *chordin* du xénope injecté à des embryons de drosophile.

Rassemblant tout cela, cette étude comparative de cas et celle intéressant les gènes *Hox* raconte une histoire de mécanismes développementaux qui sont hautement conservés sur de grandes distances taxonomiques. Arthur (1997) dit: « Peut-être devrions-nous commencer à réfléchir en termes de matrice dans laquelle les mécanismes développementaux forment les colonnes et les espèces les lignes. A présent, la variance entre colonnes paraît bien plus grande que la variance entre lignes. »

Formation des membres, hedgehog et la nature de l'homologie.

L'homologie est un des concepts clés de la biologie de l'évolution. L'ensemble du monde vivant peut être dessiné en terme d'une série d'homologies emboîtées avec celles d'un domaine taxonomique plus restreint regroupées avec d'autres d'un domaine taxonomique plus large. Le code génétique est le même à travers tout le monde vivant, les gènes *Hox* sont homologues dans tout le règne animal, la notochorde est une homologie panchordée, les plumes constituent une homologie restreinte aux oiseaux. En général, les caractères impliqués dans les plus grandes homologies tendent à apparaître plus tôt dans l'ontogenèse individuelle. Il y a pourtant des exceptions. Certains problèmes majeurs sont associés avec l'homologie, dépendant de l'expérience de chacun. Certains cladistes souhaitent exclure l'évolution de la définition de l'homologie si bien qu'une explication d'elle en termes évolutionnistes n'est pas un raisonnement circulaire. Dans ce cas, il est difficile de définir homologie. L'attitude

d'Arthur (1997) est qu'il est parfaitement acceptable de définir l'homologie en termes évolutionnistes.

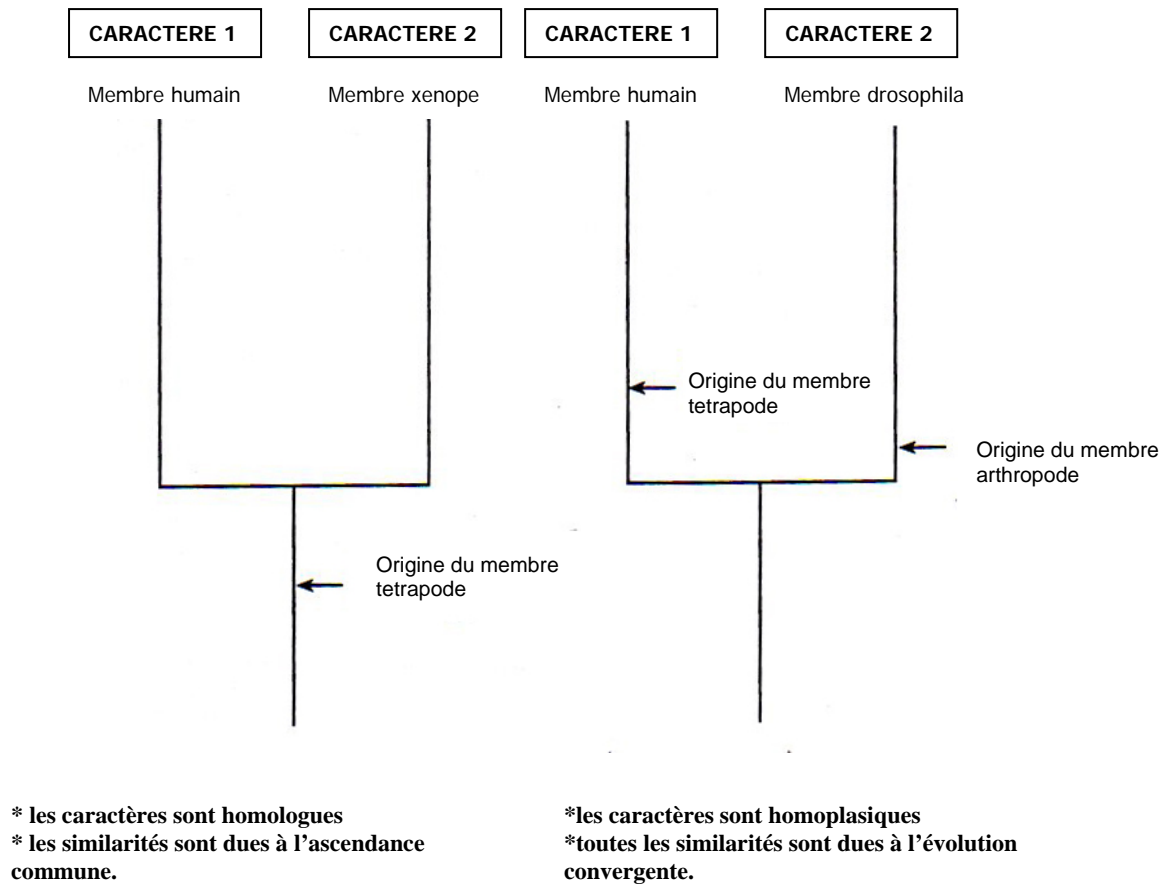


Fig. 13. Définition phylogénétique d'homologie et d'homoplasy.

Le type d'homologie considéré ici est une homologie taxique. Lorsque deux ou plus structures du même organisme sont homologues, telles que bras et jambe humains, cela constitue une homologie sériée.

Des caractères homologues sont ainsi ceux dont la similarité, dans différents taxa, dérive de leur origine commune d'une même lignée ancestrale. Cette opinion est figurée dans la figure 13. A noter que les caractères impliqués peuvent être moléculaires, développementaux, comportementaux ou autres : il n'est pas nécessaire qu'ils soient anatomiques, bien que, bien sûr, c'est dans la sphère anatomique que le concept prit d'abord naissance. Prise ainsi, la définition de l'homologie devient relativement puissante. Ce qui est difficile, dans beaucoup de cas, c'est d'être certain qu'une paire ou un groupe particulier de caractères, de différents taxa, soient ou ne soient pas homologues. L'alternative est qu'ils soient homoplasiques – un terme originellement introduit par Lankester (1870) – et que la similarité observée dérive d'une évolution convergente qui peut effectivement masquer leurs origines indépendantes. Bien sûr, beaucoup de cas sont clairs : la nature homologue des membres de tétrapodes ne fait pas de doute, de même que jusqu'à récemment, les relations homoplasiques entre eux et les membres d'arthropodes. Mais beaucoup de cas sont moins clairs et il est alors utile d'examiner quels critères sont le mieux employés pour décider correctement de la nature des relations - homologues ou homoplasiques – dans un cas particulier. Certains de ces critères

employés sont spécifiques à un caractère. Par exemple, le "principe des connections" (dû à Geoffroy Saint-Hilaire) : les os radius et cubitus des vertébrés sont généralement entre l'humérus et les os carpiens. Un autre critère non spécifique à un caractère est de considérer la complexité totale d'un caractère qui est similaire entre deux ou plus de deux taxa. Plus la complexité partagée est grande, plus faible sera la probabilité que des lignées différentes l'aient acquise indépendamment et ainsi plus forte sera la probabilité que la relation soit une relation d'homologie.

Si l'on se concentre sur les membres d'insectes et de vertébrés, on constate que comme notés plus haut, ils sont généralement considérés comme homoplasiques. Ce qui signifie que, lorsque les branches protostome et deutérostome de la radiation bilatérienne se sont séparées, plus de 500 Ma, leur dernier ancêtre commun était sans membres. Les membres ont ensuite été "inventés" indépendamment par les arthropodes et les chordés. Le membre tétrapode est né d'une nageoire et les nageoires sont elles-mêmes issues d'excroissances relativement insignifiantes des troncs de protochordés ressemblant à l'amphioxus. Le membre arthropode est né probablement pendant l'histoire précoce du clade arthropode, si bien (par exemple) que les membres des insectes et des crustacés peuvent être homologues, tout comme les membres des mammifères et des reptiles, mais les deux groupes ne sont pas homologues l'un l'autre.

Etant donnée cette situation, il est peut-être curieux que certains aspects importants du contrôle génétique développemental du développement du membre soient plutôt similaires entre les insectes et les vertébrés. En particulier, le gène hedgehog (hh) est exprimé dans les compartiments postérieurs des disques imaginaires de l'aile et du membre chez la drosophile. Son proche homologue Sonic hedgehog a des modalités d'expression similaires dans les bourgeons des membres de la souris et du poulet et dans les bourgeons des nageoires du poisson-zèbre. Si le contrôle génétique de la formation du membre était entièrement distinct du contrôle du développement du tronc, alors la représentation prévalente de la phylogenèse des métazoaires serait fautive et les membres des arthropodes et des chordés seraient homologues. Cependant, les gènes de la famille hedgehog, sont aussi impliqués dans les processus développementaux du tronc. Ceci fournit une explication possible pour une similarité génétique développementale en dépit de l'homoplasie.

Le scénario ressemble à ceci : les troncs de tous les bilatériens sont homologues et, bien sûr, le concept de zootype (Slack et al, 1993) suggère que beaucoup d'aspects du contrôle génétique développemental des caractères du tronc sont communs à tous les bilatériens. Quand, dans toute lignée, les membres commencent à être formés, les cellules impliquées dans cette formation représentent de nouvelles proliférations dont l'origine (en termes de lignées cellulaires) est le tronc, même si leur nouvel état développemental est, en définitive, de croître en-dehors de lui. Ces cellules transportent avec elles des rangées de gènes du développement "en avant" et "en arrière", comme résultant de leur histoire clonale.

Ce genre de phénomène peut survenir deux fois ou beaucoup de fois dans l'histoire phylogénétique.

Messages évolutionnistes émergents.

Un message évolutionniste émergent apparaît clairement. La complexité d'un réseau de gènes et de produits de gènes interactifs qui fait le développement indique que beaucoup de pressions de sélection agissant sur un gène du développement sont probablement internes (i.e. en relation avec les interactions avec d'autres gènes) plutôt qu'externes (i.e. directement en relation avec la densité de population, les ressources en alimentation, la température ou d'autres variables environnementales). Cette "sélection interne" a été généralement sous-

estimée, même ignorée dans beaucoup d'exemples, dans la théorie néo-darwinienne, comme l'a fait remarquer Whyte (1965).

Plusieurs messages additionnels émergent des études actuelles d'examens comparatifs de la génétique du développement et l'un d'eux – l'importance de la co-évolution – est relié directement avec le concept de sélection interne. Dans la biologie conventionnelle de l'évolution – ce qui signifie se concentrer sur les agents sélectifs externes – une distinction importante entre les différentes sortes de changement évolutif est celle qui est faite entre des situations dans lesquelles l'agent sélectif lui-même peut évoluer et celles dans lesquelles il ne peut pas évoluer. Dans le premier cas la causalité est bi-directionnelle et on a un processus co-évolutionniste. Ceci a été beaucoup étudié en relation avec divers types d'interactions interspécifiques incluant la compétition, la prédation et le parasitisme. L'équivalent d'une telle "co-évolution externe" est la "co-évolution interne" des gènes du développement dont les produits inter-réagissent. Un changement évolutionniste initial affectant tout point particulier dans un réseau de telles interactions pourrait avoir des conséquences sélectives qui se ramifient en-dehors du point initialement affecté, et tous les changements qui en résultent ailleurs pourraient diriger en retour la pression de sélection sur le "point initial". Des études sur ces processus de co-évolution interne ont débuté, elles auront, sans doute, une importance considérable dans le futur. On peut anticiper en posant des questions clés comme y a-t-il une directionnalité prédominante des changements évolutionnistes impliqués, peut-être plus souvent des gènes d'amont vers ceux d'aval que vice versa ?

Les autres messages évolutionnistes émergents ont été discutés précédemment. On peut en faire ici un bref rappel. Par rapport aux modalités : le règne animal est, bien sûr, monophylétique et caractérisé par des homologues qui se superposent. Par rapport aux mécanismes : les changements de l'architecture inter-réactionnelle et des modalités d'expression des gènes du développement sont à la base de toute divergence de l'ontogenèse/morphologie ; comment de tels changements surviennent dépend de beaucoup de choses, parmi elles la taille de la séquence d'ADN reconnue par un agent de contrôle tel qu'un facteur de transcription ; quand des mutations sont envisagées dans un contexte développemental, la fausse "dichotomie" micro/macro disparaît ; la duplication génique est de grande importance, particulièrement dans l'origine des métazoaires et les stades initiaux de la diversification des plans d'organisation.

Si l'on revient à l'image de la "matrice" avec des colonnes qui sont ou bien les mécanismes développementaux, ou bien les gènes du développement et dont les lignes sont les espèces, s'il est exact qu'il y a typiquement moins de variations allant vers le haut ou vers le bas d'une colonne qu'il n'y en a en traversant une ligne, alors ceci est en faveur de l'établissement de différents types de gènes du développement (et de mécanismes) à un stade très précoce de l'évolution des métazoaires. Ceci est alors suivi par les divergences de lignée impliquant des changements morphologiques qui sont basés sur la modification des voies dans lesquelles les gènes développementaux déjà disponibles et les mécanismes agissent. Cette opinion a de nombreuses connections à travers la discipline nouvelle (et déjà très hétérogène) de la biologie évolutionniste développementale : du zootype basé sur la génétique de Slack et al. (1993), à l'explosion Vendrien/Cambrien basé sur la paléontologie (Valentine 1994, Fortey 1996, Wray 1996), à la théorie de la complexité basée sur le tableau de l'évolution étant "dramatique" en premier, ensuite décroissant et se tortillant avec des détails de Kauffmann (1995).

L'origine des plans d'organisation : une perspective populationnelle.

Arthur (1997) envisage ici l'action de la sélection et des agents auxquels elle est confrontée.

Le contexte phylogénétique, écologique et ontogénétique.

Le règne animal est monophylétique d'où il y a eu une période précoce de 50 Ma pendant laquelle toutes les nouveautés morphologiques majeures sont survenues. Les premiers animaux étaient simples et leurs ontogénèses simples et plus flexibles au plan de l'évolution que plus tard.

Echapper à la compétition

Ici Arthur (1997) dit : « Ce qui est commun aux populations sexuées, asexuées et quelques guildes écologiques est la compétition entre les organismes concernés : intertype et intratype. Un modèle est le polymorphisme multiple de niche de Levene (1953) dont l'équivalent sont des niches d'espèces incomplètement séparées conduisant à une coexistence stable ».

Sélection interne et co-évolution développementale.

Si on considère comme point de départ un animal précoce (e.g. Vendien) qui est apparu par un changement développemental radical, invasion d'une nouvelle niche et spéciation sympatrique ou micro-allopatrique, comme vu ci-dessus. Un tel animal sera caractérisé par un faible niveau de co-adaptation interne et ceci résulte en une mortalité pré-adulte élevée.

Dans une population de tels animaux, il y aura inévitablement une variation allélique des gènes en aval des gènes précoces, dont la mutation a abouti à l'origine de cette lignée. La mortalité pré-adulte élevée sera probablement sévèrement sélective sur cette variation. Il y aura un net flux d'aval dans le processus de re-coadaptation. Cet arrangement suggère que bien que les allèles changent et aussi les liaisons entre allèles d'amont /d'aval changent, les modalités générales de telles liaisons sont a) linéaires et b) inchangées. Aucune de ces possibilités n'a probablement lieu. Bien sûr, la sélection favoriserait une densité accrue de liaisons (surtout des liaisons croisées) et causerait une diminution de la flexibilité évolutionniste pour le futur.

L'image qui commence à émerger ainsi de l'évolution développementale précoce des animaux, est une compétition entre deux processus, tous les deux sous l'effet de la sélection. D'un côté, la sélection favoriserait des altérations radicales occasionnelles de l'ontogénèse, mais d'un autre côté, la sélection favoriserait une canalisation accrue, des liaisons croisées, un endiguement génératif et ainsi de suite.

Le processus de « re-coadaptation » est dirigé par la sélection qui est a) directionnelle b) positive (dans le sens de l'expansion d'un nouveau variant d'une fréquence négligeable à la fixation) c) interne dans le sens de Whyte (1995) comme vu dans la section précédente. Les critiques répondent que toute sélection est externe car tous les organismes habitent des environnements particuliers. Envisager la sélection interne ne signifie pas être protégé de la sélection externe. Cette vision est plutôt basée sur l'idée que les changements sélectifs impliqués ne furent pas environnement spécifique. Ils auraient pu survenir dans tout environnement viable pour l'organisme concerné.

Une fois un nouveau plan d'organisation établi par un mélange (et une interaction entre elles) de sélection positive externe et positive interne, il est alors stabilisé et maintenu largement par la sélection négative interne. Ce qui signifie que lorsque le nouvel état de caractères embryologiques devient « fermé » avec succès, de nouvelles mutations vont tenter d'endommager cette intégration développementale nouvellement créée. Par certains aspects, le maintien de ce plan d'organisation est de plus grand intérêt que son origine. Tous les

caractères phénotypiques ont une origine évolutionniste, mais seulement un très petit nombre d'entre eux – les caractères des plans d'organisation – sont maintenus pour des centaines de millions d'années.

Arthur conclut en disant : « Rien de tout cela ne doit être considéré comme voulant amoindrir l'importance de la sélection externe. Bien que j'ai eu peu à dire dans ce chapitre sur l'action de la sélection externe sur la variation phénotypique quantitative, l'adaptation aux environnements, ou sur la divergence d'espèces sœurs par spéciation allopatrique, je crois que ces processus sont ubiquitaires et qu'ils surviennent pendant la phase de prolifération des plans d'organisation sur laquelle je me concentre, aussi bien qu'avant elle et depuis elle. Je ne souscris pas à l'opinion de Willis (1940) disant que l'évolution a d'abord construit les plans d'organisation et a seulement commencé à bricoler plus tard les détails ».

Types de changements génétiques

Les représentants actuels des divers plans d'organisation (e.g. insectes versus crustacés ; chordés versus échinodermes) divergent depuis un stade oncogénétique très précoce dans les modalités d'expression des gènes-clés du développement et, par conséquent, dans leurs trajectoires développementales. Bien qu'on ne puisse pas en être certain, il semble pourtant inévitable que les représentants des plans d'organisation du Vendien ou du Cambrien divergèrent de manière égale dans leurs ontogénèses. Ce qui signifie que la séparation ontogénétique précoce était un caractère de la divergence originelle des plans d'organisation, même si elle a été complétée par des changements ultérieurs survenant dans une ou les deux lignées depuis la divergence.

La vision générale qui émerge alors a deux aspects : 1) les bifurcations taxonomiques majeures et mineures n'impliquent probablement pas différentes sortes de changements à la fois aux niveaux individuel et populationnel ; 2) cette différence prend la forme d'un nombre de modalités reliées statistiquement, elle n'est ni "singulière" ni "absolue".

Dérive, conduction et mutation dirigée

Dans ce qui précède ont été mis en avant l'importance de la sélection pour répandre les changements développementaux au plan de la population. Mais trois autres agents peuvent potentiellement entraîner une telle expansion.

Le rôle de la dérive génétique dans l'évolution a été sérieusement sous-estimé – particulièrement dans le contexte de grandes populations – avant la théorie neutre de Kimura (1968, 1983). Cependant, il est peu probable que des mutations produisant un changement développemental soient neutres.

Il y a 20 ans les discussions sur la "dérive méiotique" étaient restreintes à quelques exemples chez la souris et la drosophile. Puis, on a invoqué une "conduction moléculaire" (Dover 1982 ; 1986) dans laquelle des processus de flux génomique comme la conversion génique biaisée dirigerait la fréquence des variants à la fois dans les familles de gènes et dans les populations. Peut-être que le mécanisme moléculaire le plus contraignant avec direction inhérente est celui de la transposition duplicative d'éléments mobiles.

A présent, il y a des preuves nombreuses en faveur du rôle joué par les éléments transposables pour produire des mutations. Mais très peu de preuves pour leur donner un rôle pour entraîner une dispersion au plan population des nouveautés développementales.

Il n'y a aucune preuve que les mutations dirigées ou induites par la sélection chez les eucaryotes unicellulaires (Hall 1992) surviennent chez les multicellulaires et contribuent à l'évolution du développement. En général, l'idée de mutation dirigée demeure controversée.

Création versus destruction

Du point de vue évolutif, mutation (qui donne naissance à une voie développementale modifiée et ainsi à un individu morphologiquement différent) et sélection qui gouverne la présence de tels individus dans la population, sont complémentaires.

Beaucoup de lignées n'ont pas subi une augmentation significative de la complexité visible. Mais pour la théorie évolutionniste, la complexité adaptative représente une œuvre centrale. Il paraît alors étrange que le courant principal de la théorie néo-darwinienne soit venu à considérer la sélection naturelle comme le mécanisme primitif causant le changement évolutif. La sélection naturelle est une force déstructurée qui n'agit que pour éliminer. Bien sûr, la sélection positive directionnelle diffère de sa contrepartie négative (ou purificatrice) en ce sens qu'elle élimine le type ancien, non le nouveau. Mais, même ainsi, elle ne crée pas le type qui explique l'origine et la diversification d'organismes fabriqués sur la base de la sélection destructrice de variants génétiques/développementaux dont la production initiale a été traitée, pour la plus grande partie de "boîte noire".

Les forces destructrices ont été favorisées. Wright (1931) s'est particulièrement intéressé à la dérive génétique et le pouvoir de la dérive, pour expliquer beaucoup d'aspects de l'évolution moléculaire, a été élucidé par Kimura (1983). Mais comme la sélection, la dérive agit seulement pour détruire. Beaucoup de paléontologistes ont attiré l'attention sur les taux d'extinction de base et surimposés à eux à l'occasion des extinctions de masse. Pourtant, dans d'autres situations, la sélection agissant en conjonction avec d'autres processus peut agir de manière créatrice. Un bon exemple en est donné par le concept d'assimilation génétique de Waddington (1953) dans lequel un caractère phénotypique produit initialement seulement comme une réponse à quelque signal environnemental, devient constitutif. Egalement, paradoxalement, la sélection sur les lignées qui survivent à une extinction de masse (la combinaison de deux agents destructeurs) peut amener à des radiations explosives de nouveaux types. Mes même dans ces cas, le mécanisme qui produit à la fois les nouveaux génotypes et les nouveaux phénotypes se situe ailleurs – à nouveau la sélection modifie surtout les fréquences et élimine les variants "anciens" et transitoires.

On retourne ici à la théorie principale évolutionniste dans laquelle les effets des mutations ont été négligés. Pour sa plus grande partie, il est admis que des mutations non spécifiées surviennent au hasard et qu'elles vont fournir la variation quelconque qui est nécessaire pour l'action de la sélection (Arthur, 1997).

Comment les mutations modifient-elles les voies développementales ? Pourquoi le rôle de la mutation qui crée de nouvelles trajectoires développementales a-t-il contribué si peu à la vision prédominante du monde néo-darwinien. Il y a au moins deux raisons à cela :

- la première, comme déjà vu, a été de diviser les mutations en "micro" et "macro" sur la base de si oui ou non leurs effets développementaux sont individuellement reconnaissables et de considérer que seules les premières sont impliquées dans le changement évolutif.

- deuxièmement, la théorie darwinienne triompha dans la deuxième moitié du 19^{ème} siècle par deux visions alternatives : celle de la création spéciale (spécial signifiant chaque espèce individuellement) et celle de Lamarck dans laquelle les efforts propres des

organismes (e.g. pour acquérir des aliments) ont un effet créatif sur les voies du développement de leurs descendants.

Le temps est mûr pour une démarche majeure pour augmenter notre compréhension du côté créatif de l'évolution et de corriger le côté de guingois de la théorie existante (Arthur, 1997).

Gould (1977b) a attiré l'attention sur trois éternelles métaphores de la paléontologie : interne/environnement, graduel/ponctué et progression/en plateau. Pourtant l'axe création/destruction semble aussi important que les trois autres.

Mutationnistes versus Sélectionnistes : un débat prolongé

Au début du 19^{ème} siècle, il y avait un grand désaccord sur l'importance relative de la mutation et de la sélection pour conduire le changement évolutionniste. Ceci était lié à la question de savoir si la sélection agit habituellement sur la variation phénotypique continue observée dans toutes les populations naturelles ou sur des mutations occasionnelles de grand effet dont les conséquences phénotypiques sont telles qu'elles sont reconnaissables individuellement et mettent les organismes qui en sont porteurs, bien en-dehors de la distribution des phénotypes caractérisant le reste de la population.

Arthur (1997) écrit que : « les sélectionnistes tels Weldon (1901) et Poulton (1908) épousèrent la première opinion et s'allièrent avec Darwin et Wallace. Les mutationnistes tels Bateson (1894), de Vries (1910) et Gates (1915) prirent la version alternative et s'allièrent avec Mendel. Les premiers l'emportèrent. Mais une autre perspective sur le débat est que les deux camps étaient dans l'erreur, et ceci pour deux raisons : 1) il n'y a pas de distinction claire entre les mutants du type qu'étudia Mendel et la variation continue préconisée par Darwin et Wallace. Toutes les gradations existent entre les extrêmes "macromutants" (tels que les transformations homéotiques des insectes) et d'imperceptibles différences de la longueur du corps ou d'autres caractères quantitatifs. Il y a un continuum de continu à discontinu. 2) aucune des écoles de pensée n'incorpora un élément "directionnel" dans la nature du changement évolutif. Les sélectionnistes pensèrent que, virtuellement, tous les événements de spéciation, à chaque stade de l'évolution, impliquaient uniquement la sélection sur une variation continue alors que les mutationnistes pensaient que, virtuellement, tous ces événements, à nouveau à travers le temps évolutionniste, étaient basés sur la survenue de phénotypes mutants discontinus. Les opinions présentées ici sont, d'un côté, intermédiaires entre les vues des sélectionnistes et des mutationnistes et, d'un autre côté, fondamentalement différents des deux.

La perception répandue que les sélectionnistes gagnèrent a eu un effet collatéral malheureux : la négligence du rôle créatif des mutations.

Un aspect majeur du débat est la question de ce qui détermine la direction du changement évolutif. Il n'y a pas de claire distinction entre micro et macromutation et les deux camps ont manqué de reconnaître que les contributions relatives des mutations et de la sélection sur la direction morphologique prise par une lignée, a pu changer systématiquement au cours du temps évolutionniste. Les récentes approches à cette question se sont concentrées autour de l'idée d'espace morphologique quantifié : c'est ce que Arthur (1997) propose d'envisager maintenant.

La structure d'un espace morphologique.

Dans les cas de la structure d'un espace morphologique les n-caractères (morphologiques et environnementaux) peuvent être très variés et pourraient inclure, par exemple, le nombre de cellules, le nombre de types cellulaires, la forme de symétrie, le

nombre et le type de segments et d'appendices et ainsi de suite. Alors que toute forme adulte est un point unique sous ce concept, un organisme en développement passe par une série de formes et ainsi représente une trajectoire d'une longueur et d'une forme particulières. Les changements évolutionnistes de morphologie peuvent être représentés comme des déviations d'une trajectoire initiale. Il faut faire la distinction entre espace morphologique occupé et occupable.

Création et destruction

La vision simple de la mutation comme processus créateur et de la sélection comme processus destructeur est une grande simplification.

Alors que les mutations sont généralement créatrices en ce sens qu'elles produisent de nouvelles séquences d'ADN, et souvent de nouveaux produits de gènes et de réseaux développementaux, celles qui produisent des gènes tronqués et/ou une ontogenèse abortive sont clairement destructrices. Le côté créateur de la sélection est plus difficile à percevoir et demande le temps long. Dans le temps court, les seuls résultats possibles de la sélection quel que soit le stade du cycle de vie sur lequel elle agit, sont : a) des changements des fréquences relatives de variants pré-existants et b) l'extinction locale de l'un d'eux.

Pourtant, dans le temps long, il y a un aspect créatif de ce processus en déplaçant de nouvelles mutations d'une fréquence basse à une fréquence élevée et ceci est plus que de créer simplement une nouvelle sorte de population, bien que cela en soit une partie. L'importante créativité ne devient apparente qu'après la survenue qui s'en suit de nouvelles mutations (au même loci ou à des loci différents).

Effectivement, la sélection agit comme une sorte de système mutation-accumulation. Si une mutation initiale survient et si elle est sélectivement neutre, alors l'issue la plus probable est qu'elle va dériver erratiquement par une très basse fréquence dans plusieurs générations et ensuite disparaître à nouveau. Si une seconde mutation survient quelques générations après une première qui s'est comportée ainsi, il y a alors trois possibilités : a) la première mutation a bien été perdue ; b) la première mutation est toujours présente mais les modalités de croisement sont telles que les deux ne se retrouvent pas ensemble chez un individu avant que l'une d'elles soit perdue ; c) elles arrivent ensemble par chance. On peut concevoir que la combinaison formée par c) peut être avantageuse malgré le fait qu'aucune des deux mutations ne soit individuellement avantageuse, mais la probabilité de c) est plutôt faible et elle est une fonction déclinante de la longueur de la période qui sépare la survenue des deux mutations.

D'un autre côté, si la première mutation est avantageuse et est dispersée dans la population par une sélection positive directionnelle, la mutation suivante a plus de chance de survenir chez un individu déjà porteur de la première. Bien sûr la probabilité que les deux surviennent ensemble chez un individu est maintenant une fonction croissante.

Le "système accumulation" continuera indéfiniment, fabriquant des combinaisons de beaucoup de mutations à beaucoup de loci sur de longues périodes du temps évolutif. Ainsi, la sélection est à la fois créatrice et destructrice. Ainsi si des phénotypes composites bien adaptés et co-adaptés peuvent être produits par la sélection par accumulation de mutations individuellement adaptatives, la sélection ne peut pas construire des phénotypes composites bénéfiques qui résulteraient d'autres sortes de combinaisons de mutations. Ceci rejoint le point discuté dans la section précédente qu'il y a probablement des niches d'espace morphologique potentiellement occupables qui ne sont jamais "envahies" à cause du manque de routes viables vers eux. Dans ce contexte, l'ordre d'apparition des différentes mutations peut être très important.

Comme on l'a vu, lorsque de nouvelles niches d'espace morphologique sont envahies, la seule manière que cela survienne est par une nouvelle trajectoire ontogénétique avec des processus à la fois de mutation et de sélection sous-jacente. Les modalités statistiques de la production de telles trajectoires à la fois sur les échelles développementales et évolutionnistes sont d'un grand intérêt. Ceci peut être examiné par des comparaisons des voies développementales entre taxa de différents rangs. C'est ce que Arthur (1997) propose de voir :

Ontogenèse et phylogenèse "revisitées".

A la fois, l'ontogenèse et la phylogenèse sont, par certains aspects, des processus hiérarchiques. Ce qui peut être maintenant décrit comme évo-dévo sont les relations entre ces deux hiérarchies. A l'intérieur de chaque trajectoire ontogénique, la destination de différents groupes de lignées cellulaires diverge d'une manière hiérarchique. Les destinations divergentes précoces amènent à des différences majeures comme les contributions aux extrémités antérieures et postérieures de l'animal, alors que les distributions divergentes tardives résultent en des différences plus subtiles, telle que la contribution à une partie particulière du tissu de l'aile plutôt qu'à une autre partie adjacente. Les gènes contrôlant ces différentes divergences développementales sont différents du temps ontogénétique. La divergence évolutionniste dans les gènes agissant précocement survint plus tôt dans l'histoire phylogénétique et produisit les plans d'organisation majeurs qui sont reconnus comme caractérisant les différents phyla ; alors que les changements évolutionnistes dans les gènes tardifs survinrent plus tardivement et donnèrent naissance à des changements développementaux moins majeurs qui caractérisent les taxa placés hiérarchiquement au rang inférieur dans les phyla. Cette nette inter-hiérarchie est certainement une super-simplification. Cependant, Arthur (1997) pense que « la sélection est à la fois complexe en ce sens qu'elle implique six hiérarchies et non seulement deux, et désordonnée au sens où elle prend un aspect statistique (ou plusieurs modalités interconnectées) plutôt qu'une correspondance nette et claire...

Avant d'expliquer pourquoi nous devons avoir 6 hiérarchies, il faut définir hiérarchie : toujours dans ce terme est l'idée de plusieurs niveaux, en un certain sens de supérieur à inférieur. Quelquefois surimposé sur ceci, est l'idée que toute catégorie unique à un niveau élevé en inclut plusieurs de niveaux inférieurs. Dans le cas de gènes contrôlant le développement d'un organisme particulier : s'il y a, bien sûr, une série de niveaux-précoces, intermédiaires, tardifs, alors le système est hiérarchique du moins dans un sens qu'il soit également divergent, en ce qu'un gène précoce contrôle plusieurs gènes tardifs. Cette idée est ancienne. Cependant de récentes avancées dans la systématique et la biologie du développement, respectivement l'arrivée de la cladistique et les données de la génétique développementale comparative, ont donné une nouvelle lumière et rendu possible l'approche du problème sous une perspective quelque peu différente.

De deux hiérarchies à six

Un soutien pour la logique sous-jacente à l'approche cladistique de l'évolution et de la taxonomie est donné dans le premier chapitre de Hennig (1981). Hennig s'y concentre intensément sur la non-correspondance potentielle et dans certains cas réelle, entre le changement généalogique et morphologique dans l'évolution. Des lignées qui se séparent précocement dans la phylogenèse devraient, comme on s'y attend, typiquement être représentées aujourd'hui par des espèces dont la disparité morphologique est plus grande que celle entre des espèces dont les lignées se sont séparées plus récemment. Mais ceci n'est pas nécessairement le cas, et il y a beaucoup d'exemples d'une perte de la correspondance morphologique généalogique. Le plus fameux est, peut-être, la restructuration morphologique

prononcée associée avec l'origine des oiseaux, bien que *Aves* soit un clade ayant divergé relativement récemment parmi les tétrapodes.

Au niveau des plans d'organisation majeurs des animaux, il y a une bonne correspondance entre généalogie et morphologie. Ces plans d'organisation impliquant les 35 ou quelques 35 phyla animaux ont tous pris leur origine très anciennement dans le clade animal, au moins 500 Ma et peut-être plus tôt. Pour les plantes, la correspondance est moins bonne. Les plans d'organisation des angiospermes sont apparus plutôt tardivement dans la phylogenèse (130 Ma).

Une distinction largement parallèle – morphologique *versus* généalogique – peut être faite à l'intérieur de l'ontogenèse d'un individu. Tout organisme multicellulaire est produit par des modalités d'embranchement de lignées cellulaires. Cet embranchement est, bien sûr, une hiérarchie généalogique divergente de cellules. Comme son équivalent phylogénétique, il peut ou non avoir une relation simple avec sa hiérarchie correspondante de changement morphologique. Curieusement, on a trouvé des modalités largement parallèles de correspondance et de non-correspondance à l'intérieur du domaine ontogénétique et à l'intérieur de son équivalent phylogénétique ; il y a une période d'intense créativité morphogénétique associée avec l'embranchement précoce de la hiérarchie des lignées cellulaires s'étendant du clivage et de la gastrulation jusqu'à l'organogenèse précoce. Cela fait un grand parallèle avec la créativité des plans d'organisation précoces associés avec l'embranchement généalogique précoce des lignées phylétiques. Mais, il y a également des exceptions. Un changement morphologique prononcé peut quelquefois survenir relativement tardivement dans l'ontogenèse, comme dans le cas de la métamorphose des insectes holométaboliques. Ceci est l'équivalent de l'exemple vu des oiseaux.

« Ainsi, en distinguant entre morphologie et généalogie à l'intérieur des domaines à la fois ontogénétiques et phylogénétiques, nous sommes passés de deux hiérarchies à 4. Les deux qui restent émergent lorsque l'on concentre son attention sur les gènes et, en particulier sur a) la hiérarchie de gènes contrôlant le développement d'un organisme individuel et b) la hiérarchie des changements génétiques caractérisant les divergences phylogénétiques successives du néoproterozoïque jusqu'au présent (Arthur, 1997) ».

Arthur dit ensuite qu'il faut se poser, ici, une question cruciale, celle de savoir si une hiérarchie est un modèle approprié. Si on considère le contrôle d'une ontogenèse individuelle, une image extrême est que chaque phase temporelle du développement intéresse sa propre et unique série de gènes contrôlant les modalités de la prolifération cellulaire (et de la différenciation). Il n'y a aucune correspondance (pas de hiérarchie) : chaque gène impliqué dans le contrôle de l'ontogenèse a sa propre période caractérisée d'expression, plus ou moins longue, ou intermittente, survenant ainsi à des stades développementaux dispersés. Arthur (1997) propose que les vraies modalités soient quelque part entre ces deux extrêmes. Selon cette opinion, il y a une hiérarchie génétique constituant le développement, mais cette opinion est "polluée" par des "parasites". Certains gènes du développement sont réutilisés à divers stades de l'ontogenèse. Cela semble même commun. Par exemple, le complexe *achaetes*, qui est impliqué dans le développement du système nerveux central embryonnaire de *Drosophila*, est également impliqué dans la variation continue mineure du nombre de soies de l'adulte.

L'autre vue extrême ne peut pas être éliminée avec certitude à ce stade, si l'on pense en termes d'interactions cellulaires localisées, car il est possible, à chaque stade du développement, que les mêmes gènes soient impliqués, lorsqu'un phénomène particulier subit une récurrence. Les gènes cadhérines cessent d'être exprimés avant les mouvements cellulaires, que ce soit à la gastrulation ou à un stade tardif de l'ontogenèse.

Il est bien difficile à répondre à la question de savoir si les changements génétiques caractérisant le développement de l'évolution ont également une composante hiérarchique. Par exemple, on doit se demander si les gènes qui ont un rôle précoce dans l'ontogenèse étaient plus impliqués dans les divergences évolutionnistes précoces (e.g. Vendien/Cambrien) que dans ces divergences tardives ; mais la question est compliquée par le fait que ce qui constitue un gène agissant tôt, peut être lui-même sujet à changement évolutionniste. De tels changements peuvent survenir soit par des changements évolutionnistes à des périodes d'expression génique au cours d'une période ontogénétique fixée ou par des changements au cours de la longueur de la période ontogénétique elle-même. Les premiers incluent ceux qui accompagnent une co-optation génique pour un nouveau rôle développemental. Roth (1988) a nommé ce phénomène "piraterie génétique". Il est possible que le gène bicoïde de la drosophile en soit un exemple.

Et Arthur conclut en disant :

« Il y a ainsi 6 hiérarchies dans les modalités (3x2) (morphologie, généalogique, génétique) x (ontogenèse, phylogenèse) ».

Des modalités générales importantes.

Parmi les nombreuses modalités générales, Arthur (1997) se concentre maintenant sur une question plus spécifique qui pourrait être posée : l'origine des plans d'organisation animale dans le Néoprotozoïque et/ou Cambrien (et les sous-plans qui s'en suivent) explique-t-elle des changements développementaux qui furent distribués différemment à travers l'ontogenèse que ceux caractérisant les événements de spéciation actuels ? La réponse est complexe. Arthur (1997) l'approche en partant de Von Baer, mais il va finalement rejeter les lois de Von Baer.

Prospective étendant la synthèse

Ni lassitude ni hérésie

La théorie évolutionniste néo-darwinienne ou "synthèse moderne" est un édifice théorique qui manque d'une composante développementale. Une réaction de lassitude est quelquefois engendrée : « Oui quelques briques manquent, mais elles seront éventuellement découvertes et insérées » (Gould, 2002). A l'inverse, des critiques accablantes impliquent que tout l'édifice doit être détruit et remplacé par un autre, ce qui est vu comme une hérésie. Il n'y a pas que quelques briques qui manquent mais toute une partie. Ceci peut être construit et intégré à l'édifice existant sans le faire s'effondrer.

Complétant le cercle évolutionniste

Arthur (1997) dessine les disciplines variées contribuant à une compréhension générale de l'évolution comme formant un cercle (figure 14) qui indique que la partie qui doit être incorporée représente 1/3 de l'ensemble. Cette estimation est subjective. Si l'on tourne autour de ce cercle conceptuel, dans le sens des aiguilles d'une montre, en démarrant au point marqué X, on va trouver ce qui suit :

On commence avec les études classiques de mutations qui sont le matériau brut de l'évolution, elles fournissent la variation développementale sans laquelle la sélection ne pourrait rien faire. Certaines de leurs propriétés dominance/récessivité peuvent être élucidées par les croisements de laboratoire standards dans la transmission génétique. Elles peuvent être réalisées avec des mutations qui ne sont pas généralement trouvées comme ségrégeant comme polymorphismes naturels (e.g. vestigial chez *Drosophila*) car leurs effets sont

délétères, ou avec celles qui contribuent à de tels polymorphismes (e.g. Adh chez *Drosophila*, pigmentation chez *Cepea* ou groupes sanguins chez les mammifères).

EVOLUTIONNISTE

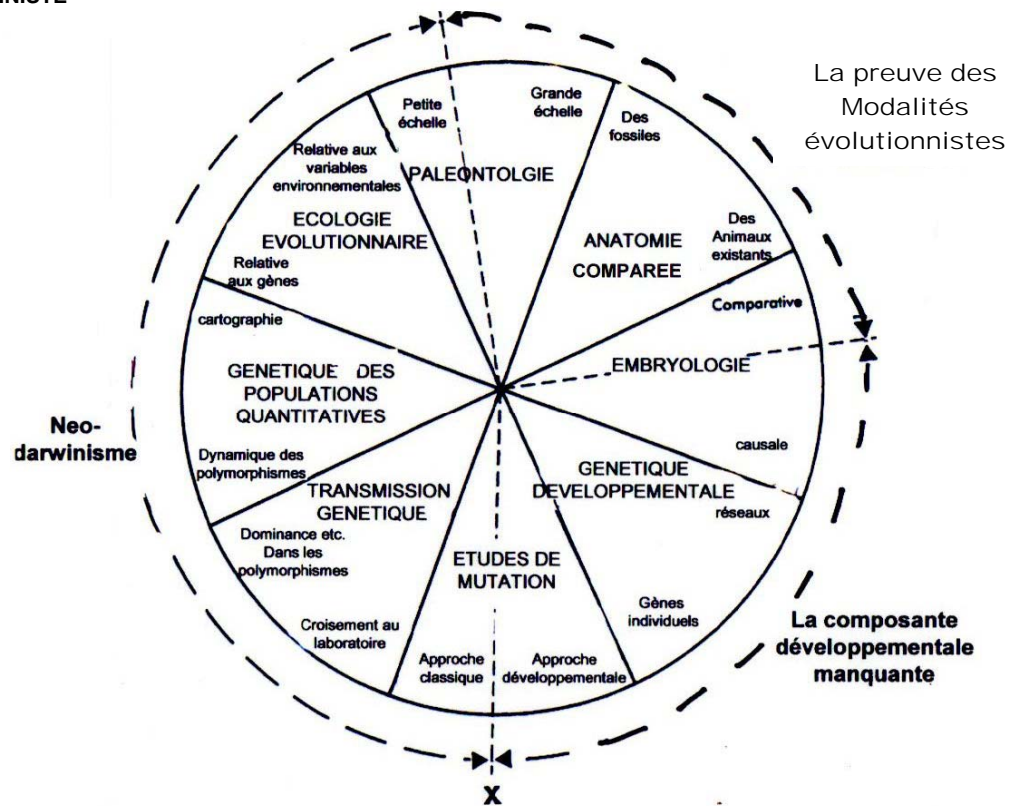


Fig. 14 – Le cercle de la théorie de l'évolution.

Chaque contribution représentée par un segment, est une tête de chapitre (en majuscules). Les modalités (en minuscules) se réfèrent aux variations à l'intérieur de chaque segment ; QTL : quantitative trait loci ; X point de départ du parcours.

Ensuite, on entre dans le territoire de la génétique classique des populations. Ici on observe les aptitudes de la sélection et de la dérive à faire dévier les fréquences de l'équilibre d'Hardy-Weinberg et de causer des changements évolutifs, en conduisant certains allèles à la fixation. La plupart des caractères phénotypiques adaptatifs (e.g. la taille de l'organisme) ne sont pas dus à l'effet d'un seul locus, mais aux effets de beaucoup de QTLs (loci de caractère quantitatif) qui se combinent souvent de manière non additive, épistatique. Ici, interviennent les généticiens quantitatifs. Les modalités de variation des caractères quantitatifs à l'intérieur et entre les populations naturelles attirent l'attention sur l'écologie évolutionniste. Certains de ces traits étudiés sont morphologiques (e.g. taille du bec, largeur du crâne, taille générale du corps), certains comportementaux (e.g. sélection de l'habitat, comportement alimentaire, territorialités), alors que d'autres (e.g. largeur et localisation de la niche), relèvent des deux. Une difficulté est que des facteurs environnementaux altèrent quelquefois le phénotype directement (i.e. non via le pool génique). Une telle variation échophénotypique est souvent difficile à séparer de sa contrepartie génétique.

Des études paléontologiques à courte échelle "de lignées individuelles" (e.g. Williamson 1981) sont relativement récentes, à l'inverse des études typiques à large échelle sur des taxa plus étudiés (e.g. l'origine et la diversifications des mammifères). Une approche comparative de la morphologie d'animaux fossiles et existants produit le concept crucial d'homologie (Owen 1848) et ceci, bien sûr, élargit le phénomène vers la 4^{ème} dimension du phénotype sous la forme de l'embryologie comparative dont la loi de Von Baer est un exemple classique.

Une explication complète doit également incorporer la "cible" sur laquelle la sélection agit. En d'autres mots, il faut comprendre le développement en terme de causalité sous-jacente : à la fois cellulaire et génétique. C'est ici(par une partie de l'embryologie, toute la génétique développementale, et de retour à la mutation d'où l'on est parti) que l'on manque d'une image générale adéquate des processus en cause. L' "architecture génétique du développement" et sa variation phylogénétique sont les choses les plus importantes que l'on doit maintenant comprendre plus profondément pour avoir une explication plus complète des modalités de l'embryologie comparative, en particulier l'importance avec laquelle cette architecture inclut une composante hiérarchique, a des implications majeures pour les voies dans lesquelles le système développemental évolue.

Arthur (1997) examine quelques déficiences du cercle évolutionniste comme modèle conceptuel :

« Premièrement, la systématique est absente. Ce n'est pas un problème car en fait, la systématique envahit tout le cercle. A tous les niveaux, une approche systématique (i.e. phylogénétique) peut être prise.

Deuxièmement, les caractères physiologiques et comportementaux ne sont pas explicitement pris en compte. A nouveau, ceci n'est pas un problème, car les caractères ont une architecture génétique, une ontogenèse, une histoire phylogénétique.

Finalement, le "modèle du cercle" prend le risque de sous-estimer les liens importants entre les aires qui n'occupent pas des segments adjacents et ils sont nombreux. Un exemple en est fourni par les loci géniques qui apparaissent à la fois comme "gènes individuels" dans le segment génétique développemental et comme QTL dans le segment génétique des populations et quantitative. La voie dans laquelle beaucoup de gènes ont des rôles développementaux doubles ou multiples est une composante importante de l'architecture génétique générale de l'ontogenèse de l'œuf à l'adulte.

Comme l'indique la figure 14, les divers segments du cercle peuvent être regroupés en trois grandes parties : a) la preuve de modalités évolutionnistes à grande échelle ; b) le néo-darwinisme (mécanismes dynamiques au niveau famille et population) et c) la composante développementale manquante (de la théorie évolutionniste et bien sûr de la théorie biologique, plus généralement). Comme vu à plusieurs reprises la composante développementale a le potentiel de construire un pont entre les deux autres. Plus spécifiquement, l'explication des modalités embryologiques comparatives, comme l'indique la figure 15, doit être basée sur l'interaction entre la sélection naturelle et sa "cible", la séquence dynamique des phénotypes dont la base est l'architecture génétique du développement. Il y a beaucoup de fascinantes modalités comparatives : origine des plans d'organisation, divergence, convergence, augmentation de la complexité, évolution des formes larvaires et ainsi de suite. Aucune n'est universelle, chacune survient dans un domaine particulier. Mais les tentatives d'expliquer l'une ou l'autre d'elles en termes sélectifs uniquement, sans référence à l'architecture génétique sous-jacente, failliront finalement. D'où la nécessité de la nouvelle discipline evo-dévo ou, en d'autres mots, la nécessité d'un néo-darwinisme explicitement développemental et non développementalement agnostique.

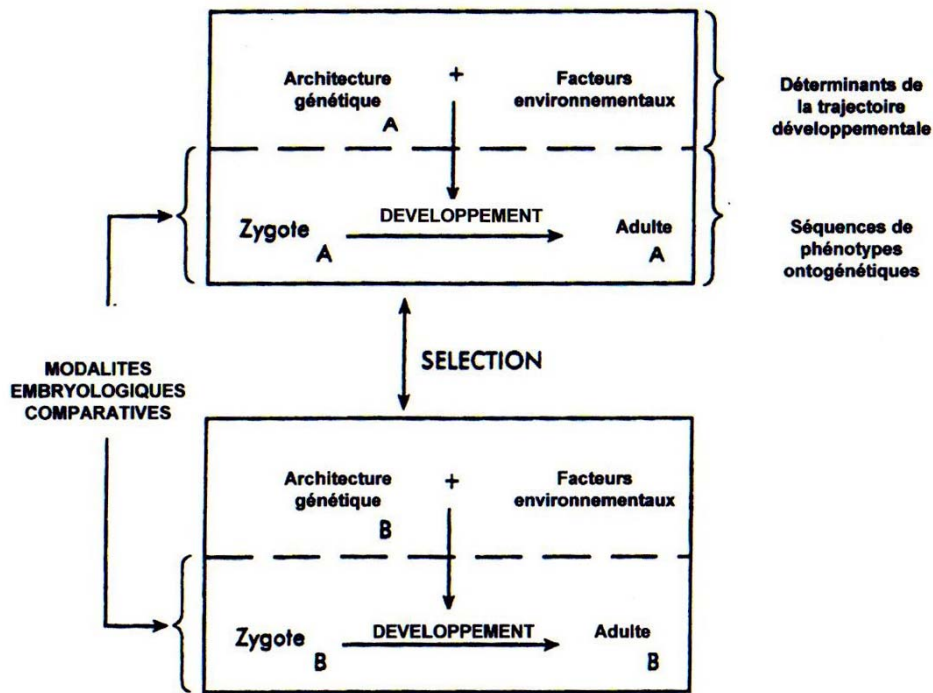


Fig. 15 Relation entre l'architecture génétique, le développement, la sélection et les modalités d'embryologie comparative. A l'intérieur de chaque organisme (e.g. La partie supérieure), l'architecture génétique du développement et certains facteurs environnementaux se combinent pour produire une « séquence » ontogénétique de phénotypes prévisibles. La sélection (interne et/ou externe) altère la fréquence relative des différents variants (A, B) d'un espace lorsque le clade se diversifie, la distribution interspécifique des variants (A, B; maintenant interprétés différemment) est ce que l'on observe comme modalités embryologiques comparatives (e.g. déviation von Baeriaenne)

En terminant son ouvrage, Arthur (1997) propose les principaux thèmes d'évo-dévo qu'il énumère dans le Tableau 6.

Tableau 6. Les principaux thèmes de la biologie développementale évolutionniste.

-
- Duplication génique et divergence dans des gènes développementaux majeurs pouvant avoir été particulièrement importants dans les stades précoces de la prolifération des plans d'organisation.
 - Des changements dans l'architecture inter-réactive et les modalités d'expression de tous les gènes contrôlant le développement ont été importants durant l'évolution.
 - Une classification plus sophistiquée des effets développementaux des mutations doit être développée. La fausse distinction entre mutations « micro » et « macro » doit être abandonnée.
 - La théorie évolutionniste doit reconnaître le rôle de la sélection interne et la co-évolution des gènes développementaux-interactions. Associés à cela les facteurs internes ne sont pas toujours des contraintes négatives mais peuvent également être des forces positives évolutionnistes.
 - Il doit y avoir une plus grande importance des processus créatifs : comment des ontogénèses variantes sont produites par mutation est aussi important que comment sont-elles sélectivement criblées.
 - La nature des processus évolutionnistes a changé progressivement au cours du temps : quelques divergences ontogénétiques dans l'évolution précoce ont été plus dramatiques (proportionnellement) que n'importe laquelle de leurs contreparties phylogénétiquement tardives, bien que même dans l'évolution précoce, la plupart des divergences ontogénétiques furent probablement subtiles.
 - Associés à cela, les changements génétiques/développementaux impliqués dans les origines anciennes des plans d'organisation animaux n'étaient pas identiques à ceux qui caractérisent les spéciations actuelles typiques.
 - Les espaces, les phénotypes relativement simples mais multicellulaires et les ontogénèses pauvrement canalisées furent tous des ingrédients de la radiation des plans d'organisation.
 - L'architecture génétique du développement de chaque animal particulier a une composante hiérarchique, bien que non directionnelle. Sa structure peut changer de manière différente durant l'évolution.
 - Aucune modalité embryologique comparative n'est trouvée universellement ou peut être décrite comme une loi. La divergence de Von Baer, son antithèse (convergence) et une modalité largement Haeckelienne (quasi-récapitulative) peuvent toutes être rencontrées, dépendant de la comparaison faite.
 - A l'interface entre biologie évolutionniste développementale et le courant principal de la théorie de l'adaptation externe : la sélection sur les voies dans lesquelles les systèmes développementaux réagissent aux variations environnementales (normes de réaction) est d'une importance considérable.
-

Arthur définit ensuite les voies des recherches pour le futur :

« Ce dont nous avons besoin, ce sont des observations et des expérimentations qui aident à confirmer, modifier ou rejeter les thèmes du tableau 6, ou bien d'ajouter de nouveaux thèmes. Suivent 8 suggestions spécifiques d'approches possibles. Certaines sont en cours, d'autres sont relativement nouvelles :

1. plus d'études de génétique développementale comparative étendue à plus de gènes et plus de classes de phyla. L'étude comparative de gènes interactifs devrait aider à élucider l'étendue et la nature de la co-évolution interne.
2. comprendre l'architecture génétique globale du développement de tout animal particulier i.e. le complexe achaete-scute (gènes en amont qui activent les gènes cibles en aval, qui activent d'autres gènes).
3. au niveau population, nous avons besoin de plus d'études de "polymorphismes développementaux".
4. le jeu interactif entre facteurs internes et externes i.e. le contrôle du développement par l'écologie, mais maintenant dans un sens éco-phénotypique. La réponse éco-phénotypique d'une trajectoire développementale à la variation environnementale – la "norme de réaction" de Lewontin (1974 b). L'assimilation génétique.
5. la découverte et l'interprétation de nouveaux fossiles pré-cambriens est souhaitée= plus d'analyse comparative de séquence
6. plus d'embryologie comparative des phyla moins connues
7. l'utilisation de modèles simplifiés, qu'ils soient conceptuels/illustrés ou mathématiques, avec des études sur les animaux réels. Les modèles ne peuvent servir à tester des hypothèses, leurs prédictions sont des hypothèses et il est nécessaire de les tester par l'expérimentation.
8. rapprocher la biologie évolutionniste développementale et la théorie de l'histoire de la vie.

Une illustration des propositions d'Arthur est un travail récent de Davidson et Erwin. Les progrès de la biologie moléculaire ont amené Davidson et Erwin (2006) à réinterpréter l'histoire de l'évolution et des plans d'organisation corporelle à la lumière de ces avancées moléculaires en considérant que de grands réseaux de régulation génique (RRG) qui déterminent le cours du développement animal sont maintenant décodés expérimentalement. Ces réseaux consistent essentiellement en des liaisons fonctionnelles parmi des gènes régulateurs produisant des facteurs de transcription et leurs cibles, les modules de régulation en cis dans d'autres gènes de régulation, ensemble avec des gènes qui expriment spatialement des composantes importantes de signalisation. Ils ont une structure modulaire, consistant en des assemblages de multiples sous-circuits de formes variées. Chacun de ces sous-circuits exécute une fonction régulatrice distincte dans le processus de développement. La structure des RRG est héréditaire et hiérarchisée parce que chaque phase du développement a des débuts, des stades intermédiaires et des processus terminaux progressivement à une échelle plus fine, si bien que des liaisons en réseaux opérant plus précocement ont plus d'effets pléiotropiques que ceux qui contrôlent les événements terminaux. Ces stades les plus précoces de la formation de chaque partie de l'organisme touchent la spécification du domaine de l'organisme en développement qui deviendra cette partie, suivis par la formation de la forme qui détermine sa structure morphologique. C'est seulement à la fin de ce processus que sont déployées les batteries de gènes de différenciation qui codent les propriétés fonctionnelles détaillées des parties de l'organisme.

Ces propriétés structure/fonction des RRG développementaux fournissent une approche à un problème ancien et général de l'évolution animale. Quels mécanismes sont en jeu pour expliquer le fait qu'il y a eu si peu de changement des plans d'organisation au niveau des phylums et des superphylums depuis le Cambrien Inférieur (e.g. la faune de Chengjiang) alors que, d'un autre côté, de grands changements sont intervenus ensuite à l'intérieur des phyla et

des classes (e.g. l'apparition des vertébrés tétrapodes, des insectes, des dinosaures, des formes modernes des échinoïdes et des céphalopodes) ? De plus, une modification continue caractérise le processus de spéciation.

Davidson et Erwin (2006) envisagent les propriétés fonctionnelles de différentes composantes des RRG.

Des changements dans la structure de différentes sortes de sous-circuits, à partir desquels les RRG sont construits auront des conséquences différentes sur le résultat des processus développementaux et, par conséquent, sur l'évolution. Les auteurs considèrent les classes suivantes des composantes des RRG : 1) les sous-circuits évolutionnistes non flexibles qui assurent les fonctions essentielles en amont pour fabriquer les parties données des organismes, qu'ils appellent les "noyaux" des RRG ; 2) certains petits sous-circuits, les "branchements" des RRG qui ont été cooptés de manière répétée pour différents desseins développementaux ; 3) les commutateurs qui permettent ou non le fonctionnement des sous-circuits développementaux dans un contexte donné et qui, ainsi, agissent comme des dispositifs permissibles /non permissibles (P/NP) à l'intérieur des RRG et 4) des batteries de gènes de différenciation. Ces différentes parties sont illustrées par un RRG développemental réel, le RRG endomésodermique de l'oursin (Figure 16 ci-après).

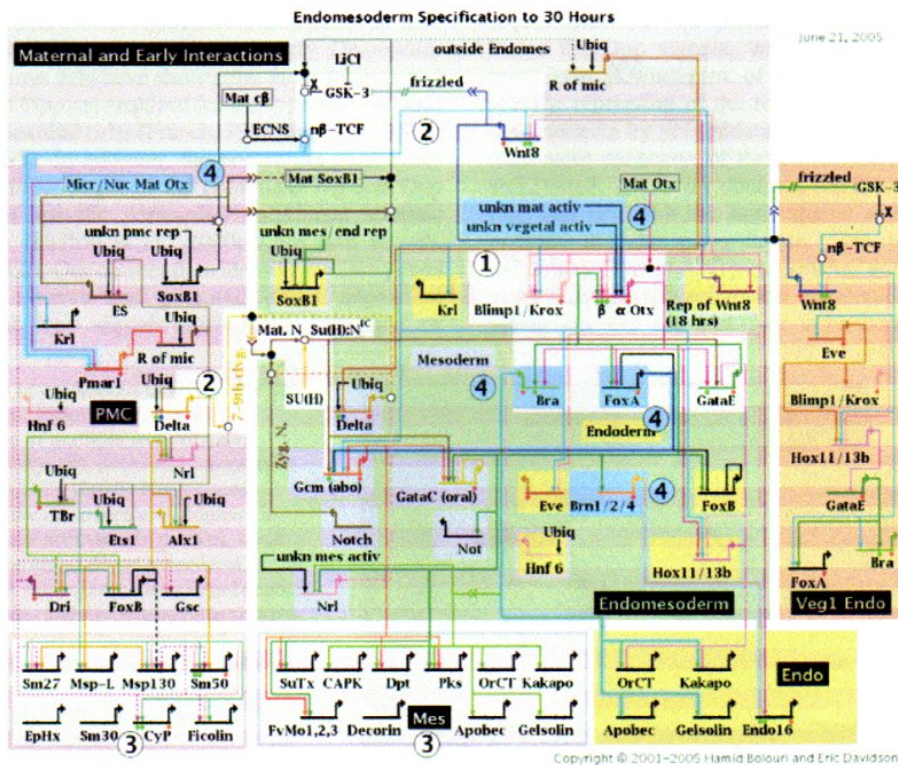


Fig. 16 – Illustrations de différentes classes des parties d'un réseau de gènes régulateurs, le réseau endomésodermique de l'oursin. 3) différenciation des batteries de gènes, ici batteries de gènes squelettogéniques et batterie des gènes de pigmentation. 2) branchements, ici le sous-circuit wnt 8-Tcf1/β-catenine et les systèmes de signalisation delta-Su(H)-Notch 4) exemples de liaison entrées/sorties : ici les signaux entrées maternels dans le gène pmar1 et l'unité de transcription otxa, les signaux répressifs du gène foxa au gène gcm, les signaux sortie du gène bra aux gènes de motilité cellulaire de l'endoderme en gastrulation et les signaux de sortie sur le "noyau" indiqué en (4) ; (1) "noyau".

Cinq propriétés peuvent être utilisées pour définir les "noyaux" des RRG : 1) Ce sont des sous-circuits de réseaux qui consistent en des gènes régulateurs (i.e. des gènes codant pour des facteurs de transcription); 2) Ils exécutent les fonctions de formation développementale requises pour spécifier le domaine spatial d'un embryon chez qui se formera une partie donnée de l'organisme ; 3) Les "noyaux" sont destinés à des fonctions développementales données et ne sont pas utilisés ailleurs dans le développement de l'organisme (bien que des gènes individuels du "noyau" soient probablement utilisés dans beaucoup de contextes différents) ; 4) Ils ont une structure particulière en ce sens que les produits de multiples gènes régulateurs du "noyau" sont requis pour le fonctionnement de chacun des modules de régulation en cis participant au "noyau" ("montage récursif"). D'où la 5^{ème} propriété du "noyau" est qu'une interférence avec l'expression de n'importe quel gène du "noyau" détruira toute la fonction du "noyau" et produira probablement le phénotype catastrophique de l'absence d'une partie de l'organisme. Le résultat en est l'extraordinaire conservation de l'architecture nucléaire.

Deux exemples de "noyaux" illustrent beaucoup de ces points.

Tous deux montrent la conservation détaillée de la structure architecturale de sous-circuits complexes à travers les immenses périodes du temps de l'évolution et tous deux sont entourés d'autres liaisons en réseau qui ne sont pas conservées (Figure 17 ci-dessous).

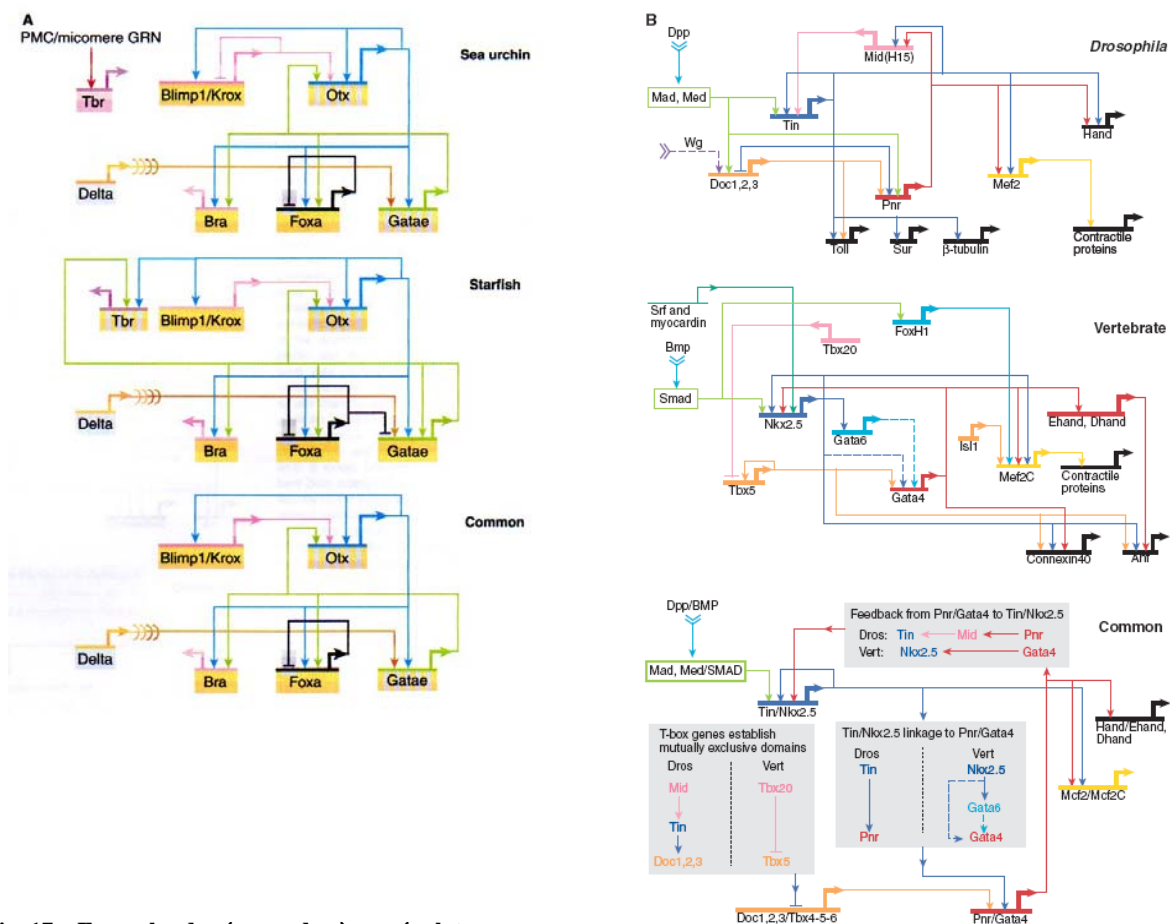


Fig. 17 – Exemples de réseaux de gènes régulateurs.

- A) "noyau" de spécification de l'endoderme commun à l'oursin et à l'étoile de mer, leur dernier ancêtre commun a vécu autour d'il y a un demi-milliard d'années auparavant. Le réseau correspondant à l'oursin est figuré en haut, celui de l'étoile de mer au milieu et l'architecture du réseau qui a été exactement conservé depuis la divergence – i.e. le "noyau" – est figuré en bas. Les lignes horizontales dénotent les modules de régulation en cis responsables de l'expression de la phase de pré-gastrulation considérée, de l'endoderme

(jaune), du mésoderme (gris) et à la fois de l'endoderme et du mésoderme (jaune et gris avec rayures). Les contributions dans les modules de régulation en cis sont dénotées par des flèches et des barres verticales.

- B) Probable spécification des "noyaux" du cœur.** Les lignes avec des tirets, dénotent les interactions possibles. *Drosophile* en haut, vertébrés au milieu et liaisons communes en bas. De nombreux gènes régulateurs participent à la formation du cœur des vertébrés pour lesquels les fonctions orthologues de la *drosophile* n'ont pas été découvertes et les cœurs eux-mêmes sont de structure très différente. Cependant, une série de gènes régulateurs sont utilisés en commun.

Le premier comprend une boucle de régénération de gènes régulateurs requis pour la spécification endodermique chez les échinodermes qui a existé au moins depuis la divergence à la fin du Cambrien, la moitié d'un milliard d'années auparavant et pourrait, bien sûr, être plus ancienne. Le second est un "noyau" de la spécification du champ cardiaque qui doit être même plus ancien, étant donné qu'il est utilisé à la fois dans le développement de la *drosophile* et dans celui des vertébrés. Ces sous-circuits opèrent pour spécifier les populations cellulaires où se formeront, respectivement, l'intestin et le cœur qui mettront en place les stades de régulation desquels dépendront les processus développementaux suivants.

Il y a de nombreux exemples additionnels dans lesquels il y a des preuves persuasives de l'existence de RRG attendant la découverte du code régulateur génomique direct. Des exemples prospectifs incluent des "noyaux" communs à tous les membres d'un phylum donné ou d'un superphylum nécessaire pour ce qui suit : spécification antéro-postérieure et médiane à latérale pour le système nerveux (chez les deutérostomes et peut-être bien chez tous les Bilateria), spécification de l'œil (chez les arthropodes), régionalisation de l'intestin (chez les chordés), développement des systèmes immunitaires (chez tous les Bilateria) et régionalisation du cervelet et spécification de la crête neurale (chez les chordés).

Les commutations consistent également en sous-circuits de RRG structurellement conservés, mais comme ils sont utilisés pour beaucoup de fonctions développementales diverses à l'intérieur d'une espèce et parmi les espèces, ces réseaux de sous-circuits ne sont pas dédiés à la formation de parties données de l'organisme. Au contraire, ils sont insérés dans de nombreux réseaux différents où ils fournissent des entrées dans une grande variété d'appareils régulateurs. Les meilleurs exemples sont les systèmes de transduction du signal dans lesquels une petite partie, chacune affectant un répertoire délimité de facteurs de transcription, est utilisée de manière répétée. Chez Bilateria, les systèmes de signalisation Wnt, TGF β , FGF, hh, Notch, EGF sont utilisés pour des myriades de fins pendant le développement.

Leur déploiement est très flexible, et même dans des processus homologues chez des animaux apparentés, ces commutations peuvent être utilisées différemment. On peut considérer, par exemple, les plusieurs douzaines de gènes TGF-beta différents chez les vertébrés amniotes exprimés différemment dans les espèces spécifiques dans les phases terminales du développement. Il s'ensuit que leurs connexions, à l'intérieur du réseau, sont évolutivement très labiles.

Les batteries de gènes de différenciation sont définies comme des groupes de gènes codant pour des protéines sous un contrôle de régulation commun, les produits de ces gènes exécutent des fonctions spécifiques d'un type cellulaire. Ces fonctions contrastent avec celles des "noyaux" et des commutateurs dont la signification est entièrement régulatrice. Les batteries de gènes de différenciation fabriquent des cellules musculaires et des biominéraux squelettiques, de la peau, des systèmes de transmission synaptique etc... Comme exemples, on a les gènes de batteries squelettogéniques et de la différenciation des cellules pigmentaires. Les batteries de gènes de différenciation ont une labilité évolutionniste inhérente. De nombreux exemples peuvent être trouvés dans les études de spéciation (Barolo et al, 2002). Ils sont à la périphérie des RRG de développement car leurs actions terminent le réseau. Ils sont

exprimés aux stades finaux de processus donnés de développement. Ils ne contrôlent pas d'autres gènes et ils ne contrôlent pas la formation progressive des structures spatiales de l'expression génique qui est à la base de la construction du plan d'organisation, en bref, ils ne fabriquent pas des parties de l'organismes. Ils reçoivent plutôt qu'ils ne génèrent des instructions développementales.

Les liaisons régulatrices en cis qui peuvent être considérées comme des dispositifs P/NP régulant d'autres réseaux de sous-circuits apparaissent comme responsables de nombreuses sortes de changement évolutionniste dans les processus développementaux. Par exemple, une forme commune de variation, qui doit être triviale au niveau régulation car elle survient même à l'intérieur des genres et des espèces, est dans la dimension des parties homologues du corps. On peut aisément imaginer que ce paramètre dépend seulement de la mise en action d'une liaison entre un gène régulateur du réseau contrôlant la formation de la partie du corps et une cassette du cycle cellulaire ; bien sûr, de telles liaisons sont explicitement connues, par exemple, dans le réseau génique régulant le développement de l'hypophyse où la cible sont les gènes contrôlant le cycle cellulaire. Ici, le gène régulateur *pitx 2* active spécifiquement les gènes de contrôle du cycle cellulaire *cyclin D1*, *cyclin D2* et *c-myc*. Beaucoup de fonctions des gènes *hox* se situent dans cette classe. Ils agissent pour permettre ou pour réprimer l'action des sous-circuits de formation dans des régions données d'un animal. Des exemples sont les effets directs répresseurs du produit du gène *Ubx* sur l'expression des gènes de la formation de l'aile dans l'haltère de drosophile, le rôle des gènes *hox* des groupes 10 et 11 dans la spécification de la morphologie vertébrale des vertébrés et, chez les scarabés, la fonction d'*Ubx* d'autoriser le fonctionnement, dans les ailes antérieures, du réseau déterminant la formation de l'aile, prévenant l'expression d'un programme différent exprimé normalement dans l'aile arrière.

Quelles sont les conséquences évolutionnistes prévisibles des changements dans l'architecture des RRG ?

Vus ainsi, il apparaît que les effets des changements dans différentes classes de composantes vont être qualitativement distincts, causant des sortes d'effets disparates sur le plan d'organisation et sur la fonctionnalité organismique adaptative. De plus, il émerge une relation entre la classe du réseau-composant dans lequel les changements pourraient survenir et le niveau taxonomique des effets morphogénétiques (Fig. 18). Les types de changements les moins fréquents et les moins contraints se produiront dans les régions périphériques des RRG i.e. dans les batteries de gènes de différenciation eux-mêmes et dans l'appareil qui contrôle leur déploiement, pour la simple raison qu'il n'y a pas de conséquences en aval dans la grille de régulation en cis quelque part dans le réseau, si les liaisons périphériques entrantes changent, comme il en résultera communément des changements dans les localisations plus internes. De tels changements périphériques, petits, sont justement ce qui est observé dans les nombreux processus de spéciation.

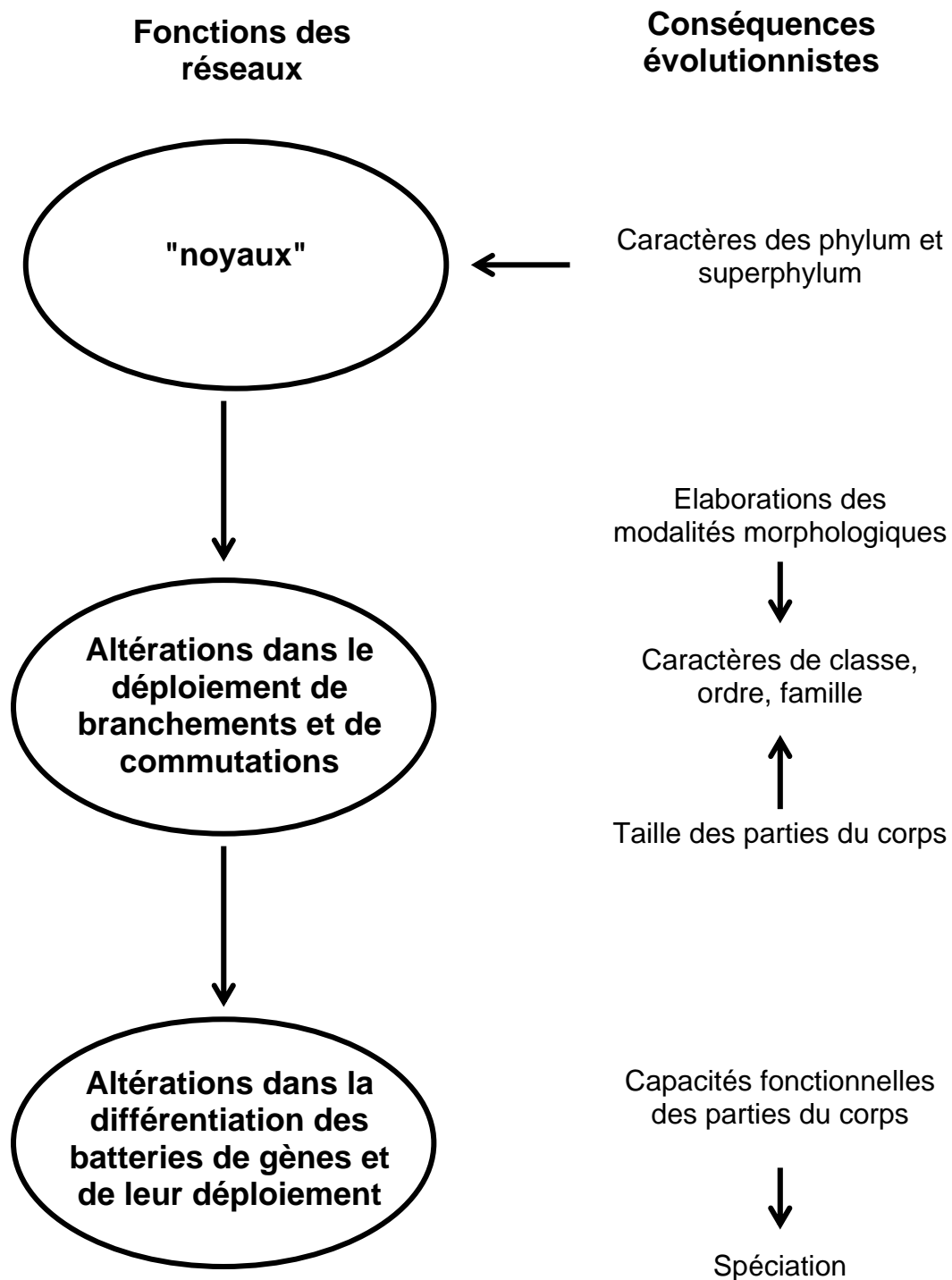


Fig.18. Différentes sortes de changements dans les RRG et leurs différentes conséquences évolutionnistes. Dans la colonne de gauche, on a les changements dans les composantes du réseau. Dans la colonne de droite, on a les conséquences évolutionnistes mais attendues qui diffèrent à leur niveau taxonomique.

A l'autre extrême, sont les "noyaux" du réseau. Ils effectuent les étapes particulièrement cruciales de spécification du domaine pour chaque partie du corps dans le système coordonné spatialement de l'embryon post-gastrula. Davidson et Erwin (2006) pensent que les changements sont défendus du fait de la catastrophe développementale, à la fois à cause de leur grille récursive et à cause de leurs rôles à un niveau élevé de la hiérarchie du réseau développemental. Les auteurs prédisent qu'on démontrera, lorsque suffisamment de données comparatives de réseau seront disponibles, la conservation de ces "noyaux". Il s'ensuit que ces "noyaux" ont dû être assemblés durant la diversification initiale des Bilateria et ont retenu leurs caractères internes depuis, une fois formés et opérationnels pour spécifier des parties du corps particulières, ils seraient devenus réfractaires à des changements ultérieurs. La phylogénie moléculaire situe cet état évolutionniste au Néoprotérozoïque supérieur, lorsque les Bilateria commencent à apparaître dans les collections de fossiles, entre la fin de la glaciation Marinoenne à quelques 630 Ma et le début du Cambrien. Ceci explique aussi pourquoi de nouveaux plans d'organisation majeurs au niveau phylum n'ont pas évolué depuis le Cambrien : une fois assemblés, ils ne peuvent pas être démontés ou révisés à la base, uniquement construits plus loin.

Entre la périphérie des RRG développementaux et leurs "noyaux" se situe le cœur du réseau architectural. C'est là que sont survenus les changements dans le réseau architectural qui comprend les nouveautés mises en évidence dans les collections de fossiles des animaux.

A la suite de leurs travaux, Davidson et Erwin proposent une réinterprétation de l'histoire de l'évolution.

Ils proposent que les changements architecturaux des plans d'organisation des animaux ont été produits dans les 60 millions d'années passées par des changements des RRG d'au moins trois classes générales, avec des conséquences développementales et des fréquences de survenue différentes. Ceci défie les opinions de la plupart des biologistes de l'évolution. La microévolution par types de changements génétiques observés - des substitutions de base unique aux duplications géniques survenues dans le temps de manière homogène - est suffisante pour expliquer tous les événements évolutionnistes passés et présents. La microévolution se situe sur les mécanismes de changement des RRG au niveau du changement à l'intérieur des modules de régulation en cis.

Si l'assemblage précoce des RRG entraîne la conservation phylétique des parties du corps, depuis le Cambrien, alors la position dans les RRG de changements adaptatifs suivants est placée aux niveaux inférieurs dans le réseau hiérarchique. Le résultat en est ce qui a été appelé contraintes développementales ou phylogénétiques (Alberch, 1982).

Suivant l'assemblage précoce des "noyaux", les différents effets de redéploiement des branchements, de changements de liaisons N/NP des commutateurs et d'altérations, morceau par morceau, dans la différenciation des batteries de gènes, les RRG fournissent une base pour l'analyse mécanistique de l'évolution animale subphylétique. Dans la mesure où la formation des "noyaux" est à la base d'innovations morphologiques critiques, certains "noyaux" doivent indirectement être responsables d'événements majeurs dans la construction de la niche Néoprotérozoïque. La motilité, la prédation, la digestion et d'autres caractères canoniques des Bilateria s'en sont suivis à partir de l'apparition évolutionniste des programmes génétiques pour les parties du corps respectives. Ces innovations devinrent un moteur du changement qui, irréversiblement altéra l'environnement de la Terre et ainsi la probabilité de succès de changements évolutionnistes qui s'en suivirent. L'examen expérimental des "noyaux" conservés des RRG existants résoudra le problème de l'origine des plans d'organisation animaux du Néoprotérozoïque et du Cambrien.

Pour essayer de comprendre comment les mécanismes du développement sont modifiés par les mutations et la sélection afin de modifier l'anatomie des organismes, Wray (2003) a analysé une base de données comparative d'expression génique, de spécification de la forme cellulaire, et de mouvements morphogénétiques de plusieurs échinodermes pour déterminer pourquoi les processus développementaux évoluent ou n'évoluent pas.

Trois modalités évolutives sont mises en évidence :

1) Quelques différences évolutives dans le développement sont bien corrélées avec l'écologie larvaire, mais pas avec la morphologie adulte. Ces associations ne sont probablement pas une coïncidence, car des modifications développementales similaires accompagnent des transformations écologiques similaires à des occasions séparées. Ceci suggère que l'écologie larvaire a influencé l'évolution du développement précoce des échinodermes.

2) Quelques changements dans le développement précoce sont corrélés avec des transformations de la morphologie adulte. Comme la plupart de ces changements ne sont survenus qu'une fois, il est cependant difficile de distinguer les associations aléatoires des relations causales.

3) Quelques changements dans le développement précoce n'ont pas de conséquences phénotypiques apparentes et ne sont pas corrélés avec des caractéristiques patentes de l'histoire de la vie ou de la morphologie. Ceci suggère que quelques changements évolutifs du développement pourraient évoluer sur un mode neutre ou presque neutre. Ces derniers sont possibles lorsque les processus du développement sont canalisés et tamponnent quelques perturbations.

En conclusion, au moins trois mécanismes évolutifs distincts ont modelé le développement précoce des échinodermes :

- Chez les oursins, la signification écologique s'est déplacée de larves alimentaires à non alimentaires à plusieurs occasions séparément.
- D'autres changements écologiques sont probablement fixés parce que leurs conséquences phénotypiques améliorent la locomotion, l'efficacité de s'alimenter et la protection contre la prédation.
- Une troisième classe de modifications est conduite indirectement, évoluant pour fournir une compensation pour les autres modifications du développement.
- Une quatrième classe de modification n'est pas du tout en relation avec l'écologie, ces modifications évoluent simplement parce qu'elles produisent des phénotypes neutres ou presque neutres.

3 B - CONFIGURATIONS EVOLUTIONNISTES STABLES

Les organismes tendent à ressembler à leurs ancêtres mais, en même temps, ils sont soumis à des changements de l'environnement auxquels ils s'adaptent. Ainsi, les phénotypes résultent d'un équilibre entre la tendance héréditaire à rester les mêmes (la stabilité phénotypique) et la tendance à changer en réponse aux conditions de l'environnement (l'adaptation). « La compréhension de l'équilibre entre les forces évolutionnistes du changement et la conservation requiert l'intégration de deux mécanismes en une théorie cohérente de l'évolution phénotypique : la sélection naturelle directionnelle et les contraintes.... Parmi les processus qui peuvent conduire à une stabilité phénotypique, on

trouve les contraintes génétiques développementales et fonctionnelles » (Schwenk et Wagner, 2001). Il y a au moins deux voies par lesquelles les interactions fonctionnelles parmi les caractères peuvent mener à la stabilité phénotypique : l'intégration fonctionnelle et l'échange fonctionnel.

Wagner et Schwenk (2000) ont développé un modèle d'intégration fonctionnelle parmi les caractères amenant à l'évolution de la stabilité phénotypique. Ils dénommèrent de tels systèmes phénotypiquement stabilisés des configurations évolutionnistes stables ou ESCs. Les ESCs sont des complexes de caractères qui interagissent dans leur contribution à la valeur adaptative d'une manière qui amène à la stabilisation évolutionniste propre. « Les ESCs sont des suites de caractères (de deux à de très nombreux) qui interagissent pour produire un résultat particulier. La série de caractères interactifs constitue un "système" fonctionnel, tel que un système organique ou le système alimentaire, et le produit fonctionnel est "sa propre fonction" » (d'après Millikan, 1984). La fonction propre est essentiellement la raison d'être du système, la fonction majeure, elle, est adaptée à exécuter (e.g. la préhension d'aliments avec la langue). La ESC est évidente comme une partie stable du phénotype qui a persisté durant de longues périodes de temps, par cladogenèse et à travers une grande variété d'environnements.

Cette stabilité évolutionniste naît d'interactions fonctionnelles parmi les caractères à l'intérieur du système et est, par conséquent, une propriété émergente du fonctionnement au niveau du système. Sa stabilité, par conséquent, ne dépend pas de la présence de contraintes de développement ou de la constance de l'environnement dans lequel vivent les organismes.

La stabilité phénotypique survient car la série de relations anatomiques et fonctionnelles à l'intérieur d'un ESC limite sévèrement la variation possible phénotypiquement avantageuse par ses caractères constitutifs. La force et la nature de la limitation sont déterminées par l'impact de la variation des caractères sur la fonctionnalité au niveau du système. Ainsi, étant donné une mutation au hasard amenant à un changement phénotypique d'un caractère, la mutation peut persister si les interactions fonctionnelles de ce caractère avec les autres ne sont pas affectées ou améliorées en termes de fonction propre du système (i.e. la fonction du système en entier). Cependant, si le changement détériore ou détruit la fonctionnalité du système (e.g. la performance alimentaire est réduite) l'individu manifestant la mutation aura une valeur adaptative réduite par rapport aux autres individus de la population et la mutation sera contre-sélectionnée. Étant donné la nature de coordination avec précision des interactions du caractère dans beaucoup de systèmes, la majorité des changements phénotypiques sont probablement délétères. Comme telle, la forme prédominante de sélection sur la plupart des caractères sera stabilisante. La sélection stabilisante réduit la variance phénotypique dans chaque génération en éliminant les déviations extrêmes. Elle élimine les individus phénotypiquement éloignés de la moyenne et préserve ceux qui sont près de la moyenne de la population. Elle est également appelée sélection centripède. De nombreux exemples sont décrits dont le plus connu est celui des relations entre le poids de naissance et la mortalité. Les nouveau-nés dont le poids de naissance est près de la moyenne ont la plus faible mortalité. Contrairement au type de sélection à laquelle pensait Darwin lorsqu'il essaya d'expliquer l'évolution, la sélection stabilisante agit pour conserver le statu quo plutôt que pour produire un changement directionnel. De ceci, il devait apparaître que la sélection stabilisante est antithétique au changement évolutionniste (Kimura, 1981). La force de la sélection stabilisante est proportionnelle à l'étroitesse de l'adaptation requise entre deux caractères lorsqu'ils interagissent. Une faible adaptation implique de faibles tolérances (au sens ingénierie, mécanique) et même un petit changement du caractère phénotypique affectera le système fonctionnel. Une adaptation faible implique des tolérances fortes et, par conséquent, un seuil plus élevé pour un changement phénotypique potentiel. Étant donné que la performance

de la fonction propre requiert la coordination de plusieurs ou de beaucoup de caractères, un changement délétère de l'interaction fonctionnelle d'un (de) caractère(s) a un effet en cascade à travers le système, causant une fonctionnalité réduite ou même la défaillance du système, comme un tout. Ainsi, tout changement phénotypique dans un caractère composant un ESC est "testé" par la fonctionnalité au niveau du système. Des changements qui détériorent suffisamment la performance de la fonction propre, pour avoir des conséquences sur la valeur adaptative de l'organisme, seront contre-sélectionnés.

La signification de ce scénario est que la sélection stabilisante agissant dans un ESC est "interne" i.e. elle surgit des demandes de la fonctionnalité du système, un attribut intrinsèque de l'organisme. Par conséquent, la sélection interne se déplace avec l'organisme où qu'il aille et exerce ses pressions plus ou moins constamment dans une grande variété d'environnements. Ceci est distinct de la notion typique darwinienne de sélection dérivant de pressions exercées par l'environnement biotique et abiotique habité par l'organisme. Une telle sélection externe, est par définition dépendante de l'environnement (Whyte, 1965 ; Arthur, 1997, Wagner et Schwenk 2000). Wagner et Schwenk (2000) définissent la sélection interne comme indépendante de la valeur adaptative parmi les morphotypes dans une variété d'environnements, et dépendante de la valeur adaptative sur la combinaison particulière de caractères de base, dans le système. En d'autres mots, l'ordre du rang de la valeur adaptative d'individus variants dans certains caractères demeure constant dans une grande variété d'environnements (les valeurs absolues de la valeur adaptative peuvent varier) et les effets de la valeur adaptative de la variation des caractères dépend de la série particulière des caractères qui inter réagissent (les caractères sont fonctionnellement intégrés).

En résumé, une ESC est une série de caractères unifiés par une participation commune dans une série d'interactions coordonnées servant une fonction propre unique, le but pour lequel le système a évolué. Comme un réseau étroitement intégré d'interactions fonctionnelles ne peut tolérer qu'une faible déviation phénotypique de ses caractères constitutifs avant que la fonctionnalité du système ne soit affectée négativement, la sélection interne mettra des contraintes à l'évolution phénotypique et le système, éventuellement, sera 'gelé' dans une configuration évolutionniste stable. La sélection interne survient comme une propriété émergente de la fonction du système et est, par conséquent, un attribut intrinsèque de l'organisme.

Il est important de reconnaître que la stabilité phénotypique dans le contexte d'ESCs n'implique pas l'immutabilité. En d'autres mots, l'évolution du phénotype ESC peut survenir aussi longtemps que l'évolution du caractère demeure à l'intérieur de la sphère circonscrite de l'ESC. En tant que tel, l'ESC est une série fermée de phénotypes sous le contrôle de l'adaptation à une fonction propre, de sorte que les changements phénotypiques demeurent toujours dans l'ESC. Par conséquent, l'ESC comprend potentiellement une série de phénotypes qui sont variables parmi les lignées, mais la variation n'est exprimée que dans une orbite restreinte. La stabilité phénotypique, dans ce sens, est relative ; les phénotypes ESC dans différentes lignées sont reconnus comme la même chose, mais ils ne sont pas nécessairement identiques....

Un point capital est que l'action de la sélection interne sur un caractère individuel peut être en opposition directe à l'action de la sélection externe. En d'autres mots, la sélection environnementale tendant à modifier un caractère dans quelque voie adaptative sera inefficace si la perte de valeur adaptative associée à une fonctionnalité réduite de l'ESC est plus grande que le gain de valeur adaptative associé à la modification du caractère. Ainsi, chaque caractère isolé est soumis à un équilibre entre les pressions de sélection interne et externe... La figure 19 (Wagner et Schwenk 2000) est un diagramme conceptuel illustrant le principe de « sélection interne ». Par conséquent, l'ESC, comme dans son ensemble tend à résister aux

perturbations environnementales aussi longtemps que les environnements rencontrés n'excèdent pas les limites tolérées par la fonction système ESC... Les ESCs peuvent, par conséquent, manifester une stabilité phénotypique à très long terme, mais ce ne sont pas des culs de sac évolutionnistes (Schwenk et Wagner 2000).

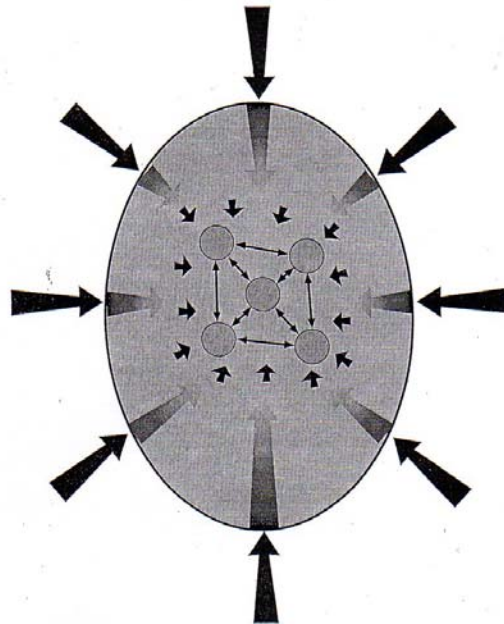


Fig19. Diagramme conceptuel illustrant le principe de « sélection interne ». Le cercle externe représente l'organisme et les petits cercles à l'intérieur du « corps », les caractères. Les cinq caractères, dans cette figure, sont fortement intégrés, comme indiqué par les nombreuses interactions mutuelles entre elles (les flèches à double tête). Ils représentent ainsi une ESC. Les flèches noires, externes, représentent la sélection agissant sur l'organisme de par l'environnement (' sélection externe '). En continuant à l'intérieur de l'organisme, l'intensité de ces flèches diminue, indiquant une diminution de l'impact de la sélection externe sur les caractères ESC profondément endigués dans le système. Les petites flèches entourant l'ESC suggèrent l'action de la sélection interne résultant des interdépendances fonctionnelles des caractères. « Nous argumentons, comme d'autres l'ont fait, que cette sélection interne est la cause de la stabilité phylogénétique de l'ESC (Schwenk et Wagner 2000) ».

Comme exemple d'une ESC, Wagner et Schwenk (2000) et Schwenk et Wagner (2001) ont étudié l'évolution des systèmes alimentaires du lézard. Chez les vertébrés, la prise alimentaire est une affaire complexe qu'on peut diviser en cinq stades fonctionnels distincts dont chacun requiert l'activité coordonnée de beaucoup de parties dont les relations anatomiques et dynamiques doivent être étroitement intégrées pour produire le résultat recherché. Ainsi, la sélection interne sur les composantes du système alimentaire est probablement forte, produisant une base fertile pour l'évolution des ESCs.

L'habileté de beaucoup de lézards d'appréhender de petits aliments avec la langue (l'ingestion linguale) est un exemple de la nature fortement intégrée du système alimentaire (Schwenk 2000b) et sert comme une ESC putative (avec comme fonction propre, la « préhension » de petits aliments avec la langue).

Schwenk et Wagner (2001) suggèrent que le système de préhension linguale a été phénotypiquement stabilisé chez *Iguania* (les lézards sont des reptiles squamates ;les squamates et leur taxon sœur, *Sphenodon*, constituent le groupe des Lepidosauria ; Squamata est subdivisé en deux clades *Iguania* et *Scleroglossa*) par l'action de la sélection interne

agissant sur une grande variété d'environnements pour maintenir la nature intégrée du mécanisme de préhension.

3 C - LE STADE PHYLOTYPIQUE

L'idée d'un stade embryonnaire conservé prit naissance au XIX^{ème} siècle. Les pionniers de l'embryologie en particulier insistèrent sur les similarités parmi les embryons des différents vertébrés. Par exemple, von Baer (1828) écrit que les embryons de différents amniotes apparaissent souvent très similaires et que beaucoup de différences parmi les adultes de différentes espèces surviennent aux stades tardifs du développement. L'apparition graduelle, durant le développement, de différences parmi les embryons est appelée divergence ou déviation (de Beer 1951). Haeckel poussa plus loin cette idée et suggéra que toutes les différences entre espèces surviennent aux stades tardifs de l'embryogenèse et que, par conséquent, tous les embryons sont virtuellement identiques. Haeckel illustra cette idée dans les fameuses planches de son livre. *Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen* (1874) qui veulent démontrer que les différentes espèces naissent d'un stade embryonnaire conservé. Les illustrations étaient censées démontrer la théorie de la récapitulation ou loi biogénétique de Haeckel. La conservation d'un stade était une partie obligatoire de sa théorie car l'évolution était dite progresser principalement par l'addition terminale de nouveaux stades adultes à la fin des séquences développementales ancestrales.

Les idées d'Haeckel furent assez rapidement fortement critiquées. Ses illustrations sont également inexactes, exagérant les similitudes parmi les embryons, mais évitant de noter les différences (Sedgwick, 1894 ; Richardson 1995 ; Raff, 1996).

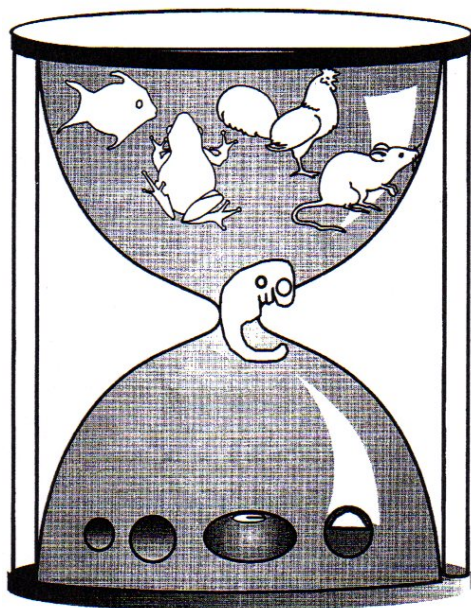
L'idée d'un stade phylogénétiquement conservé regagna du crédit ces dernières années. Il a été affirmé que tous les embryons de vertébrés passent par un stade conservé lorsqu'ils sont de même taille (Collins, 1995). De plus, il a été avancé que l'existence d'un stade phylotypique est conforme avec le concept d'un champ positionnel universel dans lequel les embryons de toutes les espèces utilisent les mêmes mécanismes pour former une valeur positionnelle (Wolpert 1989). La mise en évidence récente d'une modalité conservée d'expression de gènes du développement (le zootype) dans une grande variété de vertébrés, est en faveur de cette théorie (Slack et al. 1993). De plus, il a été suggéré que le zootype est plus clairement exprimé au stade bourgeon caudal et que ceci, en fait, correspond au stade conservé pour les vertébrés (Slack et al 1993). Néanmoins, cette idée est controversée.

Raff (1992) dit que « les biologistes du développement tendent à mettre en avant les similitudes entre espèces, alors que les biologistes de l'évolution mettent en avant les différences ». Il en résulte une longue histoire de désaccord sur le degré auquel le développement embryonnaire est conservé pendant l'évolution (revue par Raff 1992). Ceci est dû, en partie, au fait que beaucoup de nos idées courantes sur les bases moléculaires du développement et de l'évolution des vertébrés proviennent de l'étude d'un petit nombre d'animaux de laboratoire modèles. Faire une généralisation de ces résultats à tous les vertébrés n'est pas forcément valable (Raff 1996).

Une idée prévalente dans l'évolution du développement est que les stades embryonnaires intermédiaires sont résistants aux changements évolutionnistes et que les différences entre espèces surviennent par divergence aux stades tardifs du développement. Ceci a pour conséquence qu'il a été souvent affirmé que tous les vertébrés passent par un stade commun quand ils apparaissent virtuellement identiques (Haeckel, 1874, Butler et Jurlink 1987, Wolpert 1991, Alberts et al 1994, Collins 1995). Le stade conservé est appelé le stade phylotypique, car on pense qu'il est le point de développement où il existe un

maximum de ressemblance entre les membres d'un phylum ou d'un taxon supérieur comparable (Slack et al. 1993). La conservation de cette forme embryonnaire est supposée être associée avec la conservation des modalités d'expression des gènes du développement à travers une grande variété de clades animaux (Slack 1993). Cependant, il n'y a pas de consensus pour définir quel stade est conservé. Le stade phylotypique des vertébrés a été défini comme le stade pharyngule d'après la série de poches pharyngées présentes chez les embryons (Ballard 1981). Cependant, il n'est pas clair précisément quel stade du développement cela représente, étant donné que les poches pharyngées apparaissent durant une période étendue du développement. Slack et al (1993) suggèrent que le stade bourgeon caudal est le stade du maximum de ressemblance des espèces. Pour Wolpert (1991), ce stade est plus précoce et correspond à un stade précoce des somites, juste après la neurulation. Pour Duboule (1994) « le stade phylotypique est le stade auquel les vertébrés (par exemple) expriment l'archétype de plan d'organisation des vertébrés. Ce stade (le stade précoce des somites) suit la phase précoce du développement et le début de la gastrulation. Il précède l'acquisition des caractères morphologiques spécifiques à l'espèce qui deviennent visibles à l'achèvement de la morphogenèse et de l'organogenèse. Ce stade peut être considéré comme une transition entre deux phases du développement qui paraissent montrer quelque variabilité évolutionniste ».

Duboule modèle ainsi les relations entre évolution et développement comme un « verre de montre évolutionniste » (Figure 20), modèle qui implique une divergence aux stades précoces et tardifs avec un stade intermédiaire conservé.



La distance horizontale représente la divergence morphologique durant l'évolution et la distance verticale représente le stade du développement.

Selon les modèles récents, non seulement le stade putatif est conservé, suivi par une divergence, mais il est précédé par une variation aux stades précoces, incluant gastrulation et neurulation. Ceci est rencontré, par exemple, chez squamata (Hubert, 1985).

Fig. 20. Modèle du stade phylotypique (selon Duboule, 1994)

L'idée que les stades embryonnaires sont plus résistants que les autres au changement évolutif, a été critiquée par de Beer (1951) qui, résumant plus d'un siècle d'études d'embryologie comparative, conclut : « Il n'y a pas de bases pour l'opinion qu'un organisme, lorsqu'il se développe, passe par des catégories systématiques de "valeurs" différentes ou par des degrés différents de séparation d'organismes d'autres groupes ». Sedgwick (1994) dit qu'on peut distinguer, à tous les stades du développement, même des espèces de vertébrés étroitement apparentés, mais que les caractères distinctifs ne sont pas nécessairement les mêmes que ceux qui sont utilisés pour faire la distinction entre adultes. Lillie (1991) pense que les embryons ont une variation proportionnellement aussi grande que les stades adultes, mais que les adultes paraissent plus divergents à cause d'une croissance différentielle et d'un accroissement en taille et en complexité de l'organisation.

Richardson (1995) a rapporté récemment que les stades embryonnaire sont sujets à des déplacements du temps de développement durant l'évolution, c'est à dire à des hétérochronies, de sorte que les différents organes se développent à des temps différents dans les différentes espèces. Cela fait qu'il est impossible de définir un seul stade conservé lorsque toutes les espèces auront le même plan d'organisation.

Ainsi, plus d'un siècle après le travail de pionnier de Von Baer (1828), en biologie comparative du développement, il demeure une incertitude considérable sur l'étendue réelle de la variation morphologique chez les embryons de vertébrés au stade phylotypique putatif à cause de la difficulté d'obtenir des embryons d'une grande variété d'espèces et de la limitation des études aux animaux modèles de laboratoire. C'est pourquoi, Richardson et al. (1997) ont examiné la morphologie externe d'embryons d'une grande série de groupes de vertébrés au stade bourgeon caudal, stade qui est considéré comme résistant au changement évolutionniste. Leurs résultats démontrent que les vertébrés ont beaucoup de caractéristiques communes à ce stade, incluant la présence de somites, de tube neural, de vésicule optique, de notochorde et de poches pharyngées. Cependant, ces caractéristiques et d'autres caractéristiques proéminentes du plan d'organisation des vertébrés démontrent des preuves considérables de modifications évolutionnistes lorsque les embryons de différentes espèces sont comparés. Ces modifications intéressent, par exemple, le nombre de somite (de 11 à 65) et d'arcs pharyngés (de 1 à 6), la présence ou non de paire de membres ou de nageoires, de vésicule cristalline, de tube hépatique et de cœur, alors que, selon le modèle du verre de montre, le nombre de somites devrait être le même chez tous les embryons de même que la taille. Or, cette dernière varie de 700 μm chez le poisson scorpion à 9,25 mm chez le chiot. Ces données ne sont pas en faveur de la proposition récente de Collins (1995) à savoir que tous les vertébrés passent par un stade conservé quand ils ont la même taille : 7-8 mm.

« L'hétérochronie est un autre phénomène qui est associé aux changements évolutionnistes aux stades embryonnaires. Le cœur n'est pas encore formé chez le poisson zèbre au stade de bourgeon caudal, alors que chez les embryons d'amniotes discutés ici, le cœur a formé une boucle. Les membres antérieurs des marsupiaux sont bien avancés comparé aux autres espèces » (Richardson, 1995).

Richardson et al. (1995) disent qu' « En résumé, l'évolution a produit un nombre de changements des stades embryonnaires des vertébrés, incluant :

- 1) des différences de taille du corps
- 2) des différences du plan d'organisation (par exemple, la présence ou l'absence de paires d'ébauches de membres)
- 3) des changements du nombre d'unités dans les séries répétitives telles que les somites et les arcs pharyngés
- 4) des changements des modalités de croissance de différents territoires (allométrie)
- 5) des changements dans le temps de développement de différents territoires (hétérochronies) ».

Richardson et al (1997) concluent que : « la grande variation de la morphologie des embryons de vertébrés est difficile à réconcilier avec l'idée d'un stade bourgeon caudal phylogénétiquement conservé et suggère que, au moins certains mécanismes développementaux, ne subissent pas de grandes contraintes par le zootype. Notre étude met aussi en avant les dangers de tirer des conclusions générales sur le développement des vertébrés à partir d'études de l'expression génique chez un petit nombre d'espèces de laboratoire.

Les stades embryonnaires pourraient être des cibles-clés pour le changement macroévolutionniste ».

Par conséquent, si le stade phylotypique est bien réel pour certains, il n'existe pas pour d'autres. Nous allons y revenir dans la section suivante.

3 D - LE ZOOTYPE ET LE STADE PHYLOTYPIQUE

A la question "qu'est-ce qu'un animal ?" Slack et al. (1993) proposent de répondre qu'un animal est un organisme qui montre des modalités spatiales particulières de l'expression génique et ils définissent ces modalités comme le zootype. Le zootype est exprimé plus clairement à un stade particulier du développement embryonnaire : le stade phylotypique pour chaque taxon individuel. Ainsi, le stade phylotypique est-il d'une importance critique non seulement pour définir les plans d'organisation individuels, mais aussi pour apparenter ces plans d'organisation à travers tout le règne animal. Ces notions vont établir un nouveau programme de recherche dans la phylogénèse animale.

Nous envisagerons successivement le zootype, le stade phylotypique dont nous avons déjà parlé ci-dessus, et les implications du zootype.

Le zootype.

Des travaux récents en biologie du développement ont montré qu'il existe une classe de gènes qui spécifient la position relative à l'intérieur du corps. Les frontières de l'expression ne nécessitent pas de correspondre aux frontières des structures formées ultérieurement et la même combinaison des états d'activité du gène peut aboutir à la formation de différentes structures dans différents organismes. Des mutations de ces gènes, chez la drosophile, transforment des régions définies du corps en caractères d'une région adjacente. Des gènes homologues existent chez les vertébrés et lorsqu'il a été possible de les muter, les déplacements de caractères morphologiques ont été ainsi produits.

Le cluster Hox est le mieux connu de ces gènes, découvert d'abord chez la drosophile, puis en dehors d'elle. En 1989, on a découvert qu'il existe une similarité de l'ordre spatial d'expression des homologues du cluster Hox entre les embryons de drosophile et de souris, puis des insectes. En dehors du cluster Hox, il y a d'autres exemples de conservation des modalités d'expression de gènes codant pour la position orthodenticle (otd), empty spiracles (ems) dans la tête de la souris, even skipped à l'extrémité postérieure de la souris, du Xénope et des sauterelles. Le cluster Hox est également présent chez amphioxus, la sangsue, les nématodes (*C.elegans*). Les gènes du cluster Hox et d'autres gènes codent pour la position relative des composantes de l'organisme chez tous les animaux. Il est probable que ce système est très ancien et était en place chez l'ancêtre commun de tous les animaux modernes. Slack et al. (1993) suggèrent que ce caractère soit adopté comme caractère de définition ou synapomorphie, du règne Animalia et ils proposent qu'il soit appelé le zootype.

Le stade phylotypique

Chaque animal a un plan d'organisation. Il est un stade du développement auquel le précurseur de ce plan est visible : le Körpergrundgestalt de Seidel appelé stade phylotypique par Sender. Le stade phylotypique peut être défini comme le stade de développement auquel toutes les parties majeures du corps sont représentées dans leurs positions finales, comme des condensations de cellules indifférenciées ou le stade après la fin des mouvements des principaux tissus morphogénétiques, ou le stade auquel tous les membres du phylum ont le degré maximum de similarité. Les stades suivants répondent à ces critères : bourgeon caudal pour les vertébrés, le stade bande germinale complètement segmenté pour les insectes, le

stade complètement segmenté ventralement formé chez les sangsues ou le nématode après la fin de la plupart des divisions cellulaires. Le stade phylotypique d'un embryon d'animal est défini par Sander (1983), comme le stade auquel toutes les parties potentielles de l'organisme sont dans leurs positions définitives relatives les unes aux autres, mais comme des cellules encore indifférenciées. Slack et al (1993) suggèrent que durant le stade phylotypique chez tout animal, il existe un groupe de gènes actifs (le cluster Hox et d'autres) qui sont responsables de l'information de position. Le stade phylotypique n'est pas le stade le plus précoce. Les stades les plus précoces peuvent être variables même dans les phyla ou les classes. Les quelques exemples d'une telle différence sont les arrangements de membranes extra-embryonnaires chez les différents groupes de mammifères, les modes de segmentation chez les insectes à long et court développement ou l'existence de clivage holoblastique ou méroblastique dans différents groupes de poissons. Le stade phylotypique conservé se situe entre le stade variable précoce et le stade variable tardif (auquel la morphologie de l'organisme post-embryonnaire est formée en miniature) et est à nouveau susceptible de changement adaptatif.

Les gènes du zootype ne sont pas, en général, activés lors de ces stades précoces du développement et bien que l'expression puisse persister pour un temps considérablement long, le pic d'expression et les modalités les plus simples d'expression se font au stade phylotypique. Cette association est en faveur du fait que les propositions indépendantes de conservation évolutionniste du zootype et du stade phylotypique sont bien fondées.

Implications du zootype.

Les organismes multicellulaires non animaux tels que plantes, champignons et moisissures ont des gènes contenant des boîtes homéo mais ne font pas partie des familles homologues des gènes dont les modalités d'expression comprennent le zootype. Les caractères du zootype définissent ce qu'est un animal : 1) quelles sont les raisons de la persistance du zootype ? Leurs fonctions d'après des expériences d'inactivation et de surexpression des gènes du zootype est de coder des positions relatives différentes, leurs fonctions sont informationnelles plutôt que d'exécution. La persistance du zootype indique une ancienneté commune plutôt qu'une évolution convergente. Il y a eu, une fois, un ancêtre qui était le premier organisme à posséder le zootype. Ce dernier a persisté depuis, car des changements mutationnels auraient été trop destructeurs pour le reste du programme développemental. 2) bien que le zootype ne soit pas visible, la présence des gènes peut être établie par PCR sur des spécimens préservés et l'expression démontrée par hybridation *in situ*. 3) bien que la définition du stade phylotypique soit suffisamment claire, pour la plupart des groupes, il peut y avoir des ambiguïtés. Par exemple, la plupart des échinodermes ont des larves mobiles avec diverses morphologies (pluteus, auricularia, vitellaria, etc...) qui ne correspondent pas complètement aux divisions de classes définies par la morphologie adulte. Le stade phylotypique est-il le stade larvaire ou l'adulte en métamorphose. Ceci reste à étudier.

Des parties du zootype peuvent-elles être sujettes à des pertes secondaires ? Une plante qui a perdu ses chloroplastes reste une plante à cause de ses autres caractères corrélés. Peut-être que la même attitude est à prendre pour le zootype.

Finalement, la reconnaissance du zootype fournit une base rationnelle pour la taxonomie animale à grande échelle. Le groupement actuel au plan au-dessus du phylum est quelque peu hasardeux, surtout par la difficulté à trouver des homologies entre différents plans d'organisation. Mais si le zootype est commun à tous les animaux, alors la rangée suivante de gènes contrôlée par les codages du zootype représente vraisemblablement le niveau fondamental suivant de la structuration de l'organisme. Une fois ces gènes identifiés et leurs fonctions comprises, on pourra alors donner les caractères de base pour définir les phyla et les super-phyla.

Le zootype représente la réhabilitation du concept de l'archétype de tous les animaux promu par Geoffroy Saint Hilaire dans la première partie du 19^e siècle.

De plus, le zootype amène également à faire des prévisions sur les problèmes phylogénétiques.

- Homologie

L'homologie se définit comme les relations entre des caractères d'organismes qui sont partagés comme résultant d'une ascendance commune. L'homologie est utilisée depuis plus de 150 ans par les biologistes avec des significations différentes. Utilisé d'abord pour décrire le même organe sous chaque variété de forme et de fonction, ce terme est utilisé maintenant par la plupart des biologistes pour dénoter des hypothèses de relations évolutionnistes parmi les caractères des organismes. Ceci est justifié par le fait que l'évolution darwinienne a remplacé la fidélité à un archétype (le concept d'un modèle de base idéalisé d'architecture des vertébrés) comme explication de la similarité parmi les caractères de différentes espèces. Les relations d'homologie parmi les caractères sont issues à la fois de la diversification des lignées (spéciation ou clade, genèse-diversification évolutionniste et branchement de lignées sur un arbre phylogénétique) et de l'évolution des caractères parmi les individus (e.g. la duplication des gènes). Les relations d'homologie sont cruciales dans les études de l'évolution car elles dénotent des résultats alternatifs des processus évolutionnistes dans différentes lignées. En théorie, toutes les sortes de caractère peuvent être impliqués pour les relations d'homologie, y compris la structure et la fonction des séquences moléculaires, des chromosomes, des génomes, des cellules, des parties du corps et des comportements, tout comme leurs mécanismes de développement et d'intégration. Cependant, en pratique, la tâche demeure difficile.

Mindell et Meyer (2001) discutent les critères de l'homologie et la signification à la fois de l'évolution réticulée [événements évolutionnistes entraînant des branches anastomosantes horizontales plutôt qu'un arbre de structure strictement bifurquante, dans une phylogénèse causée par un échange de matériel génétique parmi les taxa comme dans les incorporations de lignées antérieurement distinctes (e.g. endosymbiose), transfert de gène horizontal, hybridation parmi les espèces et recombinaison parmi les lignées virales], et de la dissociation [changement de la liaison ou des effets que des caractères particuliers de différents niveaux d'organisation biologique ont les uns par rapport aux autres au cours du temps évolutionniste] parmi les caractères à différents niveaux d'organisation pour l'évolution de l'homologie. Ils insistent sur l'importance majeure de l'ascendance commune comme critère de définition de l'homologie.

Nous allons envisager les critères de l'homologie, puis les processus évolutionnistes et les formes d'homologie.

Les critères de l'homologie :

Historiquement, les alternatives pour les critères de définition de l'homologie ont été : 1) une similarité parmi les caractères et 2) avoir hérité les caractères d'un ancêtre commun le plus récent, avec le critère de similarité d'avant Darwin et l'acceptation de l'évolution. Homologie est toujours utilisé par certains pour dénoter une similarité générale, par exemple pour décrire le pourcentage d'homologie entre deux séquences d'ADN. Homologie comme une mesure de similarité générale ou de l'appariement est également inhérente dans la description de la recombinaison entre chromosomes homologues ou moins souvent, chromosomes non homologues.

Une définition de l'homologie biologique désigne des structures morphologiques comme homologues si elles partagent une série de contraintes développementales, causées par des mécanismes d'auto-régulation agissant localement ou par la différenciation organique.

Par conséquent, des « homologues biologiques » deviennent des caractères homologues (au sens évolutionniste) dont la variation partagée est issue de mécanismes développementaux partagés et la similarité et les critères d'ancêtre commun sont chevauchants.

Lorsque des hypothèses d'homologie ne sont pas basées sur des hypothèses phylogénétiques (comme lorsque sont construites des matrices de données avant les analyses phylogénétiques), divers aspects de similarité sont utilisés, y compris la similarité dans la structure, la position, les origines développementales et la fonction. Des questions surviennent alors en ce qui concerne le degré auquel les différentes sortes de similarité reflètent une ascendance commune, et l'association de caractères à différents niveaux d'organisation biologique.

À différents moments, virtuellement, chaque classe de données ou chaque caractère ont été dits clés, dans la détermination des relations historiques d'homologie, y compris la structure morphologique, le système nerveux, les modalités de développement, les données génétiques et les connections parmi les caractères. Il en a été de même des différents niveaux d'organisation qui ont été dits clés dans la détermination de l'homologie pour leurs caractères particuliers d'intérêt. Par exemple, certains disent que l'homologie est démontrée pour deux structures morphologiques lorsqu'elles ont la même origine embryologique ou lorsqu'elles sont codées par des gènes homologues ou que l'homologie comportementale est démontrée quand elle est basée sur des structures homologues. Cependant, cette approche générale admet une assertion problématique d'association parmi les caractères à différents niveaux d'organisation biologique, par exemple que des gènes homologues codent toujours pour des caractères phénotypiques homologues.

Avec les progrès de notre compréhension de caractères particuliers, de plus en plus d'exemples de dissociation, entre des caractères dans le temps évolutionniste, sont connus. On a démontré que différents gènes homologues de régulation dans différentes espèces ajoutent, enlèvent ou changent des rôles développementaux et donnent naissance à des structures morphologiques différentes. Les facteurs de transcription *distal-less*, *engrailed* et *orthodenticle* ont chacun des homologues impliqués dans la formation de caractères structuraux très différents dans différents taxa de métazoaires. Alternativement, la base génétique pour des processus développementaux importants, peut à la fois changer et varier parmi les taxas. Ceci est le cas pour le facteur de transcription à homéo-domaine *even-skipped* qui a un rôle important dans la formation de la morphologie des embryons de drosophile, mais pas chez le criquet *Schistocerca americana*, ou chez la guêpe *aphidius ervi*, bien que des structures homologues (les segments) soient présentes dans ces trois groupes.

La dissociation évolutionniste est également évidente là où des fonctions similaires surviennent indépendamment dans des familles de gènes apparentées de loin. Par exemple, parmi les transporteurs ABC, la captation du fer est fonction des membres de deux sous-familles distinctes. Au plan morphologique, beaucoup considèrent le stade embryonnaire connu sous le nom de "gastrulae" comme homologue parmi les vertébrés, bien que les processus développementaux produisant la gastrulae soient significativement différents. De même le stade bourgeon caudal des embryons de vertébrés, jadis promu par Haeckel comme pratiquement identique et homologue chez tous les vertébrés, a une très grande variation de forme parmi les vertébrés comme le résultat de l'allométrie, l'hétérochronie et des différences dans le plan d'organisation et le nombre de somites.

La dissociation parmi les caractères, y compris la co-optation de gènes pour différentes fonctions, génère des facteurs facilitants importants de changement et leur reconnaissance peut être un facteur clé dans la compréhension des processus évolutionnistes.

Pour un concept général comme l'homologie, un critère de définition commun est indispensable pour une communication effective parmi les biologistes. L'ancêtre commun fournit le critère le plus général et le plus largement applicable. Ce critère ne doit pas être restreint à tout type particulier de caractère ou de série de taxa, pour éviter la présomption d'association identique parmi les caractères (e.g. génotype et phénotype) à travers les taxa et pour faciliter l'évaluation de l'homologie pour plus d'attributs de divers organismes. L'ascendance commune fournit le critère le plus général et applicable largement, car elle définit l'homologie en termes de modalité historique de descendance couvrant le changement pour tous les caractères parmi les taxa, plutôt que la similarité pour tout processus ou toutes structure isolés, qui peuvent ne pas être présents dans tous les taxa et peuvent ne pas être associés avec d'autres caractères des organismes dans la même direction à travers les taxa.

Nous allons envisager, d'abord, les processus évolutionnistes et les formes d'homologie et ensuite, l'homologie et les mécanismes du développement.

Processus évolutionnistes et formes d'homologie

Après avoir défini les processus évolutionnistes et les formes d'homologie, nous verrons l'évolution réticulée et ensuite l'utilisation de l'homologie.

Les relations d'homologie sont le résultat d'une ascendance commune. Orthologie, paralogie et xénologie sont des formes d'homologie pour des caractères résultant respectivement de cladogenèse, duplication génique et transfert interspécifique (horizontal) de matériel génétique. Orthologie est définie comme étant les relations entre caractères qui sont dérivés du même caractère chez l'ancêtre commun le plus récent (cytochrome c chez l'homme et le chimpanzé). La paralogie est définie par les relations entre caractères issus d'une duplication génique (gènes de l'hémoglobine et de la myoglobine chez l'homme). Xénologie est définie comme les relations entre caractères homologues dont l'histoire inclut un transfert latéral de matériel génétique suivant une divergence à partir de l'ancêtre commun le plus récent (l'aminocyl-tRNA synthétase chez certains Archae et eucaryotes). De nouveaux termes ont été proposés récemment pour s'appliquer à trois sortes différentes de relations évolutionnistes parmi des gènes intéressant à la fois la cladogenèse et la duplication génique : pro et semi- orthologie. La pro-orthologie concerne les relations entre un gène unique et une duplication de son orthologue dans une autre lignée (AmphiOtx chez l'amphioxus est pro-orthologue à la fois à Otx1 et Otx2 chez la souris). La semi-orthologie est l'inverse de la pro-orthologie (Otx1 et Otx2 chez la souris sont semi-orthologues à AmphiOtx chez l'amphioxus).

L'homologie partielle concerne la réorganisation ou une autre recombinaison de matériel génétique aboutissant à un gène composite avec des relations d'homologie différentes pour différentes régions (gènes activateurs du plasminogène tissulaire et fibrinogène chez l'homme). La gamétologie est présente lorsque l'on a une origine de détermination sexuelle génétique et des barrières à la recombinaison entre chromosomes sexuels (gènes homologues sur des chromosomes sexuels opposés : CHDW et CHDZ chez les oiseaux). La synologie est définie par la fusion de lignées antérieurement indépendantes comme dans l'endosymbiose (gènes homologues chez les chloroplastes des plantes et les cyanobactéries).

Des fonctions particulières peuvent être homologues comme caractères si elles sont communes parmi des taxa ayant une ascendance commune.

Des confusions potentielles concernant le niveau dans lequel l'homologie est impliquée peuvent être évitées en précisant explicitement si les relations d'homologie ont trait à un caractère génique, structurel, fonctionnel, comportemental ou autre.

L'évolution réticulée.

Le poids de l'évolution réticulée comme phénomène important dans l'histoire de la vie augmente de plus en plus. Elle est caractérisée par des branches horizontales (e.g. synologie et xénologie).

L'un des défis, en essayant de comprendre l'homologie et l'évolution des caractères moléculaires, est d'expliquer la signification évolutionniste des éléments transposables (ET). Les éléments transposables comprennent les transposons qui se relocalisent de manière autonome par recombinaison et les rétrotransposons qui se relocalisent de manière indirecte via des ARN intermédiaires. Les rétrotransposons peuvent être sub-divisés en éléments avec l'enzyme transcriptase inverse (rétrovirus, rétrotransposons LTR et LINES-long interspersed elements) et éléments sans cet enzyme (SINES-short interspersed elements) et transformation en rétropseudogènes. Les génomes humains et du maïs, *Zea Mays*, contiennent au moins, respectivement, 45 % et 50 % d'éléments transposables. Les éléments transposables peuvent inactiver des gènes par insertion, altérer la régulation génique, assembler de nouveaux gènes à partir des composantes transposées et ajouter de nouvelles séquences aux gènes, fournissant potentiellement du matériau brut pour de nouvelles fonctions. Leurs capacités dynamiques sont de plus en plus considérées comme un facteur majeur dans l'évolution génomique et des organismes et ceci indique leur influence potentielle importante sur les relations des caractères homologues. L'étude adéquate d'homologie des caractères moléculaires requiert de plus en plus la compréhension de l'activité des éléments transposables. En-dehors de leur rôle dans l'évolution réticulée des génomes, certains éléments transposables sont conservés au cours du temps évolutionniste, paraissent homologues dans les taxons et fournissent des caractères potentiellement utiles pour les analyses phylogénétiques comme pour le cas des SINES parmi les taxa de mammifères.

Le transfert horizontal de matériel génétique peut également se faire par les virus qui intègrent leur propre ADN et potentiellement de l'ADN d'un hôte antérieur dans le génome nucléaire de leur hôte actuel, effectuant ainsi une évolution réticulée entre génomes de différents taxa. Il en est de même des plasmides. Des exemples en sont les nombreux cas de gènes mitochondriaux et chloroplastiques se déplaçant dans les noyaux de différents animaux et plantes, ce qui implique leur étude dans les études d'homologie moléculaires.

Nous reviendrons sur les éléments transposables au chapitre VI.2.2.4.

Utilisation d'homologie :

Les hypothèses initiales d'homologie sont utilisées pour construire des matrices de caractères pour les analyses phylogénétiques et sont généralement basées sur la similarité des caractéristiques telles que structure, position et fonction pour des caractères morphologiques et moléculaires, ou l'évolution de la similarité dans les alignements préliminaires des séquences moléculaires.

Les hypothèses d'homologie qui en découlent sont utilisées dans presque toutes les analyses comparatives des modalités évolutives (phylogenèse) et des processus évolutifs (mécanismes du changement). L'homoplasie (les relations entre caractères identiques d'organismes qui sont communs résultant de revertant, convergence ou d'évolution parallèle) est la récurrence de caractères similaires dans l'évolution et, comme l'homologie, elle est mieux découverte via les analyses phylogénétiques.

En conclusion, les critères de définition de l'homologie ont été l'ascendance commune, toujours depuis que l'évolution darwinienne a remplacé la fidélité à l'archétype (le concept d'organisation vertébrale idéale) comme explication de la similarité parmi les caractères des organismes. Le critère alternatif de similarité peut être utile pour diagnostiquer, mais non pour définir, l'homologie parce qu'il manque de lien explicatif. Les causes multiples de similarité rendent, avec ce critère de définition, l'homologie non informative pour les études d'évolution. La connaissance nouvelle de la dissociation parmi les caractères à différents niveaux d'organisation (e.g. gènes de régulation non homologues avec des fonctions équivalentes) souligne encore les problèmes inhérents en utilisant la similarité pour des caractères particuliers sous-jacents, comme un moyen de diagnostiquer l'homologie.

Des preuves abondantes en faveur de l'évolution réticulée via les plasmides, les virus, les endosymbioses, l'hybridation parmi les taxa, le transfert latéral de gènes précocement dans l'histoire de la vie, et le transfert de gènes entre organelles et génomes nucléaires, indiquent que l'histoire de la vie est mieux dépeinte comme un réseau que comme un arbre strictement bifurquant. La phylogenèse comprise comme réseau doit essayer d'intégrer les histoires quelquefois incongrues des caractères (en particulier moléculaires) et des taxa. Bien sûr, les différences entre caractères et taxa deviennent moins distinctes lorsque l'évolution, l'homologie et la phylogenèse sont considérées pour un génome particulier.

L'évolution adéquate des relations d'homologie, définies par une ascendance commune, pour les caractères moléculaires se déplaçant latéralement parmi les lignées d'organismes, offre l'un des aperçus majeurs de l'évolution.

3 E. HOMOLOGIE ET MECANISMES DU DEVELOPPEMENT

Hall (2003) donne des exemples illustrant les bases développementales différentes de caractères homologues :

- Les doigts des tétrapodes :

Les processus précoces comprennent : les interactions épithélium-mésenchyme pour produire des condensations de mésenchyme pré-chondrogénique ; l'initiation de la différenciation cellulaire dans chaque condensation utilisant des réseaux génétiques et des processus cellulaires similaires ; et la croissance squelettique et la morphogenèse par prolifération de chondroblastes et de dépôt de matrice extracellulaire. Hall considère ces processus comme homologues. Il se peut toutefois que des changements évolutionnistes se soient produits dans les processus précoces du développement des doigts. Les mécanismes développementaux caractérisant un événement plus tardif du développement - la séparation des doigts - ont clairement évolué : apoptose *versus* croissance différentielle. Bien que cet événement tardif ne soit pas basé sur des processus développementaux homologues, les doigts, en tant que caractères, sont homologues.

- Autres exemples : le cartilage de Meckel, les crêtes neurales, l'œuf et les constituants cytoplasmiques maternels, le stade blastula, la gastrulation (blastodisque et blastopore)

- Le développement /la régénération du cristallin :

Hall indique une terminologie reflétant le fait que les caractères homologues peuvent survenir à partir de processus et mécanismes communs ou divergents : précurseur et processus homologues et non homologues : processus développementaux équivalents et non équivalents, homologues épigénétiques pour refléter la construction d'information développementale pendant l'ontogénie et la syngénie (homologie générative) pour des caractères produits par des réseaux génératifs (développementaux) communs.

Hall (2003) passe en revue l'homoplasie et les mécanismes du développement. Sont concernés, ici, la convergence, le parallélisme, et réversion, atavisme, rudiments et vestiges.

1) **Convergence** : l'apparition de caractères similaires dans des lignées indépendantes (comme par exemple les ailes des insectes et des oiseaux) ;

2) **Parallélisme** : le développement de caractères dans des lignées qui sont plus étroitement apparentées (qui ont divergé plus récemment de leur dernier ancêtre commun) que celles qui sont convergentes reflète l'apparition de caractères similaires qui ne sont pas présents de manière continue depuis la divergence de leur plus récent ancêtre commun. Un exemple est l'allongement des vertèbres du tronc chez les salamandres *Liisatrition*. Chez *Bolitoglossini* c'est le nombre des vertèbres qui augmente. D'où l'on a un parallélisme du tronc chez les salamandres mais chez *Bolitoglossini* on a convergence. Un autre exemple est la mâchoire inférieure des reptiles et les osselets de l'oreille moyenne des mammifères car ces derniers sont survenus à partir de la première.

3) **Réversion, atavisme, rudiments et vestiges** : pour être identifié comme reversion, atavisme, rudiments ou vestiges, un caractère doit avoir un degré élevé de similarité avec un caractère présent chez un ancêtre probable, une circonstance qui soulève des suspicions concernant les relations entre réversion, atavisme, rudiments et vestiges d'un côté et homologie ou homoplasie de l'autre.

a) Les réversions représentent un retour vers un stade évolutif antérieur, c'est à dire un caractère qui est phénotypiquement similaire à un caractère chez les membres précoces d'une lignée, non présent de manière continue dans la lignée mais présent chez tous les membres tardifs de la lignée. Un exemple en est la perte de la 2ème molaire chez les félidés au Miocène et sa réapparition chez le lynx éteint, *Félis lynx*. (Ré)-apparition des caractères ancestraux des stries colorées, des muscles et des branchies latérales des poissons cichlides. Dollo (1831) a proposé que les organes ou les structures complexes ne peuvent pas retourner à un état présent chez un ancêtre, ce qui est connu sous le nom de loi de Dollo. Cette loi doit être revue à la lumière des faits connus en réversion et atavisme.

b) L'atavisme est un caractère trouvé rarement chez des individus d'une population ou d'une espèce -éléments du squelette de la patte postérieure chez 1/5000 baleines (Berzin 1972) mais qui était présent chez tous les individus chez un ancêtre, c'est la réapparition d'un état évolutionniste précédent. Des exemples sont les orteils latéraux chez les chevaux, l'ergot des chiens, les soies des insectes, les mamelons accessoires des mammifères, les éléments squelettiques chez les vertébrés sans pattes comme les serpents et les baleines. Un exemple bien documenté est celui des os tarsiers chez des individus d'une seule population de salamandres *Taricha Granulosa* (Gray 1850) en Californie.

c) Les rudiments sont des transformations partielles ou incomplètes d'un caractère développemental trouvé uniquement chez les embryons. Un exemple sont les bourgeons de membre chez les embryons des vertébrés sans membre (les adultes n'ont pas de membre), les bourgeons dentaires (une dentition fœtale) chez les baleines (les adultes n'ont pas de dent).

d) Les vestiges sont des reliquats évolutionnistes d'un caractère ancestral, présents chez l'adulte. Des exemples sont les ailes chez les oiseaux qui ne volent pas, les yeux réduits chez les poissons vivant dans les cavernes, les os pelviens chez les baleines, les os pelviens et des membres chez les serpents.

Ce sont des caractères adultes qui ne sont pas fonctionnels et par conséquent on peut présumer qu'ils ne sont pas adaptatifs. Cependant, beaucoup de ces caractères sont retenus pour des fonctions autres que celle traditionnellement attribuée à ce caractère. Les ailes chez

les oiseaux qui ne volent pas (autruches, kiwis) ne sont pas fonctionnelles comme appendices locomoteurs, elles ont des rôles fonctionnels dans l'équilibre et la communication. Les tableaux 7 et 8 schématisent ces définitions :

Tableau 7 - Homologie et homoplasie des caractères et leurs relations aux voies du développement.

Classe	Définition	Développement
Homologie	Le même caractère présent de manière continue dans deux taxa et chez leur ancêtre commun le plus récent (ancêtres communs)	Voies développementales communes ou différentes
Homoplasie		
1) Convergence	Similarité survenant par une évolution indépendante	Voies développementales différentes.
2) Parallélisme	Un caractère présent chez les organismes étroitement apparentés mais absent de manière continue chez tous les membres de la lignée	Des voies développementales normalement similaires
3) Reversions, atavisme, vestiges et rudiments	Un caractère, ou bien formé complètement ou incomplet et similaire à un caractère formé complètement présent chez un ancêtre dans la lignée ou dans un taxon apparenté	Des voies développementales similaires ou différentes

Tableau 8 - Catégorisation des classes d'homologie et d'homoplasie des caractères (a) sur la base des processus développementaux de l'évolution du caractère et de la synapomorphie du caractère (b) sur la base des caractères et des processus.

(a)

Processus	Caractère	Caractère commun (synapomorphie)	Catégorisation
+	+	+	Homologie
-	+	+	Homologie
+	+	-(+)	Reversions
+	+/-	+/-	Rudiments
+	+/-	+/-	Vestiges
+	+/-	-(+)	Atavisme
+	+	-(+)	Parallélisme
-	-	-(+)	Convergence
+	-	-	Homologie du processus
(b)			
Basé sur le caractère		Basé sur le processus	
Homologie		Homologie	
Reversions		Parallélisme	
Rudiments		Rudiments	
Vestiges		Convergence	
Atavismes			

+, similarité, - divergence ; -(+), normalement divergent mais possibilité de similarité ;

+/-, possibilité de divergence, ou données insuffisantes pour décider.

Par définition, pour Abouheif et al.(1997), des caractères sont homologues si ils ont une même origine évolutionniste. Pourtant, beaucoup d'investigateurs ont récemment interprété des caractéristiques similaires d'expression de gènes régulateurs comme preuve suffisante pour établir une homologie entre les structures. Ceci limite la considération à une seule source d'évidences et ignore les histoires évolutionnistes des gènes et des structures dans lesquelles ils sont exprimés. La biologie moléculaire procure de puissants outils pour reconnaître les homologies parmi les structures. Cependant si l'on veut tirer des conclusions significatives en faisant des comparaisons croisées taxonomiques, on doit utiliser ces outils de manière critique et appliquer le concept d'homologie avec constance.

Avec l'explosion des données moléculaires, il devint évident que l'homologie est un concept qui s'applique non seulement à la morphologie, mais aussi aux gènes et aux processus développementaux. Plus récemment, il devint évident également, que homologie à un niveau ne nécessite pas homologie à un autre niveau. Par conséquent, il faut être clair, et préciser à quel niveau exactement on place l'homologie : les gènes, leurs modalités d'expression, leurs rôles développementaux ou les structures auxquelles ils donnent naissance. Des erreurs peuvent être faites lorsque les modalités de l'expression génique sont utilisées comme critère primaire d'homologie.

Abouheif et al. (1997) discutent ci-dessous trois erreurs courantes dans la littérature actuelle et proposent des solutions pratiques.

Le premier type d'erreurs survient lorsque orthologie (copies de gènes dérivés par spéciation) et paralogie (copies de gènes dérivés par duplication) ne sont pas clairement distinguées. Des conclusions évolutionnistes basées sur la comparaison des modalités d'expression de gènes paralogues sont fausses car les bons gènes ne sont pas comparés. Alors que personne ne ferait l'erreur de comparer Abd A à Ubx chez la drosophile, il est plus facile de tomber dans une erreur lorsque la nomenclature n'est pas aussi distincte. Par exemple, Dlx-2 de *Xenopus* et Dlx-2 du poisson-zèbre ne sont pas des gènes orthologues et une comparaison directe ne serait pas appropriée. Un problème plus difficile survient lorsque les duplications géniques se sont produites depuis la divergence des espèces comparées (e.g. hedgehog de drosophile versus indian, desert, tiggy-winckle et sonic hedgehog du poisson-zèbre). Ici il n'est pas clair lequel (s'il y en a un) des 4 gènes du poisson-zèbre correspond le plus précisément au gène ancestral avant la duplication.

La solution générale pour éviter ce premier type d'erreur est de commencer par reconstruire l'histoire de la famille de gènes dans toutes les espèces que l'on compare afin d'identifier le moment de la duplication génique par rapport aux divergences, et ensuite de restreindre les comparaisons de l'expression génique aux véritables orthologues.

Le second type d'erreurs concerne la notion de "l'homologie fonctionnelle" qui confond similarité due à une origine évolutionniste commune (homologie) avec similarité due à une convergence fonctionnelle (analogie). Cette distinction est cruciale car les fonctions de gènes homologues (orthologues ou paralogues) peuvent ou bien diverger ou bien converger sur les fonctions de gènes non apparentés au cours du temps évolutionniste. Bien qu'il soit fréquemment supposé que la conservation de la fonction génique est plus fréquente que la divergence, ceci est une hypothèse largement non testée, en particulier pour les gènes régulateurs du développement. Des similarités importantes existent dans les rôles fonctionnels des gènes régulateurs entre les invertébrés et les vertébrés. La solution pour déterminer lesquelles de ces similarités sont homologues est de reconstruire l'histoire évolutionniste des gènes, leurs rôles et les structures dans lesquelles ils sont exprimés. Parce que des structures ou des gènes clairement homologues peuvent avoir des fonctions différentes, la similarité de fonction n'est pas un critère valable pour la détermination de l'homologie aussi bien des gènes que des structures.

Le troisième type d'erreur concerne le phénomène de recrutement (co-optation). Ce dernier peut mener à des situations dans lesquelles de vrais gènes orthologues sont exprimés dans des structures non homologues pendant le développement. La plupart des gènes régulateurs jouent plusieurs rôles distincts pendant le développement ; par exemple, personne ne considère l'expression de EN1 dans les somites du poulet et dans le cerveau de la souris comme des preuves que ces structures soient homologues. Une confusion potentielle, cependant, survient dans les cas où un gène homologue a été recruté indépendamment pour des rôles superficiellement similaires. Par exemple, distal-less est exprimé dans les portions distales des appendices pendant leur croissance chez les arthropodes, chez les échinodermes et chez les chordés. Bien que les domaines de l'expression génique soient tout à fait similaires dans les trois phyla, et pourraient refléter un rôle homologue spécifiant les axes proximo-distaux, les appendices eux-mêmes ne sont clairement pas homologues. Cet exemple démontre que des gènes régulateurs orthologues peuvent être exprimés dans des structures qui ont des origines évolutionnistes indépendantes – amplifiant l'importance de distinguer parmi l'homologie, l'homologie entre gènes, entre mécanismes développementaux et entre structures

L'homologie est un concept puissant. Pour l'utiliser correctement quand on fait des comparaisons entre taxa, les caractères doivent être dits homologues si, et seulement si, ils ont une origine évolutionniste commune. D'autres critères, en particulier ceux qui sont basés sur la similarité fonctionnelle, peuvent prêter à erreur.

Abouheif et al. (1997) concluent que toute hypothèse d'homologie morphologique basée sur des données de l'expression génique doit inclure : 1) une phylogénie robuste des taxa ; 2) une reconstruction de l'histoire évolutionniste des gènes dont l'expression est comparée ; 3) des échantillons taxonomiques nombreux, y compris un large éventail d'espèces évolutivement informatives et 4) une compréhension détaillée de l'anatomie et de l'embryologie comparatives. De plus, il faudrait considérer les homologies proposées comme "fausses" et tester la possibilité que des modalités d'expression génique manifestement similaires puissent être dues à la convergence ou au recrutement, plutôt qu'à une ascendance commune.

4. FACTEURS PROMOUVANT LE CHANGEMENT EVOLUTIF;

4A MODULARITE ET 4B DISSOCIABILITE.

Pour que l'évolution puisse se faire dans le développement, il faut qu'il y ait d'une part, un processus externe de sélection qui agisse sur la variation et d'autre part, un ordre interne du système qui contraigne à la fois la variation et les processus qui font ressortir la variation. Les changements évolutifs peuvent survenir, contrairement ce qu'on attendrait, aussi bien dans le développement précoce (on s'attendrait à ce que des modifications précoces soient léthales) que tardif. «Ainsi, nous devons comprendre comment des systèmes complexes et apparemment interdépendants peuvent évoluer. Quatre éléments sont proposés qui font qu'il est possible que l'ontogenèse évolue. Le premier, la modularité est une caractéristique inéluctable de l'ordre biologique. On peut soutenir que c'est l'aspect le plus crucial de l'ordre chez les organismes vivants et leurs ontogenèses, et c'est l'attribut qui, le plus fortement, facilite l'évolution. Nous pouvons aussi identifier trois processus qui produisent de la variation non aléatoire parmi les modules existants pouvant conduire à de nouvelles modalités internes d'ordre. Ces processus sont la dissociation, la duplication et la divergence, et la co-optation. Ils produisent de la variation évolutionniste interne, non aléatoire. Une telle variation est inhérente à la fois à la nécessité interne de maintenir une fonction intégrée et à la sélection externe sur les phénotypes résultants. A cause de la demande interne que les ontogenèses modifiées soient fonctionnelles, seulement une partie de tous les phénotypes théoriquement possibles, sera générée » (Hall 1996, p.325).

Selon Hall (1996, p.325) « la modularité fait référence à la modalité de base d'ordre caractéristique des organismes ». Les organismes sont formés d'unités, ou modules, qui sont distincts dans la spécification génétique, les caractères autonomes, l'organisation hiérarchique, les interactions avec les autres modules, la localisation, le moment de survenue et les propriétés dynamiques.

« L'existence d'une organisation modulaire autorise l'opération des trois processus internes évolutionnistes. Le premier, la dissociation, est le processus résultant de caractères non liés dans un système. L'hétérochronie est la forme la plus commune de dissociation...Le second processus est la duplication et la divergence. Par essence, ceci est le moyen par lequel des séries homologues, à la fois moléculaires et morphologiques, sont produites...Le troisième processus est la co-optation, le remplacement d'un caractère existant pour servir dans une nouvelle fonction ou structure. Ces trois processus ne sont pas des mécanismes développementaux. Ils sont plutôt des processus évolutionnistes qui opèrent sur le

développement. Quelles que soient les pressions externes sélectives sur le développement, les modifications évolutionnistes des caractères développementaux seront contraints par l'organisation modulaire du système et surviendront sous l'effet de ces processus internes évolutionnistes. Les réponses internes à la sélection externe seront ainsi ordonnées. » (Hall 1996, p.326).

Nous allons passer en revue la modularité et la dissociation.

a) Modularité

Les modules sont des sous-unités discontinues de l'ensemble. Ils peuvent avoir une structure morphologique bien apparente comme celle des plaques neurales ou des bourgeons de membres, mais on doit les considérer comme des entités dynamiques et non comme des structures anatomiques stables. Les modules développementaux ont plusieurs propriétés discernables. Premièrement, ils ont une organisation autonome génétiquement discontinue. Deuxièmement, ils contiennent des unités hiérarchiques et peuvent faire partie d'entités hiérarchiques plus larges. Troisièmement, ils ont des localisations physiques à l'intérieur du système en développement. Quatrièmement, ils ont des degrés variés de connexion à d'autres modules. Enfin, les modules développementaux subissent des transformations temporelles. Ainsi toutes les quatre premières caractéristiques peuvent changer de manière dynamique au cours du développement. Les modules développementaux subissent aussi des transformations au cours de l'évolution et ainsi, ils peuvent être identifiés comme éléments homologues dans des ontogenèses comparables.

Les modules sont organisés génétiquement. Cette affirmation sur la nature des modules du développement vient du grand nombre de données qui ont été fournies par la biologie moléculaire et par la génétique du développement. Hall (1996, p.327) les résume ainsi : « ceux (les modules) qui ont été étudiés proviennent aussi bien du développement précoce que du développement tardif. Les modules précoces incluent des entités comme les domaines de l'axe corporel de la drosophile qui sont destinés à devenir des segments. Ces modules sont délimités tôt chez l'embryon par des modalités hautement spécifiques d'expression génique qui spécifient la position et la polarité des segments... Les gènes Hox sont alors exprimés d'une manière spécifique aux segments et activent des groupes spécifiques de gène en aval qui exécutent le développement de chaque segment. La modularité de ces segments est démontrée par la transformation homéotique causée par la mauvaise expression des gènes Hox. Par exemple, la mauvaise expression du gène proboscipedia chez la drosophile produit une patte à la place de parties buccales. Ce qui signifie qu'il démontre les modalités de l'expression génique caractéristique d'un module de membre, mais dans une localisation inappropriée.... D'autres modules incluent des lignées cellulaires précoces spécifiques, tels que les micromères de l'embryon d'oursin qui se différencient en cellules larvaires formant le squelette. Ces cellules expriment une série caractéristique de gènes impliqués dans la sécrétion du squelette... Les modules tardifs incluent les disques imaginaires des insectes qui donnent naissance à des structures adultes définitives comme un membre ou une aile. De tels modules incluent également des rudiments d'organes des vertébrés (e.g. glandes salivaires, pancréas ou poumon) qui sont fabriqués de sous-modules caractéristiques de tissu mésenchymato-épithélial joints combinés dans une organisation interactive... Ces rudiments d'organes démontrent une expression génique hautement modulaire et caractéristique ».

Les modules ne sont pas des caractères anatomiques statiques, mais ils ont des localisations spécifiques à l'intérieur des modalités globales. La distribution spatiale des modules dans l'ontogenèse débute avec les modalités initiales de l'information dans le cytoplasme de l'œuf. L'expression ectopique de telles substances produit des anomalies du développement. Les interactions développementales correctes entre les modules demandent

des relations spatiales propres entre elles. Dans certains cas, deux feuilletts cellulaires séparés peuvent s'assembler pour former un système interactif stable qui forme un nouveau module. Les rudiments d'organes et les bourgeons de membres se forment ainsi. Le développement des métazoaires ne demande pas un grand nombre de gènes agissant sur un programme développemental prédéterminé. Au contraire, il y a des cascades de gènes courtes et étroitement liées qui amènent les gènes d'aval en des réseaux particuliers d'expression. Ce sont les gènes régulateurs. Beaucoup sont des facteurs de transcription. Par exemple, le facteur de transcription myo-D oblige les cellules dans lesquelles il est exprimé, à exprimer des gènes de structure spécifique de muscle et à se différencier en cellules musculaires.

Les modules développementaux sont des entités dynamiques. Les modules se forment et peuvent alors se diviser, se transformer en modules différents, entrer dans un état de différenciation terminale, ou subir une mort programmée ou stochastique. Les lignées cellulaires illustrent toutes ces propriétés dynamiques et une lignée cellulaire peut être considérée comme une série temporellement connectée de modules cellulaires. Les lignées surviennent à des moments précis du développement et elles ont des propriétés génétiques reconnaissables. Par exemple, les cellules qui donnent le système nerveux central de la drosophile, sont issues de cellules totipotentes de l'ectoderme ventral. Près d'un quart de ces cellules deviennent des neuroblastes et donnent des lignées cellulaires neurales puis des neurones. Le reste des cellules voisines devient des cellules cutanées hypodermiques. C'est l'action du gène Notch qui va faire entrer une cellule dans le réseau neural.

Les modules correspondent à un vieux concept embryologique, celui de champ morphogénétique. Ces champs ont été des objets majeurs d'étude lors des premières décennies du XX^{ème} siècle. Ce sont les régions de l'embryon qui ne démontrent pas de différenciation évidente mais qui sont destinées à donner naissance à des structures particulières du développement. Des champs morphogénétiques variés ont été reconnus incluant les membres, le nez, les yeux, le cœur et les arcs branchiaux.

b) Dissociation

Ce qui apparaît comme un flux unifié d'évènements dans les processus développementaux de l'évolution, des caractères toujours plus complexes, bien ordonnés, peut être pourtant dissocié par un expérimentateur aussi bien que par les processus évolutionnistes. La dissociation était implicite dans les travaux d'embryologie expérimentale du fondateur de cette discipline, Roux. Son programme de recherche était de perturber les composantes individuelles ou les processus particuliers de l'embryon et d'observer les effets de telles perturbations. Son idée sous-jacente était que d'autres parties de l'embryon prendraient le relais. Si ce n'était pas le cas, toutes les perturbations produiraient des monstres ou la mort. Cependant, si des composantes unitaires ou des processus produisaient des effets définissables et discontinus, alors leurs rôles dans le développement pourraient être révélés. Des milliers d'expériences faites par les biologistes du développement pour vérifier ce simple enjeu ont démontré des résultats de cette deuxième catégorie.

Le stade jusqu'auquel une portion non modifiée d'un embryon manipulé expérimentalement se développe normalement reflète le degré auquel la régulation est possible. Les embryons ont été considérés classiquement soit comme mosaïques, soit comme régulateurs. Cette distinction fut généralement observée dans les études de délétion cellulaire des embryons. Chez certains embryons, typiquement ceux des spiraliens, des nématodes et des ascidies, l'ablation d'une cellule ou d'un groupe de cellules équivalentes précocement dans le développement résulte en un embryon chez lequel la structure produite par les cellules enlevées ne se forme pas, mais le reste de l'embryon se développe normalement. Chez ces

embryons mosaïques, les modules cellulaires individuels deviennent autonomes précocement dans le développement. Chez d'autres embryons, tels que ceux d'oursins ou de grenouilles, l'ablation de cellules précocement dans le développement a peu d'effet. Chez ces embryons régulateurs, d'autres cellules compensent et produisent les destinées cellulaires qui auraient été dérivées des cellules manquantes. Les modules autonomes se forment plus tardivement chez ces embryons.

« Ainsi, les modules apparaissent durant le développement précoce et ils peuvent avoir différents niveaux d'intégration fonctionnelle. La différence entre développement mosaïque et régulateur ne réside pas dans une dichotomie des modalités de développement, c'est plutôt une question de temps. La plupart des cellules des embryons régulateurs deviennent engagées et incapables d'assumer des destinées alternatives lorsque le développement se déroule. Les modules surviennent chez tous les embryons et leurs fonctions sont généralement dissociables.

Les dissociations surviennent entre les événements temporels et les processus (hétérochronies), entre les relations spatiales, et finalement, dans des liens interactifs entre les modules » (Hall 1996). Les hétérochronies sont traitées ailleurs. Les dissociations spatiales ont été appelées hétérotopies par Haeckel. Elles incluent des événements aussi divers que des déplacements de l'expression génique d'un type ou groupe cellulaire à un autre, des changements homéotiques, la production d'homologues sériés ou de structures répétées, les changements de localisation de structures par rapport à l'axe corporel ou d'autres endroits de référence et des changements relatifs des proportions des structures. Si les mécanismes diffèrent, les résultats sont des changements des relations spatiales.

La troisième sorte de dissociation concerne les interactions entre modules. La dissociation des processus a été démontrée expérimentalement, à la fois dans le développement précoce et tardif (Hall 1996). Les dissociations simples, dans ce qui apparaît être des structures unitaires, indique que plus d'un processus sous-jacent intervient. Par exemple, la transformation homéotique des appendices des insectes représente des dissociations entre localisation et identité. Une série de gènes établit la localisation et la polarité des segments, une seconde série de gènes leur identité. Un exemple bien défini d'interaction moléculaire parallèle dans le développement précoce, est l'établissement des axes antéro-postérieur et dorso-ventral chez l'embryon de drosophile. Ces axes sont spécifiés dans l'œuf par deux systèmes moléculaires localisés. Chez beaucoup d'embryons comme l'oursin et la grenouille, un axe, l'axe animal végétal, est établi par l'un d'une variété de mécanismes, pouvant inclure un système maternel ou un événement zygotique, tel que des processus induits à l'endroit de pénétration du spermatozoïde.

La nature hautement modulaire du développement embryonnaire tardif amène elle-même à de nombreux événements développementaux parallèles. Un de ces cas est la spermatogenèse. Des processus morphogénétiques individuels dans l'assemblage du spermatozoïde peuvent être séparés. « Par exemple..., chez la drosophile, on peut bloquer la croissance de l'axonème flagellaire, mais même ainsi, un deuxième processus microtubulaire, l'élongation du dérivé mitochondrial, s'effectue...les premières étapes de la spermatogenèse, de la cellule goniale à la mitose et au stade spermatocyte primaire, suivent des processus linéaires. Des mutations dans ces étapes bloquent tous les événements d'aval. Cependant, une fois que les cellules sont engagées dans la méiose, un effet très différent des mutations est observé. Plusieurs processus surviennent : la méiose se produit d'abord, puis le modelage nucléaire, l'élongation du dérivé mitochondrial, et l'assemblage de l'axonème se produisent tous plus ou moins simultanément. Des mutations qui bloquent n'importe lequel de ces processus ne bloquent pas les autres. Il est significatif que beaucoup de processus parallèles aient été révélés par des mutations qui résultent dans des dissociations des événements du

développement, parce qu'ils donnent une indication que les dissociations évolutionnistes doivent également avoir des causes génétiques.

Des dissociations entre des modules relativement non connectés entre eux sont aisément compréhensibles. Cependant des dissociations à l'intérieur de systèmes interactifs sont également possibles... Alors que les modules sont relativement isolés les uns des autres dans le développement tardif, il y a de nombreuses interactions entre eux plus tôt. Comme les modules séparés se forment en nombre conséquent vers le milieu du développement, des interactions inductives entre groupes de cellules deviennent prévalentes. Des modules qui seront séparés les uns des autres dans le développement tardif peuvent avoir de grandes interactions pendant la période intermédiaire du développement, parce que les modules peuvent être en contact transitoirement, et séparés plus tard. Pendant qu'ils se touchent, des interactions inductives surviennent, certaines d'entre elles étant inattendues. Par exemple, la rétine est l'inducteur majeur du cristallin dans le développement tardif mais avant, il y a un phénomène qui se produit. Aux stades gastrula tardif et neurula, c'est tout d'abord l'endoderme et ensuite le mésoderme cardiaque qui induisent le cristallin. Ceci survient à cause de la géométrie de la gastrulation des amphibiens. L'endoderme initialement est sous ce qui deviendra éventuellement le cerveau et ses dérivés. Comme la gastrulation se poursuit, le mésoderme cardiaque avance jusqu'à ce que son bord antérieur se soit placé sous les cellules du cristallin présomptif. Pendant la neurulation ultérieure, la plaque neurale se forme et devient le tube neural. La vésicule optique s'invagine. Comme le tube nerveux se ferme, les futures cellules du cristallin viennent en contact avec la rétine présomptive, qui continue le processus d'induction du cristallin. Les inductions précoces par l'endoderme et le mésoderme cardiaque surprennent par leur efficacité. L'ablation expérimentale de la rétine n'empêche pas 42 % des embryons de former des cristallins. D'autres organes comme l'oreille et le nez ont également de multiples inducteurs transitoires chez l'embryon » (Hall, 1996).

La dissociation paraît paradoxalement comme étant créatrice de nouveautés du développement parce que rien de nouveau n'est ajouté. Comme nous le verrons plus tard, dans le cas de certaines dissociations hétérochroniques comme la néoténie chez l'axolotl, une nouvelle voie développementale et l'histoire de la vie ont résulté de la perte d'un caractère du système ancestral, dans le cas de l'axolotl, c'était la production de thyroxine. Sans dissociation, il n'y avait aucun moyen pour un nouvel élément d'être introduit dans une voie développementale, quelle que soit sa source. Aucun caractère ne peut être enlevé ou ajouté à une ontogenèse qui a beaucoup trop de liaisons pour permettre à quelque dissociation de survenir. Les caractères du développement définissent le stade phylotypique et ainsi les éléments conservés du plan d'organisation corporelle.

4C EVOLVABILITE

L'évolvabilité est l'ampleur avec laquelle les gènes appropriés sont susceptibles de changer par mutation et sélection naturelle. Elle peut se définir comme la capacité qu'a un caractère ou une espèce d'évoluer, ou la capacité qu'a une population de répondre à la sélection.

La robustesse, l'une des propriétés fondamentales des systèmes vivants, est observée de manière ubiquitaire parmi différentes espèces et à différents niveaux. La robustesse contre les mutations peut être expliquée par l'existence de solutions multiples à un problème biologique particulier. Les mutations peuvent ainsi être sélectivement neutres.

Wagner (2005) décrit la robustesse en utilisant le concept d'espace neutre du niveau de la séquence génétique à celui de l'organisme et au delà.

Il y a quatre mécanismes de base qui font qu'un système est robuste contre des perturbations variées : les systèmes contrôles, la sécurité par l'effet de redondance et de diversité, la modularité et le découplage, qui isolent les perturbations de niveau inférieur des propriétés au plan fonctionnel. Par exemple, la chémotaxie des bactéries est un exemple de robustesse contre les perturbations environnementales dans lequel l'adaptation parfaite est maintenue contre des concentrations variées de ligand. Cette robustesse de la chémotaxie bactérienne est assurée par une rétroaction négative qui est une sorte de système contrôle.

La prise en compte de la robustesse et de ses échanges se concentrent surtout sur la redondance des gènes versus le codage efficace qui, potentiellement, favorise des réplifications plus rapides.

Récemment, il y a eu un grand intérêt pour la plasticité phénotypique et le développement en relation avec l'évolution. La grande importance potentielle d'études du développement pour la biologie de l'évolution est que ces études peuvent nous éclairer pour savoir comment les phénotypes variables des organismes sont reliés aux gènes, via des mécanismes spécifiques, les éléments qui permettent aux phénotypes d'évoluer. Kirschner et Gerhart(1998) illustrent comment le développement flexible plutôt que d'être une alternative à la sélection dans l'évolution des formes, entraîne la production de variation sélectionnable. Ils proposent que la flexibilité sensible à l'environnement, loin de seulement interférer avec les effets des gènes, puisse améliorer les résultats délétères des mutations et de la variation induite par l'environnement, augmentant la viabilité de nouvelles formes.

« L'évolvabilité d'une lignée est sa capacité à évoluer, également appelée adaptabilité évolutive. Par évolvabilité, nous entendons la capacité à produire une variation phénotypique héritable et sélectionnable. Cette capacité a deux composantes : la réduction de la létalité potentielle des mutations et la réduction du nombre de mutations nécessaires pour produire des caractères phénotypiques nouveaux (Kirschner et Gerhart, 1998) ».

L'évolvabilité est l'habileté de caractères particuliers de systèmes de faciliter le changement. Des discussions récentes (Houle 1992, Wagner et Altenberg 1996) accordent une grande importance aux aspects génétiques de l'évolvabilité, la définissant comme l'habileté du génome de produire des variants adaptatifs quand il agit sur le système génétique ou bien comme étant égale à l'héritabilité d'un caractère multiplié par la racine carrée de la variance génétique additive de ce caractère divisé par la moyenne de ce caractère dans la population (Houle 1992). Une nouvelle dimension est donnée à ce concept par les auteurs qui définissent l'évolvabilité comme la capacité de produire une variation phénotypique non létale, donnant ainsi plus d'importance au phénotype et à son développement que les définitions précédentes. Ils démontrent comment des mécanismes versatiles du développement et la flexibilité permettent un fonctionnement souple des processus cellulaires et un changement développemental viable, en dépit des variations inévitables, et quelquefois extrêmes, qui sont imposées par différents génotypes et facteurs environnementaux. Kirschner et Gerhart(1998) suggèrent que ces mêmes mécanismes pourraient faciliter le changement évolutif et, lorsque c'est le cas, de tels mécanismes pourraient également être favorisés par la sélection au niveau du clade ou de la lignée, augmentant la diversité et la survie des taxa qui les possèdent. Au lieu d'envisager les caractères conservés comme ayant été sélectionnés primitivement pour une fonction efficace et un dessein optimum spécifique, ils signalent que certains mécanismes développementaux clés, hautement conservés, sont caractérisés comme n'étant pas programmés pour un travail spécialisé particulier et dans certains cas, par une inefficacité. Au lieu de dépeindre des processus interactifs comme hautement co-évolués, finement accordés et irrévocablement inter-connectés, ils envisagent les processus comme souvent potentiellement indépendants et versatiles dans leur habileté à participer à différentes

associations, non liés à une tâche particulière mais aisément déplaçables et recombinaison parmi beaucoup de processus.

Kirschner et Gerhart (1998) utilisent des exemples de leurs propres spécialités, la biologie cellulaire et l'embryologie expérimentale. Ils ne considèrent que des animaux pluricellulaires (Métazoaires) et seulement le petit nombre d'espèces qu'ils ont étudiés en détail, la drosophile, d'où se pose la question de l'acceptation générale de leurs conclusions.

Les propriétés des mécanismes flexibles que les auteurs considèrent comme étant importants pour l'évolvabilité sont la compartimentation, la redondance, la robustesse, la liaison faible et le comportement exploratoire. Ces caractères ne sont certainement pas limités aux cellules et embryons de quelques espèces seulement d'animaux.

La compartimentation est une propriété générale des phénotypes. Quelquefois appelée modulante, la compartimentation se réfère à la division hiérarchique des phénotypes en sous-unités contrôlées par des commutations. Comme ces dernières sont binaires, la modularité a été reconnue précocement comme un caractère de la morphologie. Bien qu'il puisse y avoir des éléments partagés et des corrélations génétiques parmi les caractères, ces derniers sont des aspects relativement peu marqués, discrets des phénotypes. Les modules contrôlés par commutation caractérisent l'organisation des domaines des protéines, des comportements alternatifs, des réponses physiologiques, des histoires de vie, et aussi de l'organisation des sociétés animales.

Ce concept de liaison faible, par exemple, concerne la capacité des modules phénotypiques d'inter-réagir dans différentes combinaisons. Les modules qui sont recombinaison dans le développement sont non seulement dissociables mais également capables de fonctionner et de répondre dans beaucoup de contextes, plutôt que d'être efficaces dans l'un d'eux seulement.

La redondance fonctionnelle est une conséquence de la duplication génique. Kirschner et Gerhart (1998) étendent ce concept aux propriétés des cellules et des embryons. Le concept peut être étendu de plus à une large série de phénotypes alternatifs à tous niveaux de l'organisation, à la fois aux plantes et aux animaux. Les qualités de ce que les auteurs appellent systèmes exploratoires comprennent des phénomènes quelquefois dénommés sélection somatique et self-organisation qui intéressent la surproduction de variants semblant être du gaspillage suivi de la persistance, de la multiplication ou de la répétition ("sélection") de ceux qui sont localisés de manière adéquate, favorisés ou utilisés. Les auteurs démontrent que les systèmes exploratoires incluent une plus grande classe de phénomènes que ceux considérés auparavant, tels que le comportement des micro-tubules impliquées dans la formation du fuseau mitotique, ainsi que d'autres phénomènes familiers à tous les biologistes, mais habituellement non perçus comme des mécanismes hypervariables de flexibilité. Le concept de systèmes exploratoires attire l'attention sur la flexibilité apportée par de multiples évolutions potentielles alternatives.

Prenant tout cela en compte, les phénomènes décrits par les auteurs ne sont pas des cas spéciaux isolés, mais font partie d'une image plus large et plus cohérente de la structure phénotypique flexible. Leur vision des mécanismes développementaux comme n'étant pas seulement des outils d'organisation mais aussi des sources de flexibilité qui augmentent l'évolvabilité, peuvent trouver une grande application en biologie.

Les mécanismes de flexibilité discutés contribuent à l'accommodation phénotypique, - l'ajustement non génétique parmi les parties inter-réactives, quelque peu variables indépendamment, d'un organisme, dû à la plasticité phénotypique. Les conséquences générales de l'accommodation phénotypique sont de promouvoir la fonction organismique en

dépit des variations inévitables à cause des causes génétiques et environnementales et de faciliter l'évolution par l'accommodation de nouveaux caractères.

L'idée de l'évolution de l'évolvabilité – l'habilité à évoluer peut elle-même évoluer – doit être posée car elle nécessite une sélection au-dessus du niveau de l'individu. L'évolution adaptative, cependant, concerne la diffusion génétiquement modifiée de caractères dans des populations, des espèces ou des clades. Les mécanismes de flexibilité discutés par les auteurs semblent être des candidats particulièrement bons pour une sélection au niveau des clades car ces mécanismes peuvent devenir établis à l'intérieur des espèces à cause des avantages immédiats, individuels de la flexibilité et ensuite, être favorisés secondairement à des niveaux supérieurs à cause de leurs contributions à la spéciation, à la diversification et au changement majeur (macroévolutif).

En résumé, ces mécanismes confèrent de l'évolvabilité aux organismes en réduisant les contraintes au changement et en permettant l'accumulation de variation non létale. L'évolvabilité aurait été généralement sélectionnée au cours de la sélection pour des processus robustes, flexibles, appropriés pour un développement et une physiologie complexes et sélectionnée spécifiquement dans des lignées subissant des radiations répétées.

Riedl s'est intéressé à l'évolvabilité et à l'origine des contraintes. En dehors du concept de fardeau, Riedl (1978) développe une deuxième théorie dans son ouvrage, la notion d'évolvabilité. L'observation de base, derrière cette idée d'évolvabilité est que le changement au hasard, par mutation et recombinaison, peut être hautement efficace pour optimiser des systèmes complexes, que ce soient des programmes informatiques ou des organismes. Le seul problème est que l'évolvabilité n'est pas garantie et qu'elle dépend de comment le système est organisé et de comment les mutations affectent le système. Cela est plus facilement perçu dans une analogie avec la science informatique. Dans cette dernière, une partie active et pleine de succès applique les idées darwiniennes au développement du code informatique, i.e. l'évolution des programmes informatiques par mutation, recombinaison et sélection. En clair, des programmes informatiques peuvent évoluer avec succès et augmenter leur performance par variation et sélection, mais ceci n'est pas valable pour tous les types de programmes informatiques et pour tous les types de « mutations ». Il a été noté, il y a longtemps, que des programmes informatiques conventionnels comme ceux écrits en FORTRAN, ne sont pas "évolvables". On ne peut pas améliorer un programme écrit en FORTRAN par la substitution d'une seule lettre dans la source du code. La probabilité que quelque chose d'utile provienne du remplacement, au hasard, d'un certain nombre de lettres dans une source de code FORTRAN est trop faible pour soutenir un processus adaptatif darwinien par une variation et une sélection aléatoires. Alors qu'est-ce qui est différent dans la programmation des langages informatiques qui sont "évolvable" ?

Un des premiers codes informatiques "évolvable" est Tierra, développé par Ray (1992). L'une des idées-clés de Tierra est la suivante : une forme importante de commande dans tout langage de programmation ordonne au programme de sauter sur une autre ligne de commande et de continuer l'exécution du programme à partir de là. En langage de programmation conventionnelle, l'endroit où le programme devrait sauter est déterminé par le nombre de lignes du programme. Mais si le programme ajoute ou enlève des lignes au hasard, le nombre de lignes ne demeure plus un indicateur fiable pour déterminer où le programme devrait continuer. En d'autres termes, l'addition ou la déletion de lignes du programme interfère avec le fonctionnement de ces sauts de commande. Ray eut l'idée de remplacer le nombre de lignes par des marques comme références, i.e. des signes attachés à une ligne du programme. Un saut de commande ne verrouille pas pour un certain nombre de lignes, mais pour une ligne du programme avec une certaine marque. Ce système de référence est robuste contre l'addition et la déletion de lignes du programme puisque le point de référence pour un saut de commande

est maintenant indépendant du nombre de lignes du programme et de la position de la ligne dans le programme. Ceci augmente la probabilité que des mutations puissent donner un programme fonctionnel, ou diminuer la probabilité d'effets délétères d'un changement car avec des marques l'addition ou la délétion de lignes n'affecte pas l'exécution correcte d'un saut de commande.

La leçon de cet exemple est que l'évolvabilité nécessite que le processus mutationnel parvienne à des résultats viables avec une probabilité assez élevée. Cette propriété n'est pas garantie mais, plutôt, il est nécessaire qu'elle soit intégrée dans l'architecture du système lui-même. Il y a un théorème général qui formalise cela, celui du "pas de théorème du déjeuner gratuit" de Wolpert et Macrady (1997). Ce théorème dit qu'il n'y a pas de solution générale au problème d'évolvabilité et que l'évolvabilité dépend des conditions délimitées, fonctionnelles et écologiques de l'évolution darwinienne. L'évolvabilité n'est jamais garantie au long cours mais il est nécessaire qu'elle soit accordée pour faire face aux défis adaptatifs qu'une lignée rencontre.

L'idée de Riedl était que le problème de l'évolvabilité est un problème de contraintes, c'est à dire qu'elle peut être entravée en autorisant beaucoup trop de degrés de liberté, comme en autorisant le changement de toute lettre dans la source de code FORTRAN. Beaucoup, sinon la plupart de ces possibilités sont inconditionnellement délétères, et par conséquent "adaptativement redondantes". Toute chose qui contraint la variation de ces degrés de liberté redondants augmentera l'évolvabilité. La raison pour cela est qu'elle cible la variation naturelle dans ces directions qui seront probablement les plus couronnées de succès en trouvant les meilleurs phénotypes. Ainsi les contraintes sur la variation ne sont pas nécessairement une limitation à l'évolution adaptative par la sélection naturelle, mais plutôt une condition nécessaire pour que l'adaptation par sélection naturelle agisse. Des contraintes appropriées sont une condition pour que l'évolution darwinienne soit possible.

Une autre idée de Riedl est que l'évolvabilité n'est pas associée à une certaine forme d'organisation, telle que la modularité. Au contraire, l'évolvabilité résulte d'un appariement entre les propriétés variationnelles telles que la modularité ou les corrélations entre caractères et la forme du paysage du succès reproductif. Par exemple, les corrélations entre deux caractères sont avantageuses en termes d'évolvabilité si les deux caractères sont également couplés fonctionnellement dans le sens qu'ils doivent toujours changer ensemble pour rester fonctionnels. D'un autre côté, si deux caractères sont fonctionnellement indépendants, cela est avantageux si ces caractères sont variationnellement indépendants, puisque les conditions environnementales "pourraient demander" le changement indépendant de ces caractères. Riedl appela ce concept "épigénotype imitant" i.e. une situation dans laquelle les interdépendances épigénétiques (i.e. variationnelles) ressemblent (imitent) aux interdépendances fonctionnelles. Il pensait qu'un tel appariement peut être obtenu par la sélection favorisant l'évolvabilité i.e. par l'évolution adaptative de l'évolvabilité. La sélection pour l'évolvabilité est, en principe, possible sans évoquer la sélection de groupe (Wagner 1981), mais la théorie de l'évolvabilité n'est actuellement pas assez développée pour conclure que cette idée est plausible.

Si l'on accepte les arguments développés ci-dessus, en mettant de côté de savoir si la sélection pour l'évolvabilité est possible, on peut voir que les contraintes caractéristiques de plans d'organisation pourraient être une solution pour le problème de l'évolvabilité en regard de la complexité. Les contraintes de plans d'organisation pourraient éliminer les degrés de liberté adaptativement redondants et pourrait, ainsi, fournir la robustesse nécessaire pour que l'évolution adaptative fonctionne. Selon Riedl, les caractéristiques des plans d'organisation pourraient ainsi être le résultat de l'évolution de l'évolvabilité.

L'importance historique des systèmes "théorie de l'évolution" de Riedl est qu'ils donnent un rôle très spécifique et important au développement dans l'explication des processus évolutifs longtemps avant que l'évolution du développement puisse être réalisée comme un programme de recherche expérimentale. La question, alors, devient : qu'est-ce qu'on gagne exactement en incluant la biologie du développement dans la théorie de l'évolution ? La distribution des réponses s'étend de aucune contribution (Wallace 1986) à l'idée que le développement est en compétition avec la sélection naturelle comme cause primitive du changement évolutif (Newman et Müller 2001). La réponse de Riedl est plus mesurée que ces deux extrêmes. Pour lui, certaines modalités du changement évolutif, comme les plans d'organisation et les innovations, ne sont pas correctement prises en compte par la théorie de la sélection naturelle toute seule, mais requièrent que l'on regarde vers les conditions développementales délimitées sous lesquelles la variation naturelle et la sélection prennent place. Ces conditions délimitées déterminent le taux moyen de changement des caractères morphologiques et elles déterminent également quelles innovations sont possibles dans une lignée, étant donné un certain plan d'organisation hérité de ses ancêtres. De plus, Riedl donne des arguments proposant que les (quelques) contraintes développementales pourraient même être nécessaires pour assurer l'évolvabilité des adaptations complexes. Plutôt que d'inhiber l'adaptation, les contraintes développementales rendent les adaptations possibles, particulièrement dans le cas de caractères fonctionnels complexes. Pour Riedl, l'évolution du développement est beaucoup plus qu'un simple ajout à la théorie de la micro-évolution, remplissant l'espace libre entre la variation génétique et phénotypique.

Remplir cet espace libre est limité par les buts de la théorie néo-darwinienne de l'évolution. Au contraire, la théorie de Riedl s'adresse aux modalités à grande échelle de l'évolution, là où les apports micro-évolutifs seuls, font des assertions vagues, étant seulement une extension des processus micro-évolutifs. C'est dans ce domaine que l'évolution développementale apporte une contribution unique et nouvelle.

4 D- DUPLICATION ET DIVERGENCE

L'origine des vertébrés est le sujet de débats depuis plus d'un siècle. L'une des hypothèses sur l'origine des vertébrés propose qu'une série de nouveaux caractères des vertébrés, formant la région crânienne, soit issue des crêtes neurales et des placodes ectodermiques. Il a été proposé que d'autres changements morphologiques sont survenus plus tôt ou plus tard dans l'évolution des chordés. Par exemple, l'origine de la segmentation chez les chordés primitifs et l'origine des vertèbres et des mâchoires pendant la radiation précoce des vertébrés. Comment ces changements évolutifs sont-ils survenus au cours de l'évolution ? Quelles sortes de changements génétiques ont permis l'origine du programme développemental des vertébrés ? Spécifiquement, on doit se demander quelles sortes de mutations sont responsables de ces changements.

Un type de mutation qui pourrait avoir joué un rôle important, est la duplication génique. L'important potentiel de la duplication génique dans l'évolution de la complexité croissante, a été discuté par Ohno dans son livre classique (1970). Ohno pense que la duplication en tandem des gènes et la polyploïdie peuvent créer des gènes redondants qui sont capables de diverger, relativement peu modifiés par la sélection purifiante jusqu'à leur co-optation pour de nouvelles fonctions. L'hypothèse que les duplications géniques soient une force majeure de l'évolution a été placée sur une base de génétique des populations (Ohta 1989).

Ohno suggéra qu'au moins une série de tétraploïdisation (la série normale de n chromosomes d'un organisme est multiplié par 4, $4n$) survint dans la lignée menant aux

amniotes (reptiles, oiseaux et mammifères) probablement chez nos ancêtres poissons et amphibiens, au Dévonien et que des événements indépendants de tétraploïdisation survinrent chez d'autres lignées de poissons et d'amphibiens. Ohno suggéra également que, beaucoup plus tôt dans l'évolution, une expansion génomique (par tétraploïdie ou duplication génique en tandem) survint chez l'ancêtre commun d'Amphioxus et des vertébrés après la divergence des Urochordés.

Ces hypothèses font des prévisions concernant la diversification de familles de gènes qu'on peut tester. Par exemple, le nombre de gènes apparentés dans une famille particulière de gènes peut être estimé par PCR. De plus, si seulement une sous-série de gènes d'une famille sont clonés à partir de quelques espèces-clés, des analyses de phylogénétique moléculaire peuvent révéler les relations entre les gènes et ainsi les voies et les moments de la duplication génique. Des analyses de liaison par marche sur le chromosome ou hybridation in situ chromosomique (FISH) sont également largement utilisés et peuvent distinguer la duplication en tandem de la polyploïdie. Bien sûr, on ne doit pas s'attendre à ce que tous les gènes dupliqués soient retenus dans le génome après duplication ; des gènes non utilisés peuvent être délétés ou altérés pendant l'évolution avec peu de conséquences. De plus, il semble possible que même des gènes qui étaient une fois essentiels puissent être perdus secondairement. Néanmoins, en appliquant ces analyses à des familles de gènes multiples, dans de multiples espèces de chordés, on pourrait élucider les modalités générales de l'évolution.

Holland et al. (1994) examinent les preuves de la duplication génique durant l'évolution des chordés, en comparant les conclusions tirées des comparaisons de la taille des génomes aux données maintenant obtenues à partir du clonage génique. Tous les gènes codant pour des protéines décrits à ce jour chez Amphioxus, sont revus dans un contexte évolutif et 2 gènes Wnt d'Amphioxus sont rapportés. Les gènes des urochordés (tuniqués) sont comparés lorsque cela est approprié. Les auteurs rapportent également le clonage par PCR d'un gène Hox d'un appendicularien. Ils considèrent ensuite des voies alternatives dans lesquelles des duplications de gènes du contrôle développemental pourraient contribuer à l'évolution du développement des vertébrés et ils testent ces alternatives à la lumière des analyses FISH de l'expression d'homéoboîte génique d'Amphioxus.

La taille génomique peut-elle donner des indications évolutives ?

Comme les céphalochordés (amphioxus) sont généralement considérés comme étant les apparentés éteints les plus proches des vertébrés, les comparaisons génomiques entre amphioxus et vertébrés peuvent donner des indications sur les événements génétiques qui ont accompagné l'évolution des innovations développementales à l'origine des vertébrés.

La taille du génome d'amphioxus est trois fois celle de l'urochordé *Ciona*. Ohno (1970) proposa une duplication génique suivant la divergence des urochordés. Des études d'isozymes et des analyses de gènes orthologues d'amphioxus et de *Ciona* démontrèrent que la plupart des gènes sont présents à l'état de copies uniques, alors que les agnathes, telles que la lamproie et la myxine ont au moins deux orthologues et les mammifères en ont trois et plus comme l'ont démontré Holland et al. (1994).

Cette évidence, avec l'identification d'une seule série de gènes Hox chez amphioxus, comparé aux quatre séries de gènes Hox des vertébrés, permet un affinement du temps de duplication proposé à la période suivant la divergence entre les lignées céphalochordés et vertébrés et avant l'émergence des gnathostomes.

En se basant sur ces données, Holland et al (1994) ont suggéré que deux épisodes de complète ou entière duplication génique (DGE) survinrent l'un avant l'autre, après la divergence des agnathes qui est estimée à 500-430 Ma. C'est l'hypothèse 2 R.

L'identification de trois grandes régions en quadruple exemplaires dans le génome humain, le complexe majeur d'histocompatibilité (MHC), les gènes Hox (sur les chromosomes 2, 7, 12 et 17) et le récepteur du facteur fibroblastique de croissance FGFR (sur les chromosomes 4, 5, 8 et 10) sont très en faveur de la tétraploïdie (Ruddle et al, 1994, Kosahara 1996, Kotsanis 1996, Lundin 1993, Pebusque et al 1998, in Lao-Siriex). Ces deux épisodes de duplication auraient pu se produire en de courtes phases successives entre 90-106 Ma (Wang et Gu 2000).

Avant le séquençage complet du génome humain, on estimait que l'homme a 70.000 (± 20.000) gènes et que les invertébrés en possédaient 20.000. Cette différence de 1 à 4 et les relations observées entre beaucoup de gènes de drosophile et de gène humains qui sont également de 1: 4, était un argument de plus pour l'hypothèse 2R. Maintenant on estime que le génome humain contient 25.000 gènes. Comment, alors, considérer les duplications : 2R et DGE ? C'est ce que nous allons examiner maintenant.

Quelles sont les preuves pour les 2R duplications à partir de l'analyse du génome humain maintenant disponible et des génomes des poissons téléostes ?

Le grand nombre de gènes ayant une seule copie dans le génome humain n'est pas une preuve contre les duplications génomiques et il peut être pleinement expliqué par la perte importante de gènes de duplications (le génome humain a 1308 familles de gènes en commun avec les génomes de *C. elegans*, *D. melanogaster* et *S. cerevisiae*, 43,1 % d'entre eux sont des gènes ayant une seule copie ; si on exclut la levure ce nombre est de 3044).

Des taux similaires de pertes de gènes ont été observés pour des génomes eucaryotes multiples. Chez *S. cerevisiae*, 85 % des paires dupliquées résultant d'un DGE100 Ma, ont été perdus, chez *Fugu* ce chiffre est de 41 % (Holland et al., 1994).

Une perte aussi importante de gènes fait qu'il est impossible d'expliquer la règle 1 :4.

La recherche de trace 2R dans le génome humain.

Des preuves majeure peuvent être obtenues pour le type et le nombre d'évènements de duplication par la présence et l'arrangement de paralogons (des régions chromosomiques distinctes d'un génome qui sont caractérisées par une série de gènes paralogues) dans le génome dupliqué.

Hugues et al (2001) démontrent que la phylogénie de 14 gènes de familles de gènes non-Hox avec des membres de 2 ou plus des chromosomes humains portant les gènes Hox est en faveur de l'hypothèse que ces gènes ont été dupliqués avant l'origine des vertébrés et même avant la divergence protostome-deutérostome. Les membres de seulement 5 familles furent dupliqués à l'époque prévue par l'hypothèse 2 R (i.e. 750-525 Ma). De plus, ces gènes n'ont pas été co-dupliqués avec les séries Hox car leur ordre de duplication n'est pas le même que celui des séries de gènes Hox.

Larhammer et al. (2002) pensent que seuls des gènes ancestralement liés aux séries Hox et non prétendus transportés par les chromosomes portant les gènes Hox à un stade ultérieur, doivent être considérés car l'ordre actuel des gènes sur les chromosomes portant les gènes Hox est affecté par l'histoire des réarrangements des chromosomes spécifiques. Larhammer et al (2002) concluent que 14 des 20 familles sur les chromosomes humains portant les séries Hox ont été co-dupliquées. Ces régions sont grandes et elles couvrent respectivement 14,6 %,

13,3 %, 6,7 % et 28,3 % des chromosomes 7, 17, 12 et 2. Cela rend vraisemblable qu'elles sont le résultat de deux séries de DGE.

Le débat de savoir si le cluster humain MHC et ses régions paralogues furent générés par duplication chromosomique à l'origine des vertébrés, fut résolu par l'étude de la région adéquate chez amphioxus. La comparaison de l'ordre de 31 orthologues d'amphioxus dans le MHC avec ceux des régions paralogues du génome humain, avec en plus les résultats de leur cartographie par FISH sur un seul chromosome d'amphioxus, est en faveur de la duplication en bloc d'une région proto MHC (Abi-Rached et al 2002, Castro et al, 2004). De plus, la région MHC paralogue sur le chromosome 9 humain a gardé l'organisation ancestrale car elle contient deux fois autant de gènes dérivés de la région génomique ancestrale que les trois autres régions sur les chromosomes 1, 6 et 19.

Première preuve pour une DGE chez les vertébrés

Des clusters Hox additionnels ont été identifiés chez les poissons téléostes occupant diverses positions taxonomiques. La cartographie des séries de gènes Hox et de nombreux gènes dupliqués chez le poisson zèbre, tetraodon et medaka suggère une DGE supplémentaire chez certains poissons osseux à nageoires (raie). L'analyse du génome de Fugu révèle 159 paralogons qui contiennent 544 paires de gènes paralogues, 70 % de ces gènes dupliqués furent dupliqués à l'origine des vertébrés (525-875 Ma), 1/5 des paralogons contiennent des gènes avec une origine à 320 Ma, le dernier pic d'explosion génique (3R) est absent du génome humain et ainsi indique un événement de duplication à grande échelle spécifique aux poissons. La preuve définitive de la duplication génomique spécifique aux poissons téléostes a été apportée récemment lorsque le génome du tetraodon, *t. migroviridis* a été séquencé avec une bonne résolution.

Evidence de 2R chez les premiers vertébrés.

La preuve d'une plus récente DGE chez les poissons téléostes indique que c'est la DGE et non la duplication segmentaire qui a été le mécanisme de duplication responsable de l'origine de clusters Hox additionnels dans le clade. Par conséquent on peut accepter maintenant que les clusters Hox sont des marqueurs de confiance.

La lamproie a au moins 4 séries Hox. Une duplication de la série Hox survint avant la divergence des gnathostomes et des vertébrés agnathes, alors qu'une duplication de la série indépendante se fit dans la lignée de la lamproie, après sa divergence de la lignée des gnathostomes (Force, 2002). La phylogénie de familles de gènes non Hox chez la lamproie est également en faveur de duplications indépendantes. Par conséquent, il est plausible que certaines séries Hox de la lamproie formées par une première duplication avant la divergence des agnathes à partir des gnathostomes, aient été perdus et les séries Hox actuelles sont le résultat de DGE récentes lignées spécifiques.

La myxine aurait jusqu'à 7 séries de gènes Hox, deux d'entre eux sont homologues aux séries Hox des mammifères, ce qui est également en faveur de l'hypothèse qu'au moins une duplication de la série Hox survint chez l'ancêtre des gnathostomes et des agnathes. Les deux séries isolées chez les poissons cartilagineux sont homologues des séries Hox A et Hox D des mammifères, plaçant la seconde duplication "2R" avant la divergence des poissons cartilagineux.

Le génome moderne est un palimpsest (un parchemin écrit et partiellement effacé de manière répétée de sorte qu'ancien et nouveau message sont imbriqués) de petites et grandes duplications de réarrangements génomiques, de perte de gènes et de séquences divergentes (Durand et Hoberman, 2006). Le défi du diagnostic de duplications est d'interpréter les duplications de petite taille (duplication en tandem et rétrotransposition) et de grande taille (duplication de bloc, aneuploïdie et DGE) par rapport aux réarrangements, pertes et mutations. Il faut y ajouter les nouveaux gènes survenant par des réorganisations d'exons, des duplications de fragments géniques et des duplications de séquences non codantes.

Par exemple, l'origine de nouveaux exons est un mécanisme important pour la diversité du protéome. Li et al. (2007) rapportent l'origine récurrente de nouveaux exons dans les gènes du chromodomain Y-like (CDYL) de mammifères et les conséquences fonctionnelles associées à l'acquisition de nouveaux exons.

CDYL appartient à une famille de gènes multiples appelée famille de gènes CDY-apparentés. Les membres de cette famille de gènes sont des régulateurs de la transcription, ils ont un rôle important dans la spermatogenèse des mammifères et ils contiennent deux domaines clés : le chromodomain impliqué dans la liaison de la chromatine et un domaine pour la énoyl-coenzyme A hydratase-isomérase. Chez la souris, cette famille comporte deux membres autosomiques CDYL et CDYL2. Chez l'homme, il existe de plus, un groupe de copies de gènes étroitement apparentés appelés chromodomain Y (CDY), localisés sur le chromosome Y. Des études évolutionnistes de génomique comparative suggèrent qu'un des membres autosomiques de ces gènes CDYL est issu d'une duplication génomique, alors que les gènes humains CDY liés à l'Y sont la conséquence d'une rétroposition du mARN CDYL suivi de plusieurs séries d'amplification. Chez l'homme, les gènes autosomiques CDYL et CDYL2 sont exprimés de manière ubiquitaire dans de multiples tissus alors que les copies liées à l'Y, ne sont exprimées que dans le testicule. Les différents profils d'expression indiquent que les membres de la famille de gènes CDY-apparentés ont produit des fonctions divergentes durant l'évolution. Par conséquent, chez les mammifères et, en particulier, chez les hominoïdés, les gènes CDYL peuvent coder plusieurs peptides fonctionnellement différenciés par l'acquisition de nouveaux exons.

Des méthodes informatiques ont été proposées pour analyser les données spatiales et temporelles pour diagnostiquer les processus de duplication génique. Ces méthodes sont basées sur une approche de cartographie (traitant le génome comme une liste ordonnée de gènes en ignorant les séquences intergéniques) ou de séquence (comparant les séquences géniques ou leurs produits pour établir des relations d'homologies entre les séquences).

Les duplications en tandem récentes sont faciles à détecter avec l'approche basée sur la cartographie, car elles surviennent en série de 2 ou plus de deux gènes avec une similarité de séquence significative trouvée à proximité immédiate sur le même chromosome. Ces duplications en tandem sont supposées être dupliquées par recombinaison homologue non allélique produite par l'alignement de séquences répétées mal appariées. Les duplications en bloc de larges fragments chromosomiques peuvent survenir par transposition ou translocation d'ADN suivie de méiose. Ces duplications en bloc sont également appelées duplications segmentaires. La duplication de chromosomes individuels (aneuploïdie) peut également être observée de cette manière.

La DGE peut survenir ou bien par autopolyploïdie (doublement de chaque paire de chromosomes homologues du génome) ou allopolyploïdie (création d'un génome avec nombre de chromosome double par hybridation interspécifique). La polyploïdie récente peut être déduite par l'observation directe d'appariement multivalent ou en comparant les nombres de chromosomes d'espèces étroitement apparentées. La similarité d'organisation génomique

permet de déduire une polyploïdie ancienne dans des espèces qui sont revenues à une ségrégation diploïde. Cependant les régions similaires seront dégradées par duplication génique ultérieure, perte et fragmentation par des réarrangements à grande échelle, ce qui rend difficile de distinguer les DGEs des autres réarrangements à grande échelle.

Bien qu'une grande proportion de paralogues du génome puisse être diagnostiquée par l'approche basée sur la cartographie, il en est d'autres dont l'origine n'est pas claire, comprenant des duplications en tandem et à grande échelle anciennes qui ont été dispersées par des réarrangements ultérieurs, si bien que leurs modalités spatiales caractéristiques ne sont plus apparentes. Les analyses temporelles, basées sur l'estimation des temps de duplication, peuvent aider à identifier l'origine de certains de ces paralogues ; par exemple une prépondérance de duplications du même âge suggère qu'une DGE est survenue.

Aucune de ces méthodes n'identifiera les rétrogènes, gènes qui ont été dupliqués par transcription inverse de mARN par les transcriptases inverses, suivie de réinsertion du cADN qui en résulte dans la séquence génomique. Peu de rétrogènes sont représentés dans les paralogues fonctionnels car les rétrogènes sont habituellement dépourvus de séquences fonctionnelles. Les rétrogènes peuvent être reconnus par l'absence d'introns et dans certains cas la présence de queues poly-A et de séquences répétées flanquantes associées avec l'intégration des sites des éléments transposables.

Les méthodes basées sur l'étude de séquence sont plus utiles pour identifier les rétrogènes et les LCR [low copy repeats (répétitions à basse fréquence de copies)], les duplications hautement conservées récentes avec un mécanisme de formation inconnu. Dans les études de duplications récentes, l'analyse de séquence a également été utilisée pour diagnostiquer les mécanismes génomiques qui produisent divers processus de duplication : éléments transposables et recombinaison homologue non allélique.

L'analyse temporelle se pratique de la manière suivante : une duplication à longue échelle que ce soit un génome entier, un chromosome ou une duplication en bloc résultera en la prépondérance de paralogues qui sont issus simultanément ; par conséquent, la distribution de l'âge des gènes dupliqués peut être utilisée pour diagnostiquer les duplications à grande échelle. Une approche commune est de construire un histogramme avec le nombre de gènes dupliqués et les temps estimés de duplication. Une duplication à grande échelle sera visible comme un pic dans cette distribution, surimposé sur un fond de duplication de gènes uniques en cours. (Durand et Hobermann, 2006). La duplication de paires de gènes uniques est estimée par une variété de méthodes dont la plus commune est la suivante : la fraction de substitutions synonymes par site synonyme (Ks) est utilisée comme une mesure relative du temps passé depuis la duplication. L'estimation du temps variera, dû à l'inexactitude des corrections pour de substitutions multiples et la variation des taux de substitution.

En conclusion, la polyploïdie n'est pas si rare, elle est répandue chez l'animal et les génomes des plantes : 50 % à 70 % des angiospermes ont expérimenté un doublement chromosomique. Beaucoup d'amphibiens (Kawamura 1984) et de poissons (Volf 2005) sont connus pour une polyploïdie récente fréquente. De plus, les mêmes espèces d'amphibiens peuvent avoir des niveaux variés de ploïdie (Becak et Kobashi, 2004).

Entre 400 et 500 paralogons, d'une longueur moyenne de 700 kb incluant 2511 à 3854 gènes dupliqués couvrent autour de 80 % du génome humain. Ce nombre est plus grand que ce qui est attendu par le jeu du hasard et ils sont distribués le long de tous les chromosomes d'une manière non aléatoire, ce qui est en faveur d'une DGE. La plupart des gènes inclus dans ces paralogons ont été dupliqués il y a 350-650 Ma. Des traces de ce "vieil" événement ont été également démontrées dans les génomes de téléostes. Prises ensemble, ces données sont fortement en faveur d'au moins un cycle de duplication génomique tôt dans la lignée des

vertébrés. Le seul élément puissant indiquant que deux duplications se sont produites est l'existence de multiples régions en quadruple exemplaires dans le génome humain.

Quel est le type de ces 2R duplications : allopolyploïdie ou autopolyploïdie ? Les allopolyploïdies sont réputées être plus viables parce qu'elles sont plus fréquentes dans la nature peut-être parce que les génomes allopolyploïdes sont "dynamiques" à l'échelle moléculaire, générant une série de nouvelles instabilités génomiques pendant les stades initiaux après leur transformation.

Un autre exemple de duplication génique portant sur les gènes ABCA a été rapporté récemment par Li et al. (2007). Les gènes ABCA sont une sous-famille des gènes ABC (cassette liant l'ATP). Cinq gènes ABC de cette sous-famille, sont regroupés en série, sous la forme tête-bêche, dans les génomes de l'homme et de la souris, mais il n'existe qu'un seul gène ABCA chez les poissons. Li et al (2007) ont étudié cette sous-famille de gènes chez 11 vertébrés comprenant, en-dehors de l'homme et de la souris, le chien, l'opossum, le poulet, la grenouille, le chimpanzé, le poisson-zèbre, fugu et tétraodon. Ces trois derniers poissons ont tous trois un seul gène ABCA situé sur le chromosome 2. L'homme et le chimpanzé ont une série de 5 gènes ABCA localisés sur le chromosome 17.

L'analyse du génome de ces vertébrés révèle que le gène ABCA5 est conservé au plan évolutif. A l'inverse, les répertoires des autres gènes ABCA de cette série divergent beaucoup parmi les espèces, à la suite, surtout, de duplications survenues après la spéciation. Par exemple, en-dehors de ABCA5, l'homme a 4 autres gènes ABCA (8b, 9, 6 et 10), la souris 4 également (8b, 8a, 9, et 6), le chien 4 aussi (8b, 9, 6 et 10), le poulet 2 seulement (25 et 24) et la grenouille 3 (28, 26 et 27).

De plus, l'analyse de ces génomes révèle que la sélection positive est en action sur les gènes paralogues ABCA6 et ABCA 8a, suggérant que ces deux gènes ont probablement acquis une nouvelle fonction après duplication.

La survenue de nouveaux gènes (avec de nouvelles fonctions) est d'une grande importance pour l'évolution des espèces. Ceci peut se faire par duplication génique, comme nous l'avons vu. Un autre mécanisme amenant à la création de nouveaux gènes est décrit par Cordaux et al. (2006). Il s'agit du recyclage de matériel codant à partir d'éléments génétiques mobiles d'ADN "poubelle".

L'exemple décrit par Cordaux et al. (2006) est celui de l'histoire évolutive de SETMAR, un nouveau gène chimérique de primate, résultant de la fusion d'un gène d'histone méthyltransférase SET avec un gène transposase d'un élément mobile. Cordaux et al. (2006) ont reconstruit les étapes évolutives qui ont amené la naissance de SETMAR, un nouveau gène chimérique de primate localisé dans la région chromosomique humaine 3p26. Ils ont démontré que le gène transposase a été recruté comme partie de gène SETMAR, il y a 40 à 58 millions d'années, après l'insertion de toute la région codante transposase d'un transposon mariner-like Hsmar1 (la région MAR) en aval d'un gène SET préexistant, suivi de l'« exonisation » de novo d'une séquence auparavant non-codante et la création d'un nouvel intron. L'émergence du gène SETMAR se situe après la divergence prosimiens-anthropoïdes. Les poissons, les marsupiaux (opossum), les mammifères placentaires (souris, rat, chien, vache) et les prosimiens (Tarsier et Galago) possèdent le gène SET formé de deux exons, séparés par un seul intron, possédant un codon stop et qui est localisé en une position homologue. Le transposon Hsmar1 fut inséré dans la lignée des primates après la divergence entre tarsier et anthropoïdes, mais avant la divergence des lignées anthropoïdes actuelles. La structure originelle du gène de fusion est conservée dans toutes les lignées d'anthropoïdes (Hominoïdes, singes du Vieux Monde et singes du Nouveau Monde), mais seule, la moitié N-terminale de la transposase évolue sous la pression de sélection positive (purifiante). Des

expériences *in vitro* ont démontré que cette région contient un domaine liant l'ADN qui a conservé sa spécificité de liaison ancestrale pour un motif de 19 paires de base localisé dans la partie terminale inversée de répétitions des transposons Hsmar1 et de leurs dérivés. La présence de ces transposons dans le génome humain constitue un réservoir potentiel de quelques 1500 sites de liaison SETMAR parfaits ou presque parfaits. Ces résultats, non seulement fournissent un aperçu des conditions requises pour une fusion génique réussie, mais ils suggèrent également un mécanisme par lequel les circuits sous-jacents à des réseaux de régulation complexes peuvent être rapidement établis.

Se pose alors la question de savoir quelles sont les conséquences d'une duplication génique. Une duplication génique peut avoir plusieurs conséquences. La conséquence la plus commune peut être la délétion ou la dégénérescence qui va suivre la duplication génique comme cela est indiqué sur la Figure 21 ci-dessous, en a). Mais de nouvelles séquences fonctionnelles peuvent survenir principalement par la dégénérescence différentielle des deux copies géniques, si bien que les nouvelles fonctions engendrées complètent mutuellement la fonction originelle qui existait avant la duplication. Ceci est surtout commun pour les gènes plurifonctionnels et peut se faire de trois manières différentes.

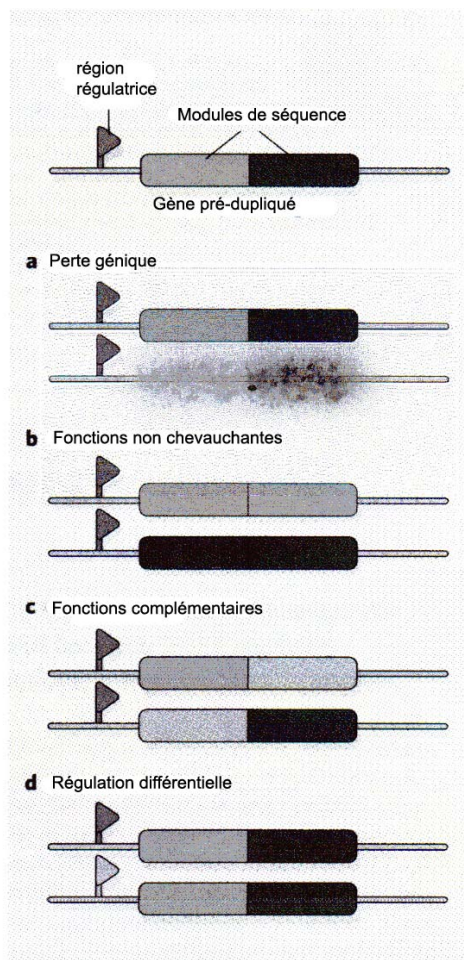


Figure 21. Résultats possibles de la duplication génique.

a) Une conséquence commune est la perte d'une des deux copies du gène dupliqué par délétion ou dégénérescence ;

b) Une autre conséquence peut être la divergence de la séquence des deux copies du gène, ou bien en maintenant la capacité de complémentation ou de substitution réciproque, ou en divergeant complètement pour avoir des fonctions non chevauchantes ;

c) Une troisième possibilité est que les différents modules fonctionnels des deux copies soient perdus ou divergent de sorte que, ensemble, les produits des deux copies assurent la fonction originelle mais chacune est responsable d'un seul aspect de la fonction ;

d) Les régions régulatrices des deux copies peuvent diverger, permettant une expansion spatiale et temporelle de la fonction, ainsi que des niveaux accrus de l'expression.

Les deux copies peuvent acquérir différentes fonctions qui peuvent ou non se chevaucher, indiqué en b) sur la Figure, permettant la complémentation et le maintien de la fonction originelle, tout comme l'expansion de la fonctionnalité. Alternativement, dans les gènes bifonctionnels ou plurifonctionnels, dans lesquels différentes fonctions sont codées par des modules de séquence différente du même gène, les copies dupliquées peuvent perdre leur fonction ou changer de fonction, réciproquement, dans différents modules ; ceci peut aussi résulter dans le recouvrement de la fonction originelle et sa possible expansion, en c) sur la

Figure . De plus, une différenciation de la régulation peut survenir, entraînant une expression différentielle spatiale ou temporelle d'une ou des deux copies, en d) sur la Figure. De nouvelles fonctions surviennent probablement par la combinaison de ces processus.

Une expérience naturelle de l'évolution génomique est la duplication des génomes entiers des espèces de la levure *saccharomyces*. L'étude de ces espèces a démontré que les nouvelles fonctions surviennent rarement par des changements de propriétés biochimiques mais sont fréquemment associées à des modifications de la régulation génique.

Un exemple en est l'évolution d'une paire de gènes dupliqués chez *Saccharomyces cerevisiae*, étudiés par Hittinger et Carroll (2007). Ces auteurs ont étudié les gènes GAL 1 et GAL 3 qui codent pour l'enzyme galactokinase et ont mis en évidence que ces gènes et la protéine GAL 3 ont divergé respectivement, suivant une combinaison de différenciation et de dégénérescence dans différents modules, y compris leurs régions régulatrices. GAL 1 et GAL 3 ont évolué à partir d'un seul gène bifonctionnel, GAL 3 a perdu son activité enzymatique alors que GAL 1 a changé ses besoins de régulation. Il en résulte un gène GAL 1 plus finement contrôlé et hautement inductible. Ainsi ces gènes ont subi une combinaison des deux dernières possibilités, indiquées sur la Figure.

En conclusion, comme on vient de le voir, la duplication de matériel génomique, prédit, il y a 40 ans, par Ohno, est un mécanisme majeur de l'évolution.

5. ASPECTS EVO-DEVO DE LA SELECTION NATURELLE

5A SELECTION DEVELOPPEMENTALE INTERNE

Darwin et ses successeurs, lorsqu'ils parlaient de sélection, pensaient toujours en termes de sélection externe et les agents de cette sélection externe comme, par exemple, la compétition pour l'alimentation, la prédation, la température, etc... ont été abondamment étudiés.

Comme le dit Arthur (livre 1997, p. 219) : « Il est apparent, alors, que la division des agents sélectifs en prédateurs, compétiteurs, climat, etc... est de second ordre. La division primaire est entre interne et externe. Ce point n'est pas nouveau. Il a été soulevé par Whyte (1965) dans un travail dont la clarté et la brièveté sont enviabiles ».

Whyte (1965) considérait la synthèse moderne comme correcte mais sérieusement incomplète. La synthèse est « une théorie nécessaire mais pas suffisante des facteurs directifs de l'évolution ». Ce qui manquait était « la théorie statistique des populations doit être complétée par une théorie structurelle d'ontogenèse individuelle et de son influence sur la phylogenèse (p. 19) ». Et il suggérait que la sélection interne devrait être particulièrement importante en relation avec l'origine des plans d'organisation corporels « La sélection interne aurait apporté la preuve qu'elle a été la plus importante et peut-être la seule qui a opéré, durant certaines ou toutes des étapes majeures de l'évolution et qui ne sont pas encore comprises (p. 65) ».

Whyte dans son livre (1965, p.XVII) dit qu'il a été perturbé quand il trouva que les grands physiologistes de Cambridge essayaient de traiter l'intérieur des cellules vivantes comme des fluides désordonnés... « Comme j'étais convaincu que les cellules étaient des structures élaborées, organisées dans lesquelles les ions, les molécules et les parties cellulaires plus petites devraient vibrer et dériver sous les conditions électriques changeantes, mais diffuser rarement librement comme si le cytoplasme était un fluide idéal.

Ainsi, j'ai entrepris de me documenter sur les organismes et de penser à eux en termes de structure ordonnée. Quel était le type d'ordre ? »

Cette approche structurale amena Whyte à la conclusion suivante (p. 22) : « les conditions d'organisation biologique limitent à un spectre fini, discontinu, les avenues possibles du changement évolutionniste à partir d'un point de départ donné. La nature de la vie limite sa variation et est un facteur dirigeant la phylogenèse. De plus, il est possible que dans certaines circonstances rares mais importantes..., ces conditions internes par elles-mêmes déterminent pleinement les changements évolutionnistes qui surviennent.

Cet argument implique que même si les facteurs pré-mutationnels (radiation ou fluctuations thermiques, ou accidents mécaniques) sont dus au hasard, i.e. ne possèdent pas de corrélations avec les directions de la phylogénie, ces génotypes mutés qui survivent au développement doivent avoir satisfait à des critères qui imposent des restrictions aux voies permises du changement évolutionniste. Les mutations, dont les conséquences satisfont le test darwinien ne se font pas nécessairement au hasard en relation avec la phylogenèse parce qu'elles ont déjà été passées au crible par un processus de sélection interne.

Ainsi, la position est drastiquement altérée depuis, disons 1910. Alors, il était approprié d'assumer que les mutations se font adaptativement au hasard. Maintenant, le terme "hasard" est perçu comme n'étant plus simplement vague, mais positivement trompeur. Non seulement il néglige le degré élevé d'ordre des organismes et devrait être employé seulement dans des sens spéciaux dans lesquels les tests statistiques établissent l'absence de quelque corrélation particulière. Mais, de plus, la longue association du terme avec hasardeux dissimule le fait crucial que les génotypes mutés qui sont passés à travers la sélection interne auront dans certaines circonstances une corrélation positive avec les directions de l'évolution (p. 23).

Il faut insister sur le fait que ni aucun caractère Lamarckien n'entre dans le présent argument, et que ni aucune sorte de sélection somatique est impliquée car nous sommes seulement concernés avec des mutations survenant dans les cellules germinales.

Alors que dans la théorie synthétique, le seul facteur directif dans la phylogenèse est affirmé par la sélection externe darwinienne agissant sur les formes matures en terme de leur efficacité reproductive, dans des environnements particuliers, maintenant un second facteur directif a émergé : la nécessité préalable d'un ordre interne élevé exprimé dans les conditions coordinatives*. La vie peut évoluer uniquement dans de larges avenues déterminées par sa propre nature structurelle ; les voies réelles suivies dans ces avenues sont alors déterminées par la sélection externe darwinienne. C'est le processus sélectif interne préalable, plutôt que la sélection darwinienne, qui assure que seulement les génotypes bien intégrés survivent...

Ceci sont les conclusions provisoires auxquelles on est probablement amené en considérant sérieusement l'ordre interne élevé des organismes et, en particulier, des génotypes (p. 23) ».

Dans le chapitre 6 de son livre, Whyte (1965) rapporte la série de réponses qu'il a reçues des biologistes éminents de cette époque, après la publication de son premier article sur la sélection interne (qu'à cette époque il appela "sélection développementale").

Arthur (1997) donne une série de huit propositions spécifiques qui sont en rapport avec l'importance évolutionniste de la sélection interne. La première d'entre elles constitue effectivement une définition et elle diffère un peu de celle de Whyte : « il considérait la

* Whyte définit les conditions coordinatives comme étant l'expression mathématique des conditions générales de la coordination biologique, les règles de l'ordre géométrique et cinématique qui doit être satisfait jusqu'à un seuil par les parties et processus internes de tout organisme vivant cellulaire.

sélection interne comme tout ou rien, alors que je la considère comme probabilistique, comme sa contre-partie externe.

1) La sélection interne survient lorsque des individus, avec des génotypes différents à un locus donné, diffèrent en valeur adaptative parce-qu'ils diffèrent dans leur degré de coordination interne. Si nous pensons les organismes comme des machines, alors, les génotypes les plus adaptés dans ce contexte, correspondent aux machines dont les parties s'intègrent mieux les unes avec les autres. Un exemple au plan morphologique serait un variant avec amélioration du fonctionnement articulaire squelettique ; alors qu'à l'échelle cellulaire, un exemple serait un variant avec amélioration de la communication intercellulaire.

2) La sélection interne peut être en rapport avec le degré de coordination développementale, le degré de coordination fonctionnelle ou les deux.

3) Les valeurs adaptatives différentes associées à la sélection interne sont probablement amenées à demeurer approximativement constantes dans une grande variété d'environnements ; contrairement à celles qui sont causées par un agent externe sélectif (e.g. un prédateur) qui sont probablement hautement environnement spécifique. Ceci est un point-clé.

4) En termes de causalité biologique, la sélection interne est tout à fait différente de la sélection externe. Il n'y a pas de continuum de l'une à l'autre – comme il y en a de la "micro" à la "macro" mutation. Un agent sélectif fait ou bien partie de l'organisme, ou bien pas. (un endoparasite est un agent sélectif externe, en dépit de sa localisation physique). Cependant en termes de degré de spécificité environnementale (point 3 ci-dessus), il y a un continuum entre les deux.

5) Dans les modèles génétiques de population élémentaire de polymorphismes à un seul locus en utilisant des coefficients sélectifs pour mesurer la force de la sélection, on ne peut formellement pas distinguer les agents sélectifs internes et externes ...

6) Alors que certains agents sélectifs externes peuvent co-évoluer, d'autres –les abiotiques comme le climat – ne le peuvent pas. En sélection interne, tous les agents sélectifs peuvent co-évoluer, comme ils sont tous des gènes ou leurs produits directs ou indirects. La co-évolution de gènes du développement inter-réagissant devient ainsi un foyer majeur d'attention.

7) A cause de cela, on devrait s'attendre à ce que les effets épistatiques sur la valeur adaptative soient la règle dans les cas de sélection interne (bien qu'ils soient probablement aussi très communs dans les cas de sélection externe). D'un point de vue de la génétique des populations, la co-évolution de gènes du développement interactifs peut être considérée comme une sous-catégorie des interactions épistatiques affectant plus généralement la valeur adaptative.

8) A cause des points 5 et 7 ci-dessus, on pourrait affirmer par ceux dont l'intérêt est placé au plan de la population, que la sélection interne est, bien sûr, implicitement prise en considération par des modèles génétiques existant sur la diffusion de variants dans les populations et que peu peut être gagné d'une considération plus explicite. Cependant, cette vision est trop limitée. La considération explicite de la sélection interne et de la co-évolution développementale a) est essentielle pour comprendre l'origine des plans d'organisation corporelle ; et b) aidera à unifier les approches développementale et populationnelle de l'évolution, et amènera ainsi finalement à une meilleure compréhension de la théorie de l'évolution ».

Les valeurs relatives adaptatives d'individus possédant des génotypes alternatifs à tout locus particulier, sont déterminées par une série de facteurs externes, écologiques et aussi par une série de facteurs internes, génétiques développementaux. Si d'un côté, un facteur interne a un effet majeur sur la valeur adaptative, alors qu'aucun des facteurs environnementaux ne l'a, alors la situation peut être envisagée comme agent sélectif interne avec des effets de fond environnemental et de même d'un autre côté pour un facteur externe.

Arthur conclut : « Bien que je crois, comme Whyte (1965) que la sélection interne positive a un rôle important à jouer à l'origine des plans d'organisation corporelle, et la sélection interne négative un rôle important dans leur maintenance, je ne suis pas en train de proposer que la sélection interne est tout ce qui est impliqué : loin de là. Une interaction entre plusieurs sortes différentes de sélection dirige presque certainement l'origine et la stabilisation ultérieure de tout plan d'organisation corporelle (Arthur 1997, p. 226) ».

5 B ENDIGUEMENT GÉNÉRATIF/FARDEAU-CANALISATION

Durant l'évolution, il y a eu une sélection marquée pour les systèmes qui sont capables de subir des perturbations stochastiques et de produire des phénotypes stéréotypés. Canalisation est le terme forgé pour décrire la robustesse évolutive qui diminue la variabilité interindividuelle.

La canalisation peut être visualisée comme le processus de formation de canaux virtuels dans lesquels coulent les programmes développementaux. Plus les parois de ces canaux sont élevées, moins grandes sont les chances que ces programmes dévient de l'optimum. On pense que la canalisation est obtenue par l'activité tampon de gènes spécifiques. A part une exception, celle de hsp 90, une protéine de choc thermique (Queitsch et al 2002, Rutherford et Lindquist 1998) il n'y a pas eu d'essais couronnés de succès pour expliquer le réseau moléculaire sous-jacent à la canalisation. Hornstein et Schomron (2006) suggèrent que la régulation mi/RNA (micro RNA) satisfait à la *bona fide* définition de la canalisation : les réseaux de régulation miRNA évoluèrent sous l'effet de la sélection naturelle dans le but de stabiliser le phénotype et de diminuer la variabilité de caractères spécifiques. L'effet tampon des miRNAs diminue les pénalisations payées pour les erreurs dans la régulation génique. Des variations génétiques légères affectant ou bien les niveaux d'expression des facteurs de transcription ou bien les sites liants en cis des promoteurs n'auront pas de conséquence. A l'échelle de l'évolution, ceci permet aux mutations (des variations génétiques cryptiques) de s'accumuler silencieusement sans être sujettes à des forces sélectives et ceci pourrait ainsi contribuer à l'évolvabilité.

Des exemples de canalisation par les miRNAs sont connus. Une étude d'invalidation du gène miR-1 de *D. melanogaster* entre bien dans cette vision de canalisation basée sur les miRNA. miR est un miRNA spécifique au muscle, conservé en séquence et en modalités d'expression depuis Bilateria. Ce qui est surprenant est que la perte de miR-1 n'affecte pas la différenciation musculaire chez *D. melanogaster*. La musculature ne subit une crise phénotypique que dans sa phase stressante de croissance rapide (Sokol et Ambros, 2005). Cette observation est interprétée comme une perte de robustesse du phénotype musculaire (Brennecke et al, 2005). miR-1 est plastique pour le programme de différenciation musculaire, mais en son absence, le phénotype n'est pas canalisé.

Un deuxième exemple qui met en corrélation la présence de régulation miRNA avec la canalisation est celui des soies scutellaires de *D. melanogaster* chez qui le nombre de ces soies ne varie pratiquement jamais de mouche à mouche. De nombreuses études de la formation de ces soies dans le territoire proneural suggèrent qu'un mécanisme tampon canalise le

phénotype (Rendel, 1969). Sous l'influence d'une sélection expérimentale, cette capacité tampon peut être perdue, limitant la source génétique de l'activité canalisante. Après plusieurs générations de sélection, le nombre de soies commence à augmenter linéairement avec une agression additionnelle et ainsi fait la variance du nombre moyen de soies. Un modèle mathématique de ce réseau suggère qu'il est hautement résistant aux changements de dosage génique effectif et aux changements dans sa topologie, grâce à la canalisation d'un circuit comprenant les gènes E[spl]-C (Meir et al, 2002). Les gènes E[spl]-C sont directement régulés par de multiples miRNAs (Lai 2002, Lai et al 2005, Stark et al 2003).

Un troisième exemple classique de canalisation, qui peut être compris à la lumière des récents travaux sur la biologie des miRNAs, concerne les gènes homéotiques qui sont responsables de l'établissement de l'identité des différents segments du corps le long de l'axe antéro-postérieur. L'expression de l'un de ces gènes homéotiques, Ultrabithorax (Ubx), met en place la forme des haltères, des organes d'équilibre qui se développent au lieu d'une seconde paire d'ailes. Chez *D. melanogaster* sauvage, des anomalies homéotiques comme la transformation d'une haltère en aile ne surviennent pratiquement jamais. Cette faible variabilité phénotypique est due à la forte canalisation génétique d'Ubx. De plus, la sélection expérimentale pour la perte de la canalisation d'Ubx résulte souvent dans la transformation classique d'haltère en aile (Waddington 1956, Lewis 1978). Le mécanisme qui canalise le phénotype Ubx est inconnu, mais des arguments génétiques suggèrent qu'il dépend au moins partiellement de séquences de Ubx 3'UTR (Gibson et Hogness 1996). Ce qui est remarquable est que ceci coïncide bien avec la présence de sites de liaison, dans la région 3'UTR de Ubx, à des miR-iab-4-5p, un cluster Hox de miRNA. De plus, l'expression anormale de miR-iab-4-5p dans le disque de l'haltère, produit une phénotypie de l'observation datant de 50 ans de décanalisation d'Ubx (Ronshaugen et al, 2005, Waddington 1956). Les modalités d'expression de miRNA et de mRNA doivent fournir des indices au mécanisme par lequel les miRNAs confèrent de la robustesse à Ubx. Chez le jeune embryon, l'expression mutuellement exclusive suggère que miR-iab-4-5 p, dirige le clivage du mRNA d'Ubx dans son domaine, alors que plus tard au cours du développement embryonnaire, certains domaines co-expriment miR-iab-4-5p et Ubx, impliquant la fonction comme un module réduisant les interférences (Ronshaugen et al, 2005).

Ces auteurs pensent que les miRNAs doivent fournir une explication moléculaire pour les caractères "classiques" canalisés, y compris l'étude de Rendel (1969, 1965) sur le nombre de soies scutellaires de la Drosophile et l'exemple de Waddington de la phénotypie Bithorax (1956).

Les termes tamponnement génétique, robustesse et canalisation sont utilisés pour décrire les facettes de la stabilité phénotypique. Canalisation fut initialement forgé pour décrire le phénomène de production développementale discontinue. Cependant, dans sa longue histoire, cette définition fut ensuite élargie pour inclure la capacité de systèmes à résister aux perturbations génétiques et environnementales. Dans la littérature, on utilise les trois termes ci-dessus comme synonymes. Cependant, la nomenclature de l'évolution fait la distinction entre ces termes comme suit :

- Tamponnement génétique se rapporte à des mécanismes héréditaires qui maintiennent un caractère constant et ainsi diminuent la variance aux environs de la moyenne.
- La canalisation est un tamponnement génétique qui a évolué sous l'effet de la sélection naturelle afin de stabiliser le phénotype et de diminuer sa variabilité.
- La robustesse est l'invariance du phénotype sous l'effet de perturbations. Par conséquent, des mécanismes comme le tamponnement génétique (une cause) doit être sous-

jaçant à la robustesse (un résultat). Canalisation, d'un autre côté, fait référence à la robustesse évolutive sous l'effet de la sélection stabilisante.

Comment la canalisation contribue-t-elle à l'évolvabilité ? Les caractères canalisés ont une capacité accrue d'absorber la variance mutationnelle. Ceci suggère que, bien qu'une gamme restreinte de variations phénotypiques soit démontrée dans les caractères canalisés, ils doivent vraiment dissimuler des variations génétiques relativement grandes. Ils sont appelés variations génétiques cryptiques car, à l'état canalisé, ces variations génétiques n'affectent pas le phénotype et ainsi ne sont pas soumis à la sélection naturelle. Cependant, dans le cas de perte de canalisation, ces variations génétiques apparaissent – un exemple étant *hsp90*. Par conséquent, la canalisation ne contribue potentiellement pas seulement à la robustesse développementale, mais aussi aux innovations évolutives (Kirschner et Gerhart, 1998 ; Masel, 2006 ; Wagner, 2003 ; Gibson et Dworkin, 2004).

Pour Riedl (1978), les modalités évolutives de la macroévolution sont beaucoup plus structurées qu'attendues de par un modèle adaptationniste de changement évolutif. Comme cela est le cas, la sélection naturelle n'est pas suffisante pour expliquer les modalités de l'évolution et il faut assumer qu'il y a d'autres facteurs en jeu. Quels sont ces facteurs causaux additionnels et peuvent-ils coexister avec la théorie de la génétique des populations de l'évolution, en vigueur lorsque Riedl fut nommé Professeur de Zoologie et de Sciences Marines à l'Université de Caroline du Nord, en 1968. Riedl localisa ces facteurs additionnels dans ce qu'il nomma les "systèmes conditions" de la fonction organismique. Ces systèmes conditions de l'évolution sont le résultat de l'intégration développementale et fonctionnelle de l'organisme qui impose des contraintes fonctionnelles et développementales sur le changement évolutif. Pour toute espèce donnée, les occasions d'un changement adaptatif évolutif sont limitées par les interdépendances développementales et fonctionnelles que l'espèce a hérité de ses ancêtres. Ces contraintes peuvent être le résultat de l'évolution adaptative passée et de la sélection naturelle, mais elles ne sont pas conditionnées par l'environnement dans lequel vit la population. Au contraire, ces contraintes sont intrinsèques à la structure du plan d'organisation et ainsi, elles ne font pas partie du changement adaptatif qui répond à la nécessité de s'adapter aux conditions environnementales.

Riedl envisage ensuite le fardeau et la réalité des plans d'organisation

Pour Riedl (1978), la théorie néodarwinienne de l'évolution est incapable de rendre compte de manière satisfaisante de l'origine et de l'existence de la conservation des plans d'organisation. Les différents caractères ont des taux d'évolution différents, et les caractères des plans d'organisation sont ceux qui évoluent le plus lentement. Ces déviations par rapport au hasard sont conçues comme ordonnées d'où le titre du livre de Riedl « L'ordre chez les organismes vivants ». En fait, le livre débute par un chapitre très abstrait sur la notion d'ordre et de hasard et sur le problème de quantifier l'ordre. Ensuite, Riedl conceptualise l'idée du plan d'organisation comme un concept de variabilité. Les modalités de la variabilité forment un phénomène qui requiert une grande attention aux propriétés organismiques ou "systémiques" de l'organisme. La question principale devient alors : qu'est ce qui cause les différents niveaux de variabilité et comment ont-ils pris leur origine dans l'évolution ? En d'autres mots, selon Riedl, la question de l'origine des plans d'organisation est une question sur l'évolution de la variabilité des caractères. Riedl propose essentiellement deux sortes de modèles pour rendre compte de l'origine de la variabilité : le fardeau et l'évolution de l'évolvabilité.

Le fardeau est l'idée que la probabilité qu'un caractère change durant le cours de l'évolution dépend du nombre et de l'importance des fonctions et des caractères qui dépendent de lui. Chaque caractère morphologique évolue à une vitesse qui dépend de la

"responsabilité" (fardeau) générale du caractère pour le fonctionnement de l'organisme. Ce fardeau d'un caractère, cependant, peut changer au cours de l'évolution. Il peut augmenter amenant peut-être à la fixation effective du caractère, le rendant presque invariable, comme les caractères des plans d'organisation. Le fardeau peut aussi diminuer, à zéro, amenant à l'éventuelle perte du caractère par dégénérescence. Ainsi, pour l'origine des plans d'organisation, l'accroissement du fardeau est le processus-clé i.e. la conversion d'un nouveau caractère acquis avec un fardeau faible, en un caractère de plan d'organisation quasi invariant, est ce qui constitue l'émergence des plans d'organisation. L'idée-clé de Riedl dans son explication de l'origine des plans d'organisation conservés, est que durant l'évolution, les nouveaux caractères surviennent comme des nouveautés. Mais les caractères nouveaux surviennent dans le contexte de caractères qui existaient déjà au moment de leur origine. Riedl admet que ces nouveaux caractères dépendront fonctionnellement et/ou développementalement, de quelques caractères pré-existants. Ces derniers, acquièrent alors un fardeau accru par leur nouvelle responsabilité envers le nouveau caractère (Fig. 22). En d'autres mots l'acquisition de nouveaux caractères augmente le fardeau moyen des caractères phylogénétiquement anciens. Par conséquent, ces caractères auront moins de probabilité d'être perdus ou changés. Ceci explique pourquoi les caractères les plus conservés tendent à être les caractères phylogénétiquement anciens et ainsi il y a une tendance à ce que les caractères apomorphiques des clades les plus inclus soient plus conservés.

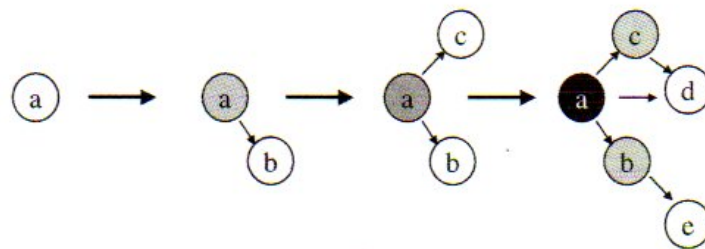


Fig. 22 – Les cercles a, b, c représentent des caractères et l'ombrage représente le degré de fardeau i.e. le nombre d'autres caractères et fonctions qui dépendent de lui. Lorsque de nouveaux caractères dépendant du caractère « a » surviennent, le fardeau du caractère « a » augmente et ses chances d'être modifié ou perdu diminuent. La théorie de Riedl dit que les caractères plans d'organisation sont ces caractères anciens qui ont acquis un haut degré de fardeau et ainsi évoluent à un taux bas. Ces caractères deviennent indispensables et ainsi sont des caractères de plan d'organisation. Ainsi l'origine d'un plan d'organisation est un processus graduel, et non un événement soudain, brusque.

Une conséquence importante de ce modèle et qui n'est pas grandement perçue dans les discussions sur la notion de plan d'organisation, est que les caractères ne surviennent pas comme des caractères de plan d'organisation. En fait, être un caractère de plan d'organisation n'est pas une propriété intrinsèque du caractère lui-même, mais dépend plutôt de la manière dont le caractère est intégré dans le réseau d'interdépendances fonctionnelles et développementales de l'organisme. Ce contexte, bien sûr, change pendant l'évolution. C'est une propriété du réseau, d'où la référence à l'analyse de systèmes dans le sous-titre du travail majeur de Riedl. Un caractère qui est indispensable pour un clade et qui est ainsi un caractère de plan d'organisation pour ce clade, peut être peu important, dérogatoire pour un autre groupe d'organismes. Un exemple est l'histoire évolutive de la *chorda dorsalis* ou notochorde. Le rôle de la notochorde est entièrement développemental chez les tétrapodes chez qui elle est essentielle, indispensable pour le développement de tous les organes axiaux pour disparaître ensuite chez l'adulte. Le caractère homologue chez les urochordés n'est pas indispensable comme le démontre sa présence variable chez les ascidiens et les Thaliacea. La fixation de la notochorde comme un plan d'organisation chez les chordés est un développement secondaire après l'origine de la notochorde.

En conclusion, on peut définir la canalisation comme l'habilité d'un processus développemental à produire un phénotype stable malgré des perturbations environnementales (canalisation environnementale), ou malgré des changements génétiques ou ayant différentes consti-tutions génétiques (canalisation génétique).

5C CO-ADAPTATION DES PROCESSUS DEVELOPPEMENTAUX

Quelle est l'importance relative des facteurs internes et des facteurs externes dans l'évolution, c'est à dire essentiellement des facteurs développementaux (internes) et écologiques (externes), ce qui revient à considérer les processus évolutifs comme « le contrôle du développement par l'écologie » selon Valen (1974). D'après Arthur (1997), la « discussion de ce débat, aujourd'hui, n'a pas donné assez d'attention à la distinction entre l'origine et le maintien des plans d'organisation corporelle et il se pourrait bien qu'ils impliquent un poids très différent des facteurs internes et externes. Par exemple, la suggestion de Maynard-Smith et Szathamary (1995) que les plans d'organisation corporelle pourraient représenter "un accident historique gelé" est essentiellement une proposition que son origine à travers l'adaptation à un mode particulier de vie (externe) est suivi par un maintien à long terme. Cela est ainsi parce que les caractères impliqués dans l'adaptation deviennent ensuite, dans le développement, si imbriqués dans des réseaux (ou générativement déterminés, Wimsatt, 1986) que la nécessité d'une co-adaptation interne empêche leur suppression en d'autres mots, c'est ce qui les "gèle" (Arthur 1997 p. 47-48).

« Les contraintes développementales incluent à la fois a) les limitations à l'étendue des variants des voies ontogénétiques qui peuvent être embarquées dans un taxon particulier ; et b) les limitations à la variabilité des formes adultes qui peuvent être produites à la suite de la non-viabilité des organismes avec des variantes des voies à tout stade pré-adulte, avec une telle non-viabilité survenant par manque de co-adaptation interne ». (Arthur 1997 p. 49).

« Dans les discussions sur les caractères morphologiques, la distinction entre adaptation externe et co-adaptation interne est habituelle. La divergence des membres des tétrapodes en ailes d'oiseaux, membres de mammifères, nageoires est provoquée par la sélection pour l'adaptation à des environnements particuliers et aux possibilités de se mouvoir dans eux. La rétention de certains arrangements os/articulation – telle que l'articulation entre humérus et radius/cubitus, malgré une divergence adaptative, est causée par la nécessité d'une co-adaptation interne. Cette nécessité opère également à travers la sélection, mais ici la sélection interne (Arthur 1997, p. 148) ».

Les gènes des animaux du Vendien étaient sujets à une grande variété de mutations. Si l'on considère des gènes qui ont un rôle de contrôle dans le développement précoce et l'intégration interne, il est probable, selon Arthur (1997 p. 229-232) que « ces gènes ont eu un niveau de co-adaptation plus faible que chez un animal d'aujourd'hui. Le degré de la diminution dans le niveau de co-adaptation causé par une mutation d'un gène contrôlant le développement précoce, est ainsi probablement plus petit. Ainsi, les chances de létalité sont plus faibles au plan de la correspondance.

Tout changement de la trajectoire ontogénétique et de la morphologie adulte d'un animal est capable d'altérer ses modalités de ressources utilisées. Dans peu de cas, de tels changements vont résulter, par chance, dans l'utilisation de nouvelles ressources... Dans une telle situation, un animal mutant, mal coadapté mais viable, peut être mieux adapté que son progéniteur bien coadapté dans le sens que, en moyenne, il laissera plus de progéniture

survivante, simplement à cause du manque de compétition pour ses ressources nouvellement trouvées ».

Un problème que pose la sélection interne est celui de l'effet de la sélection interne sur la co-évolution. Ce problème a été traité par Arthur (1997) :

« Si l'on considère un animal ancien (e.g. Vendien) qui est issu d'un changement développemental radical, l'invasion d'une nouvelle niche et une spéciation sympatrique ou micro-allopatrique, un tel animal sera caractérisé par un niveau faible de co-adaptation interne (Fig. 23-D). Ceci peut se manifester de différentes manières mais une possibilité évidente est que la trajectoire ontogénétique est plutôt variable – ce qui signifie qu'il y a une grande variance dans son résultat entre les différents individus – et ceci va probablement résulter en une forte mortalité pré-adulte.

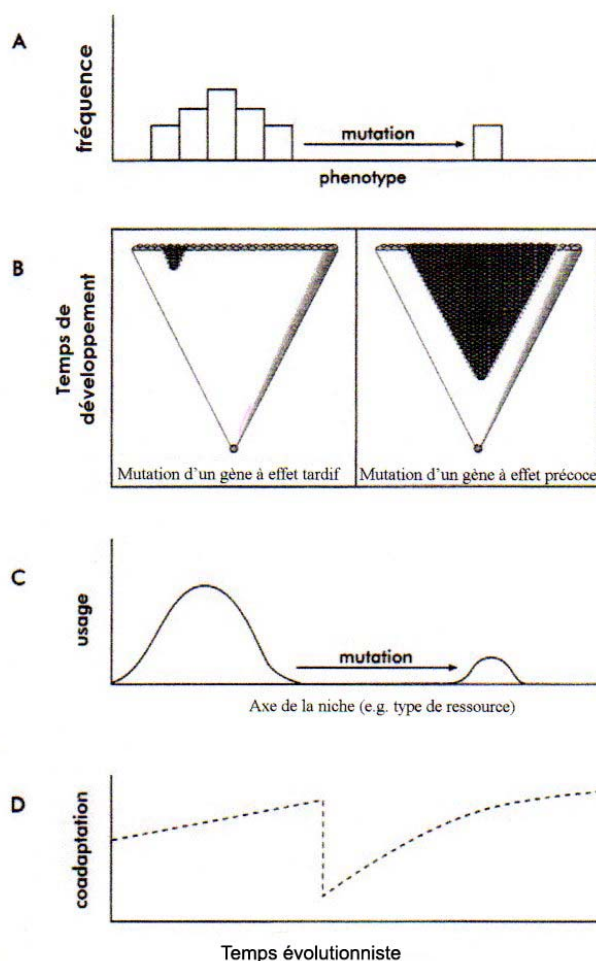


Fig. 23. Un modèle d'invasion d'une nouvelle niche dans l'évolution d'un animal ancien.

(A) Production d'un cluster de descendants mutants par mutation ; (B) effets de cette mutation sur le développement (à droite) contrasté avec l'effet d'une mutation moins majeure (modèle du cône inversé ; section, cellules affectées ombrées) ; (C) déplacement de la niche qui est provoquée fortuitement par la mutation ; (D) modalité du changement dans la co-adaptation interne au cours du temps (voir aussi Figure 24).

Dans une population de tels animaux, il y aura inévitablement une variation allélique des gènes en aval de celui qui agit précocement et dont la mutation a conduit à l'origine de cette lignée dans sa première localisation. La mortalité pré-adulte citée plus haut va probablement être hautement sélective sur cette variation : les allèles qui inter-réagissent le plus efficacement avec le nouveau gène mutant en amont, seront favorisés. Il pourrait y avoir un

net flux en aval dans ce processus de re-coadaptation (Figure 24)... L'arrangement très simplifié montré sur la figure 23 suggère que bien que les allèles changent, et ainsi que la nature de chaque lien en amont/en aval change, la modalité totale de tels liens est a) linéaire et b) inchangée. Il est probable qu'aucune de ces situations ne soit en cause. Bien sûr, la sélection pourrait bien favoriser un accroissement de la densité des liaisons (spécialement des liaisons croisées), augmentant ainsi simultanément la redondance du contrôle et la répétabilité de la trajectoire ontogénétique entre les individus, et ainsi causer une diminution de la flexibilité évolutive pour le futur »... Par conséquent, le processus de « re-coadaptation » est dirigé par la sélection qui est a) directionnelle b) positive (au sens où elle disperse un nouveau variant d'une fréquence négligeable à la fixation et c) interne au sens de Whyte (1995).

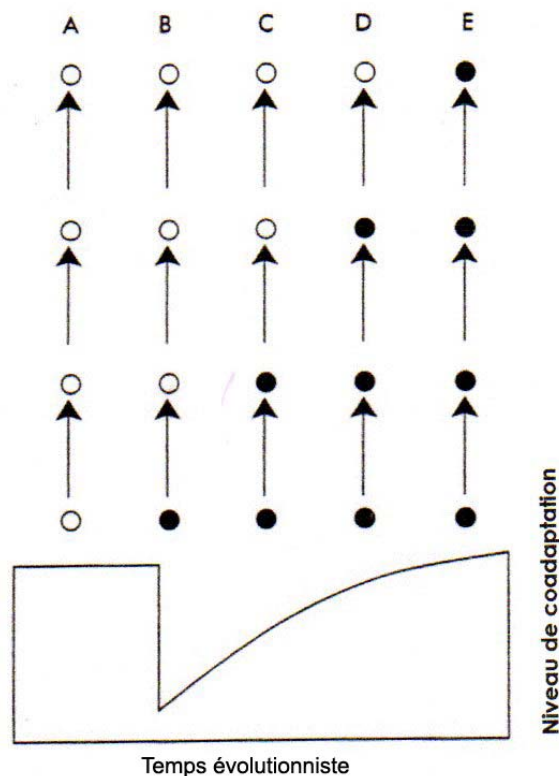


Fig. 24. Une image simplifiée du processus de re-coadaptation.

(A) Voie développementale originelle des gènes inter-réactifs ; (B) gène précoce mutant, réduisant le niveau de coadaptation ; (C) sélection au niveau suivant d'aval d'un modificateur augmentant la coadaptation ; (D/E) le processus continue plus loin en aval (cercles ouverts, allèles originels ; cercles ombrés, allèles nouveaux).

5D DEMASQUAGE DE LA VARIATION CACHEE

Les systèmes vivants maintiennent une stabilité phénotypique lorsqu'ils font face à des perturbations survenant suite à des changements environnementaux. Au cours de l'évolution, il y a eu une sélection accentuée pour les systèmes capables d'endurer des perturbations stochastiques et de produire des descendants au phénotype stéréotypé. Cette canalisation est réalisée par l'activité tampon de gènes spécifiques. Hornstein et Shomron (2006) posent la question de savoir quelles bases moléculaires sont sous-jacentes à cette canalisation. Peu de choses sont connues dans ce domaine. Nous envisagerons tout d'abord Hsp 90 et les microRNAs, puis l'évolution d'un polyphénisme.

Hsp 90 comme inducteur de l'évolution morphologique

Parmi les protéines de choc thermique, Hsp 90 est unique car elle n'est pas nécessaire pour la maturation ou la maintenance de la plupart des protéines *in vivo*. La plupart de ses nombreuses cibles cellulaires sont des transducteurs de signaux, c'est à dire des régulateurs du cycle cellulaire et du développement dont l'instabilité conformationnelle est adaptée à leurs rôles de commutateur moléculaire. A travers des interactions de faible affinité caractérisées par des cycles répétés de liaisons et de relâchement, Hsp 90 maintient ces protéines de signalisation instables prêtes pour l'activation jusqu'à ce qu'elles soient stabilisées par des changements de conformation associés à la transduction du signal. Des changements mineurs de la séquence d'acides aminés peuvent avoir des effets substantiels sur la stabilité conformationnelle des protéines et Hsp 90 reconnaît des caractères structuraux communs aux protéines instables plutôt que des motifs de séquence spécifiques. Ainsi, des membres individuels de familles de protéines hautement homologues, tels que les récepteurs des hormones stéroïdes ou les kinases cycline-dépendantes, ou les kinases de la famille Src, peuvent varier grandement dans leur dépendance à Hsp 90. A cause de son implication double avec des transducteurs de signal héréditairement instables d'un côté, et avec la réponse cellulaire au stress de l'autre, Hsp 90 peut relier les programmes développementaux à la contingence environnementale (Rutherford Lindquist, 1998).

Rutherford et Lindquist (1998) rapportent que, chez la drosophile, lorsque Hsp 90 est mutée ou lésée pharmacologiquement, des variations phénotypiques affectant presque toutes les structures adultes, sont produites, avec des variants spécifiques dépendant de la composition génétique et survenant à la fois dans les souches de laboratoire et dans les populations sauvages.

Les mutants utilisés par Rutherford et Lindquist, Hsp 83, sont porteurs de mutations du gène Hsp 90. A l'état homozygote, la mutation est létale. A l'état hétérozygote ou après croisement avec des mouches sauvages, Rutherford et Lindquist ont observé fréquemment, dans 5 % et dans 1 à 2 % des cas, respectivement des anomalies phénotypiques, allant de mineures à sévères, touchant un ou les deux côtés de l'animal, incluant la transformation de parties du corps, la rupture du modelage de l'abdomen, la duplication des soies, la déformation des yeux ou des membres et des changements de la forme ou de l'aspect des veines des ailes. L'apparition spontanée de ces anomalies du développement résulte d'altérations de la fonction de Hsp 90.

Quand une souche standard sauvage est élevée avec une alimentation contenant un inhibiteur patent et spécifique de Hsp 90 (la geldanamycine) des anomalies similaires sont produites. Une réponse forte à la sélection indique que même lorsque les populations fondatrices sont petites, elles contiennent une grande quantité de variation génétique cryptique qui est capable d'affecter ces caractères.

Beaucoup de caractères observés chez les hétérozygotes Hsp 83 sont accentués soit à haute (30°), soit à basse (18°) températures.

Des expériences de croisements des hétérozygotes ont démontré que le caractère déformations de l'œil est devenu indépendant de la mutation Hsp 83. Des expériences de croisement avec des souches sauvages et des croisements en retour et à diverses températures, ont démontré que le type sauvage Hsp 90 tamponne la pénétrance et la sensibilité à la température du caractère déformation de l'œil, couplant l'apparition de ce variant morphogénétique à l'environnement.

Cette étude de Rutherford et Lindquist (1998) fournit un mécanisme moléculaire au processus de changement évolutif en réponse à l'environnement, un mécanisme pour l'évolvabilité. Les auteurs « suggèrent que dans la nature, des diminutions transitoires des taux de Hsp 90 résultant de sa titration par des protéines endommagées par le stress, pourraient

démasquer des variants morphologiques pour que la sélection puisse agir sur eux. Des déterminants génétiques multiples, auparavant silencieux, produisent ces variants et, quand il sont enrichis par la sélection, ils deviennent rapidement indépendants de la mutation Hsp 90. Par conséquent, une variation très répandue, affectant les voies morphogénétiques existe dans la nature, mais elle est habituellement silencieuse ; Hsp 90 tamponne cette variation, lui permettant de s'accumuler dans des conditions neutres. Lorsque le tamponnement par Hsp 90 est compromis, par exemple par la température, les variants cryptiques sont exprimés et la sélection peut conduire à l'expression continue de ces caractères, même lorsque la fonction Hsp 90 est restaurée. Ceci fournit un mécanisme plausible pour promouvoir le changement évolutif de processus développementaux par ailleurs endigués ».

Nous avons déjà vu, au chapitre canalisation (5B), des miRNA qui sont des acteurs-clé des programmes de canalisation génétique (Hornstein et Shomron, 2006). Les miRNA sont d'abondantes molécules régulatrices de gènes occupant entre 1 et 5 % des gènes du génome d'un animal donné. En se liant à une séquence minima de reconnaissance, les miRNA répriment l'expression des mRNA codant pour des protéines, fournissant un puissant mécanisme régulateur de l'expression génique. Des études phylogénétiques comparatives ont mis en évidence des séquences liant les miRNA de plus d'un tiers de tous les gènes, suggérant que la régulation par les miRNAs concerne une grande proportion de processus cellulaires (Hornstein et Shomron, 2006). Hornstein et Shomron suggèrent que les interactions des miRNA avec le réseau des gènes codant pour des protéines ont évolué pour tamponner des perturbations stochastiques et par là-même conférer une robustesse aux programmes développementaux génétiques.

« La différenciation de cellules pendant le développement est réalisée par des changements dans le milieu de facteurs de transcription. Par exemple, lorsque le tissu neuronal se différencie à partir de l'ectoderme, des mi-RNAs tissu-spécifiques sont exprimés pour canaliser les destinées neuronales et non neuronales des cellules. Les neurones expriment à un niveau élevé miR-124, alors que d'autres dérivés ectodermiques expriment miR-9a et miR-279. Chez le poisson zèbre, miR-430 est impliqué dans la transition mère à zygote » (Hornstein et Shomron, 2006). Dans ces cas, le miRNA est exprimé à des niveaux bien plus élevés que la cible. Une deuxième classe de tamponnement génétique par les miRNAs survient dans les cas où le miRNA et la cible sont coexprimés à des niveaux intermédiaires et là, le rôle du miRNA est de tamponner les fluctuations de l'expression de la cible à un point post transcriptionnel. Pourquoi cela est-il nécessaire ? L'activation des promoteurs a une composante hautement stochastique qui résulte dans des fluctuations au hasard du nombre de transcrits. Ce "bruit" génétique pourrait perturber la fonction du programme génétique et être ainsi nocif au phénotype.... L'effet tampon des miRNA diminue la pénalité payée pour les erreurs de la régulation génique. A une échelle évolutive, ceci permet aux mutations (la variation génétique cryptique) de s'accumuler silencieusement sans être sujettes à des forces sélectives et ainsi pourrait contribuer à l'évolvabilité. Les auteurs concluent que « les miRNAs génèrent un réseau qui confère de la robustesse aux voies génétiques d'au moins deux manières : les miRNAs réprimentt les cibles mRNA dans les tissus où ils auraient été destructeurs ou délétères. Ceci est accompli par des niveaux élevés de l'expression des miRNAs dans les cellules où les cibles ne sont pas transcrites. Dans le même temps, le contrôle post-transcriptionnel du bruit génétique est effectué par des miRNAs qui sont coexprimés avec leurs cibles. Ainsi, le réseau miRNA fournit une infrastructure moléculaire qui pourrait expliquer beaucoup d'aspects du principe, vieux de 65 ans, de canalisation ».

Evolution d'un polyphénisme* par accomodation génétique.

* Ensemble des variations morphologiques (polymorphisme), des variations comportementales et des variations physiologiques.

Les polyphénismes sont des adaptations dans lesquelles un génome est associé avec des phénotypes alternatifs discontinus dans différents environnements. Suzuki et Nijhout (2006) rapportent qu'une mutation de la voie régulatrice de l'hormone juvénile de *Manduca sexta* permet le choc thermique, la révélation d'une coloration de la larve par une réaction "norme cachée".

Les polyphénismes, comme les castes des insectes sociaux, les phases solitaire ou grégaire des criquets migrateurs et les formes ailées ou sans aile des pucerons, sont des adaptations à des environnements variés.

Peu de choses sont connues sur les mécanismes évolutifs et développementaux à l'origine de ces caractères. Suzuki et Nijhout (2006) ont testé l'hypothèse "qu'un polyphénisme peut évoluer par une stabilisation génétique d'un phénotype induit par le stress, un processus connu sous la dénomination d'assimilation génétique. Parce que des espèces apparentées doivent partager des antécédents génétiques et développementaux, l'exposition à des variations génétiques cachées par stress devrait révéler un mécanisme régulateur polyphénique chez une espèce monophénique qui partage un ancêtre commun avec une espèce polyphénique". Les auteurs ont étudié cette possibilité en révélant un polyphénisme de coloration chez la larve du ver du tabac, *Manduca sexta*, une espèce monophénique avec une larve verte ; une espèce apparentée *M. quinquemaculata*, a un polyphénisme de coloration larvaire, développant un phénotype vert à 28° C et un phénotype noir à 20° C. Parce que le stress thermique est rencontré communément dans les souches sauvages, les auteurs ont choisi d'utiliser le stress thermique pour obtenir des phénocopies. La souche sauvage est robuste au choc thermique, la larve restant verte alors que chez le mutant noir de *M. sexta*, la mutation noire récessive liée au sexe, diminue la sécrétion de l'hormone juvénile (HJ) ce qui entraîne une mélanisation accrue de l'épiderme larvaire ; le phénotype noir mutant peut être restauré par traitement par HJ, ce qui entraîne une larve colorée normalement en vert. Les larves du mutant noir sont noires à la température physiologiquement tolérable de 20°C à 28° C. Les chocs thermiques induisent des colorations variant du noir normal à du vert presque normal, avec la majorité ayant un changement de coloration léger. « La réponse à la sélection, chez les descendants par rapport aux témoins non sélectionnés, démontre que le changement de coloration est héritable et que la variation du phénotype est continue, plutôt que discontinue, ce qui indique que le changement induit de coloration est sous contrôle polygénique » (Suzuki et Nijhout, 2006). Ainsi, la sélection résulte dans l'évolution de différents phénotypes à des températures environnementales constantes différentes, et change la forme de la norme de réaction, de sorte que la réponse à un petit changement de température dans la région de transition devient plus discontinue. Une ligature entre la tête (sécrétion de HJ par le corpora allata) et le thorax (sécrétion d'écdysone par les glandes prothoraciques) et l'application locale d'un analogue de HJ à des larves dont la ligature est située derrière le mésothorax, démontre que la capacité de changement dans la lignée polyphénique est due, en partie, à un changement de coloration accrue et accompagné par un accroissement du titre de HJ pendant le choc thermique. Les auteurs concluent que « leurs résultats fournissent un exemple du modèle de génétique quantitative pour l'accommodation génétique : l'accommodation génétique est un mécanisme de l'évolution par lequel un phénotype nouveau introduit par une mutation ou un changement environnemental est "moulé" en un phénotype adaptatif par des changements génétiques quantitatifs. L'accommodation génétique diffère de l'assimilation génétique en ce sens que cette dernière résulte en la canalisation du nouveau phénotype de sorte qu'il n'est pas plus longtemps affecté par la variation environnementale alors que l'accommodation génétique peut résulter en une sensibilité environnementale accrue d'un phénotype plastique ».

En résumé, cette étude démontre que les mécanismes qui régulent les hormones développementales, peuvent masquer la variation génétique et agir comme des agents évolutifs, facilitant l'origine des phénotypes adaptatifs nouveaux.

Les études ci-dessus mettent en évidence un phénomène général du développement embryonnaire en démontrant comment les espèces peuvent masquer les effets de mutations génétiques jusqu'à ce qu'un déclic environnemental les révèle, un mécanisme adaptatif qui aiderait les organismes à survivre dans des conditions changeantes.

5E - L'ASSIMILATION GENETIQUE

Le développement embryonnaire est un processus très complexe. On peut distinguer trois types majeurs de phénomènes dans ce développement embryonnaire :

- 1) La régionalisation qui est le processus par lequel les différentes parties de l'œuf, semblant originellement les mêmes, vont montrer des différences apparentes : une partie se développant en œil, une autre en cerveau, une troisième en intestin, une quatrième en notochorde et ainsi de suite.
- 2) L'histogenèse qui est le changement des cellules dans les dérivés d'une partie donnée du matériel embryonnaire donnant les tissus. Les parties 1) et 2) sont réunies quelquefois par le mot différenciation.
- 3) La morphogenèse lorsque une région de l'œuf est conformée dans sa forme définitive : membre ou œil ou quelque autre organe.

Ces trois processus surviennent ensemble : ils peuvent être appelés "individuation". Le fait empirique majeur du développement des animaux est que les produits finaux varient habituellement de manière discontinue. Les tissus d'un animal sont fortement distincts les uns des autres : peau, nerfs muscle, poumon, rein... de même chaque organe a une morphologie bien définie et caractéristique. Selon Waddington (1942) la discontinuité est également devenue le concept principal dans l'étude causale du développement embryonnaire. L'épigénétique*, comme cette branche est appelée, est centrée sur la notion de détermination, une idée qui implique qu'à un stade précoce du développement, certaines discontinuités majeures entre tissus et organes deviennent établies. Waddington (1942) a démontré que des larves soumises pendant un temps court à une température élevée donnent des adultes aux ailes déformées. Si ces adultes sont croisés entre eux, et leurs larves également exposées à une température élevée, le même résultat que précédemment est obtenu et ceci sur plusieurs générations. Au bout d'un certain temps, Waddington observe que des mouches aux ailes déformées apparaissent même en l'absence de traitement thermique. Par conséquent, le caractère ailes déformées initialement dû à l'exposition thermique, donc à l'environnement, est devenu héréditaire, transmissible à la descendance.

Waddington n'en déduit pas pour autant qu'il s'agit là de transmission de caractères acquis. Il explique ce qu'il a observé en admettant que certaines mouches sont sensibles à une température élevée et vont avoir des ailes déformées. Ces mouches seraient porteuses de mutations qui affectent la forme des ailes, mais la température est le facteur prépondérant déclenchant la déformation des ailes. Waddington suggère qu'en sélectionnant à chaque génération des mouches aux ailes déformées, des mutations vont s'accumuler chez les descendants jusqu'à un seuil à partir duquel ces mutations sont si nombreuses qu'il n'est plus nécessaire d'induire le développement des mouches par un facteur environnemental, la température élevée, pour obtenir la déformation de leurs ailes. Waddington appelle ce

*A cette époque ce terme n'avait pas la même signification qu'aujourd'hui, il signifiait "embryogenèse".

phénomène l'assimilation génétique. La question de comment cela se produit-il est, pour l'épigénétique, non moins cruciale que le problème de l'origine des espèces pour l'évolution. Pour répondre à cette question, Waddington étudie les voies : voies canalisées pour des stades terminaux alternatifs, voies développementales avant de décrire le paysage épigénétique.

Voies canalisées pour des stades terminaux alternatifs

Les produits finaux ne sont pas "confondus" l'un dans l'autre par toute l'amplitude d'intermédiaires mais ils sont très distincts, tissu hépatique, rénal, musculaire, nerveux, etc... Tout le cours du développement du stade initial de l'œuf jusqu'à la condition adulte finale, est une voie la plus favorisée ; ce qui revient à dire que si une masse de matériel se développe le long d'une telle voie et est, à quelque moment durant le cours du développement, poussée hors de cette voie par quelque situation expérimentale, elle aura un comportement régulateur et tend à retourner sur la voie normale. Waddington (1942) a parlé de « canalisation » ou de « tampon ».

« Le phénomène est peut-être le mieux visible en relation avec la morphogenèse, dans laquelle il est bien connu qu'un rudiment d'organe qui est coupé en deux, ou dont on enlève une partie, va néanmoins réussir souvent à former un organe bien développé. Mais il y a peu de doute que le même phénomène est exposé par les processus chimiques de l'histogenèse. Considérons, par exemple, l'effet du lithium ou de substances similaires sur le mésoderme de l'œuf d'amphibien. L'effet est qu'une partie de la notochorde présomptive peut être convertie en mésoderme somitique ? Ceci indique que le mésoderme a été affecté et que l'effet initial peut rarement être supposé confiné à la partie qui a été éventuellement convertie, mais doit s'appliquer au mésoderme comme une entité. Comme néanmoins une partie de la notochorde présomptive réussit à se développer en tissu notochordique normal, nous devons conclure qu'elle a été capable de compenser l'anomalie initiale produite par le lithium et qu'elle est retournée à la voie normale canalisée de l'histogenèse de la notochorde. Ainsi, la dominance d'un facteur génétique sur son allélomorphe récessif indique que les processus développementaux affectés par lui, sont capables de compenser l'anomalie initiale causée par le fait d'avoir un allèle récessif et d'aller dans la voie canalisée qui amènerait au résultat normal final dominant (Waddington, 1942) ».

Un autre point essentiel est que le degré de canalisation est sous contrôle génétique, c'est à dire que des individus de certains génotypes ont une tendance plus forte pour réguler les voies canalisées normales du développement que d'autres. Ceci peut être clairement démontré si on applique des stimuli environnementaux à un groupe d'individus en développement. On en rendra certains anormaux alors que d'autres sont capables d'ajustement et apparaîtront complètement indemnes. Il est bien connu que le degré de dominance peut être contrôlé par le reste du génotype.

En termes très généraux, il est clair que la survenue de grandes différences entre les produits terminaux du développement doit être concernée par quelque forme de processus à seuil dynamique (e.g. $A \rightleftharpoons B \rightleftharpoons C \rightleftharpoons D \rightleftharpoons E$, etc...); un petit changement de la concentration d'une des composantes, telle que C, aura tendance à être distribuée parmi tous les éléments de la séquence. Ce phénomène en lui-même, va fournir un certain degré de "tampon".

De telles liaisons croisées entre les variables doivent certainement être évoquées pour expliquer le contrôle de la canalisation du développement d'un caractère par de nombreux gènes.

Voies développementales

Dans l'étude du développement, Waddington(1942) dit « nous sommes intéressés non seulement par le stade final auquel le système arrive, mais aussi par le cheminement par lequel il y arrive ». Pour étudier ces voies développementales il propose un diagramme phase-espace du développement, un espace multidimensionnel, subdivisé en un certain nombre de régions de sorte que les trajectoires du développement commençant n'importe où dans une région, convergent en un certain point final, pendant que celles commençant dans d'autres régions convergent ailleurs (Figure 25). Une région de l'œuf, de composition B, se développe le long d'une série de trajectoires qui convergent vers le tissu adulte B'. Une autre région de composition C1+C2 commence également à se développer le long d'une série de trajectoires. A un certain temps durant le développement un contact physique survient entre B et C2 ; une réaction survient par laquelle les trajectoires C2 sont déviées pour converger en C'2. Ceci représente une induction.

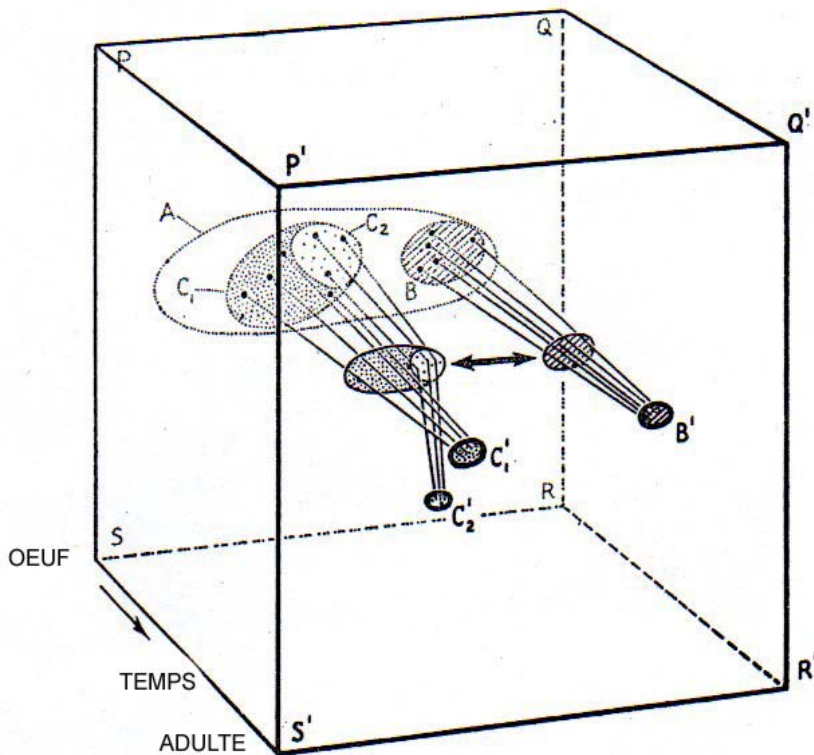


Figure 25. :Diagramme du développement phase-espace. L'axe du temps est perpendiculaire à la surface du papier, depuis le plan PQRS au moment de la fécondation jusqu'à P'Q'R'S' chez l'adulte. Les deux autres dimensions représentent la composition du système. La composition des différentes parties de l'œuf (qui, dans ce cas, varie continuellement à la manière d'un gradient) est originellement dans l'aire A. Une région de l'œuf, de composition B, se développe le long d'une série de trajectoires qui convergent vers le tissu adulte B'. Une autre région, de composition C1+C2 commence également à se développer le long d'une série convergente de trajectoires. A un certain stade durant le développement, un contact physique (la flèche double en gras) survient entre

la région B et C2 ; une réaction survient, par laquelle les trajectoires C2 sont déviées de manière à converger en C'2 ; ceci représente une induction.

Waddington essaie d'en donner un modèle simple. Considérant une surface ondulée faite en sorte que les points représentant des stades tardifs sont plus bas que ceux représentant des stades précoces (Fig.26). Si quelque chose, comme une balle, est placée sur la surface, elle roulera en bas vers quelque état final au bord inférieur.

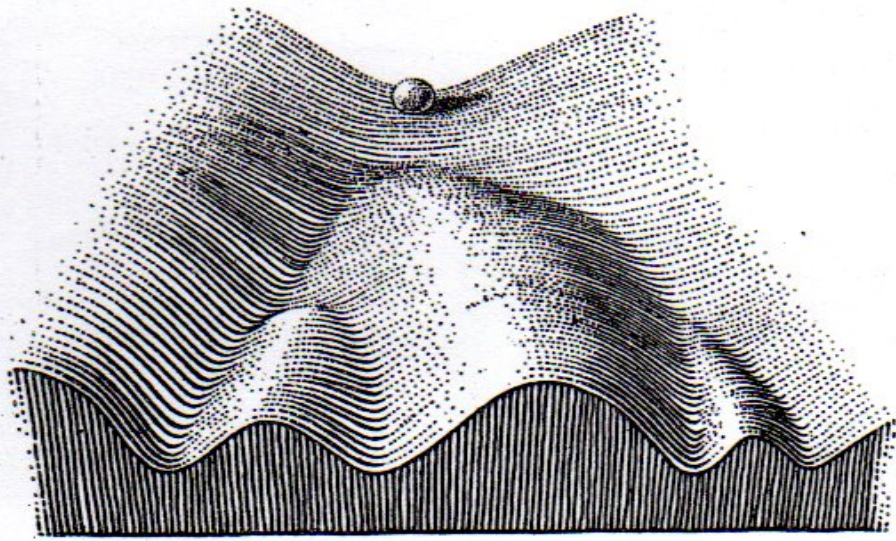


Figure 26 : Partie d'un paysage épigénétique. La trajectoire suivie par la balle, comme elle descend vers le lecteur, correspond à l'histoire développementale d'une partie particulière de l'œuf. Il y a tout d'abord une alternative, vers la droite ou la gauche. Le long de la voie précédente, une seconde alternative est offerte ; le long de la voie vers la gauche, le canal principal continue vers la gauche, mais il y a une voie alternative qui, cependant, peut seulement être atteinte au-dessus d'un seuil.

« Très diagrammatiquement, on peut marquer le long du bord inférieur, une position qui correspond, disons, à l'œil, une autre au cerveau, une troisième à la colonne vertébrale et ainsi de suite pour chaque tissu ou organe. De même, on peut supposer que les points du bord supérieur représentent différents états cytoplasmiques des différentes parties de l'œuf (Waddington, 1942) ».

Le paysage épigénétique

Il peut y avoir des régions au niveau supérieur qui sont presque toujours des plateaux plats desquels 2 ou 3 différentes vallées descendent vers le bas. Ceci correspond à ce qui est connu comme états de compétences dans lesquels les tissus embryonnaires sont dans une condition dans laquelle ils peuvent aisément être amenés à se développer dans l'une ou l'autre de nombre de directions alternatives. Le modèle amène à considérer le degré de canalisation de quelque voie particulière du développement. La vallée a-t-elle un fond plat et des côtés en pentes douces ? S'il y a seulement une légère tendance pour une trajectoire développementale lorsqu'elle est déplacée dans la vallée centrale, elle va retrouver à nouveau son chemin en retour. Le caractère final adulte sera aisément amené à varier pour des fluctuations mineures dans les conditions dans lesquelles le développement survient. D'un autre côté, si le fond de la vallée est très étroit, et les côtés profonds, il sera plus difficile de pousser la trajectoire en-dehors de son cours normal et elle y retournera rapidement à moins qu'elle ait été poussée dans une autre vallée ou un plateau qui représente quelques conditions aberrantes, intermédiaires entre un organe et un autre.

Il y a trois types de systèmes développementaux dépendant respectivement de gènes, de systèmes de gradient et de relations inductives.

« Il est important de réaliser que l'ordonnement comparativement simple du paysage épigénétique, son nombre restreint de vallées avec leurs points de branchement et leurs contours caractéristiques – est une propriété d'ordre élevé dépendant d'un réseau sous-jacent d'interactions qui est beaucoup plus compliqué. Les cellules avançant le long d'une quelconque voie développementale doivent avoir un métabolisme d'une certaine complexité

correspondante. Les simples apparences histologiques des cellules en développement sont suffisantes pour démontrer cela, et les récentes nouvelles techniques, telle que la chromatographie et l'utilisation de traceurs et d'antagonistes métaboliques, ont commencé à fournir une image plus détaillée de la situation. Mais la génétique nous donnera encore plus de renseignements sur la complexité réelle de processus épigénétiques apparemment simples que ne le fait la biochimie. Dans des formes bien étudiées telles que la drosophile, nous savons que le développement d'un organe quelconque, tel que l'aile, est influencé par de très nombreux gènes qui opèrent en séquence et dans beaucoup de cas interagissent l'un avec l'autre » (Waddington, 1942).

La figure 27 est une tentative pour exprimer cette considération sous une forme visuelle (Waddington 1940).

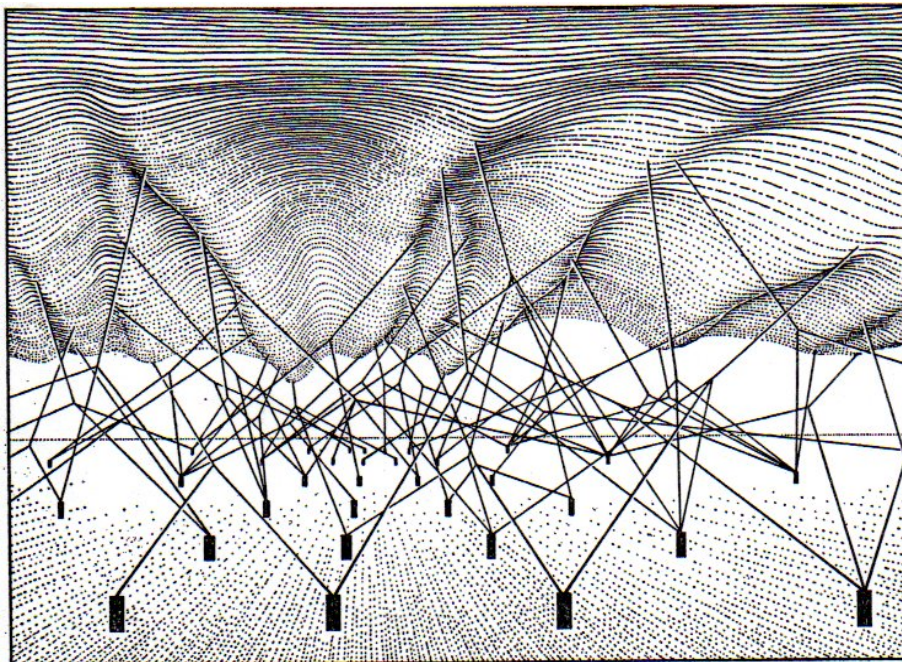


Figure 27 : Le système complexe d'interactions sous-jacentes au paysage épigénétique. Les piquets sur le sol représentent des gènes ; les cordes partant d'eux sont des tendances chimiques que produisent les gènes. Le modelage du paysage épigénétique qui descend du haut vers l'arrière est contrôlé par la traction de ces nombreuses cordes de tente qui sont finalement attachées aux gènes

En conclusion, Waddington a décrit l'assimilation génétique qu'il a bien représentée sous forme d'admirables diagrammes. Cette assimilation génétique est un système complexe d'interactions qui vont modeler ce qu'il appelle le paysage épigénétique et être des contraintes à l'évolution.

ANNEXE 9 : LA THEORIE NEUTRALISTE. KIMURA.

Dans les années 1950-1960 des doutes sont apparus sur l'importance fonctionnelle de chaque mutation isolée de la séquence de l'ADN. Il devint apparent que l'ADN contient beaucoup plus de variations que la sélection équilibrée¹ pourrait en procurer. On réalisa également que beaucoup trop de changements de séquence d'ADN se sont accumulés depuis l'explosion cambrienne pour que la fixation de chaque base par la sélection positive puisse se faire lorsque les mutations délétères ont été éliminées par la sélection négative (Kimura 1964).

En 1968, Kimura proposa la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire. Cette théorie postule que la très grande majorité des substitutions de la séquence d'ADN observées, à la fois entre et à l'intérieur des espèces, n'ont aucun effet sur le phénotype d'un organisme et sont évolutivement neutres (Kimura 1968, 1983). Le postulat initial de la théorie est que la majorité des nucléotides peuvent être divisés en deux types : ceux qui subissent une forte sélection négative, et ne changent pratiquement jamais, et ceux qui sont neutres et changent sous l'effet de la dérive évolutive aléatoire. La théorie de Kimura prévoit que les substitutions de bases doivent s'accumuler linéairement avec le temps et ne démontrent qu'une petite corrélation avec l'importance des changements phénotypiques.

Ohta élargit la théorie en 1973 et 2002 (1973, 2002) pour y inclure non seulement un grand nombre de mutations neutres et de mutations délétères, mais aussi un grand nombre de mutations qui sont légèrement délétères, c'est à dire qui ont un très petit effet sélectif et, par conséquent, évoluent de manière neutre dans les petites populations, mais subissent une sélection négative dans les grandes populations.

La théorie "neutraliste" explique l'évolution des fréquences des gènes par les seuls effets des mutations et la dérive génétique. La dimension finie, si grande soit-elle, des populations vivantes fait que la fréquence des gènes y fluctue entre générations, par effet d'échantillonnage. Les modèles de Wright et de Malécot, confirmés, développés et vérifiés expérimentalement par Kimura, ont établi que cette dérive génétique, au hasard, sur des variantes apparues par mutations, produit une variation de la fréquence et de la présence des gènes dans les populations et ceci en l'absence de sélection. Le neutralisme explique l'essentiel de l'évolution moléculaire, et surtout, le très important polymorphisme qui caractérise les populations sexuées, alors que la sélection naturelle, seule, ne pourrait le maintenir.

Aujourd'hui, la théorie neutraliste et la théorie presque neutraliste d'évolution moléculaire est une hypothèse nulle pour l'évolution de la séquence nucléotidique, largement acceptée.

Gould, parlant de la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire écrit (2002 p. 685) : « Puisque la sélection est une théorie causale du changement basée sur des caractéristiques précises distinguant des individus bien définis au sein d'environnements déterminés tout à fait indépendamment des phénomènes stochastiques à l'origine de la variation qui représente le matériau brut du changement, l'alternative première évidente à la sélection est nécessairement constituée par les mécanismes aléatoires du changement lui-même ».

¹ La sélection équilibrée est une forme de sélection positive qui maintient le polymorphisme dans la population. Un exemple bien connu est l'avantage des hétérozygotes-l'hétérozygote à un locus donné, ayant une valeur adaptative plus grande que celle de chacun des homozygotes à ce locus. La sélection positive est caractérisée par une augmentation de la fréquence d'un variant génétique ou d'un caractère phénotypique car il augmente la valeur adaptative de son porteur. La sélection négative est caractérisée par l'élimination des variants génétiques dans une population, ce qui diminue la valeur adaptative.

Pour des raisons sociétales les théories de changement au hasard étaient peu en vogue avant le 20^{ème} siècle.

La synthèse n'a pas nié la dérive génétique. La fixation par dérive génétique ne peut survenir que dans des populations si petites que la plupart seront sur le chemin de l'extinction (ceci dans les années 1960). Aujourd'hui les travaux sur l'ADN entraînent une forte conviction de l'absence de pression de sélection sur l'organisme à un pourcentage élevé de sites nucléotidiques où des états alternatifs n'influencent pas le phénotype des organismes d'où la désignation de dérive à ce niveau comme théorie neutraliste de l'évolution moléculaire.

Les preuves classiques avancées par Kimura sont fondées sur l'observation que les changements nucléotidiques surviennent, le plus souvent, à des sites qui n'influencent pas le phénotype des organismes. La confirmation, en trois points, de cette prédiction apporte un argument puissant pour la théorie neutraliste :1) les substitutions au 3^{ème} nucléotide des triplets sont synonymes; 2) les taux de changements sont supérieurs dans les introns non traduits par rapport aux exons qui les entourent ; 3) dans les pseudogènes entièrement non traduits, le rythme des changements aux trois positions des triplets est équivalent à celui, rapide, des changements touchant la 3^{ème} position dans l'ADN qui est traduit. Ces trois phénomènes constituent un grand pourcentage de tous les changements nucléotidiques, si bien que le neutralisme doit se maintenir à une fréquence relativement élevée...

Kimura a toujours insisté sur la fréquence élevée de substitutions neutres qui sont le défi principal du darwinisme « par forte opposition à la théorie darwinienne de l'évolution par sélection naturelle, la théorie neutraliste affirme que la grande majorité des changements évolutionnistes au niveau moléculaire, est causée par la fixation au hasard (due à la dérive au hasard découlant des erreurs aléatoires d'échantillonnage au sein de populations d'effectifs finis dans les petites populations) de mutants sélectivement neutres (c'est à dire sélectivement équivalents) avec la production continue de mutations" (Kimura 1991a p. 367). En même temps, Kimura insistait constamment sur le fait que la théorie neutraliste ne contredit pas ou ne détrône pas le darwinisme mais qu'elle doit plutôt être intégrée de pair avec la sélection naturelle au sein d'une théorie plus universelle et plus générale de l'évolution. De plus, comme la plupart des changements nucléotidiques sont neutres à leur origine, la variabilité ainsi produite peut ensuite devenir indispensable à l'évolution adaptative des phénotypes si les changements environnementaux poussent les substitutions initialement neutres à se manifester sur les organismes, ce qui représente un type important d'exaptation transniveau pouvant constituer le principal préalable requis pour l'apparition dans l'évolution de toute nouveauté phénotypique substantielle. Kimura écrit, par exemple, (1985 p. 43) « Bien sûr, le changement darwinien est nécessaire pour expliquer le changement au niveau phénotypique – c'est l'évolution ayant mené du poisson à l'homme – mais en termes de molécules, la grande majorité des changements ne sont pas de ce type ! Mon opinion est que dans chaque espèce, il y a une grande quantité de changements moléculaires. Eventuellement, certains changements deviennent phénotypiquement importants, si l'environnement change, certaines des molécules neutres peuvent être sélectionnées et ceci, bien sûr, suit le schéma darwinien ». Ainsi, cette affirmation de Kimura illustre le principe fondamental selon lequel les différents niveaux de la hiérarchie évolutive fonctionnent par chacun à sa manière et qu'ils peuvent, sur cette base, interagir de manière fructueuse.

La théorie darwinienne de l'évolution par sélection naturelle, en langage biologique moderne, voit les mutations survenir continuellement dans une espèce et, celles qui sont bénéfiques pour la survie et la reproduction d'un individu, se répandre dans l'espèce par sélection naturelle ; l'évolution des organismes résulte de l'accumulation de tels mutants. A l'époque où Darwin publia sa théorie (1859), les lois de l'hérédité n'étaient pas connues.

Avec la connaissance des lois de l'hérédité, la théorie darwinienne fut fusionnée avec la génétique pour donner la "théorie synthétique" ou "néo-darwinisme".

Après les années 1960, les méthodes et les concepts de la génétique moléculaire furent introduits dans les études de l'évolution résultant en des observations inattendues incluant l'uniformité approximative des taux de substitutions des acides aminés par année pour chaque protéine dans les diverses lignées, une apparente apparition au hasard des substitutions et un taux très élevé de mutations : une substitution nucléotidique par génome haploïde tous les deux ans chez les mammifères (Kimura, 1985). De plus l'application des méthodes électrophorétiques pour étudier la variabilité génétique aux loci des enzymes suggéra une variabilité génétique en termes d'hétérozygotie et de polymorphisme plus élevée que ce que l'on pensait auparavant.

C'est pour expliquer ces observations inexplicables, que Kimura proposa en 1968 sa théorie que, plus tard, il appela théorie neutraliste ou plus précisément l'hypothèse neutre de dérive de mutation au hasard (1983), théorie qui postule que la grande majorité des changements évolutifs au niveau moléculaire sont provoqués non pas par la sélection darwinienne agissant sur les mutants avantageux, mais par la fixation au hasard de mutants sélectivement neutres ou presque neutres. La théorie ne nie pas le rôle de la sélection naturelle déterminant le cours de l'évolution adaptative, mais elle admet que seulement une fraction minime des changements d'ADN sont adaptatifs dans la nature.

La théorie neutre prétend également que la plus grande partie de la variabilité intraspécifique au niveau moléculaire, révélée par les polymorphismes protéiques et d'ADN, est essentiellement neutre, de sorte que les gènes alléliques responsables de tels polymorphismes sont maintenus dans l'espèce par un équilibre entre la survenue de mutations et l'extinction au hasard. En d'autres mots, elle considère les polymorphismes des protéines et de l'ADN comme une phase transitoire de l'évolution moléculaire (Kimura et Ohta, 1971) et rejette la notion que la majorité de tels polymorphismes sont maintenus dans l'espèce de manière active et adaptative par quelque forme de sélection positive.

L'aspect essentiel de la théorie neutraliste n'est pas que les allèles intéressés par elle soient sélectivement neutres au sens propre du terme. L'accent est mis sur la mutation et la dérive au hasard comme facteurs explicatifs de l'évolution moléculaire, car l'intensité de la sélection impliquée doit, en général, être excessivement faible. L'une des caractéristiques de la théorie neutraliste est qu'elle est quantitative, c'est à dire qu'elle propose de traiter l'évolution et la variation au niveau moléculaire en assumant des modèles génétiques variés de population et en examinant s'ils sont en accord avec les données quantitatives obtenues à partir d'observations. Dans cette entreprise, il a été prouvé que la méthode de diffusion équationnelle, ou "modèles de diffusion" comme on l'appelle généralement (Kimura, 1964), qui traite le comportement des allèles mutés comme un processus stochastique, est extrêmement utile.

La théorie neutraliste ne rejette pas la survenue de mutations délétères. En fait, la contrainte sélective due à une telle sélection négative est une partie importante de l'explication neutraliste de quelques caractéristiques majeures de l'évolution moléculaire. Comme la théorie neutraliste ne rejette pas la possibilité que certains changements soient adaptatifs, elle n'est aucunement antagoniste de la théorie darwinienne de l'évolution par sélection naturelle, mais elle diffère clairement, dans sa structure théorique du darwinisme traditionnel ou de la théorie synthétique de l'évolution.

La controverse fut vive après la publication de cette théorie neutraliste comme Kimura l'explique (1985), mais elle survécut et les nouvelles techniques moléculaires de séquençage nucléotidique apportèrent des preuves importantes en sa faveur comme on le verra plus loin.

Avant ces progrès moléculaires, il était devenu clair, par des études comparatives de séquences d'acides aminés de protéines homologues, qu'il y a deux caractéristiques qui distinguent l'évolution moléculaire de l'évolution phénotypique : 1) le taux d'évolution en termes de substitution par site et par année, est approximativement constant pour chaque protéine et 2) les molécules ou parties de molécules fonctionnellement les moins importantes, évoluent plus vite (en termes de mutations de substitutions) que celles qui sont fonctionnellement plus importantes. Kimura (1969) donne des exemples en faveur ces deux points. La constance du taux évolutionniste est plus apparente pour l'hémoglobine où ce taux est de 10^{-9} substitutions par année et par site d'acide aminé et ce taux ne dépend pas de facteurs tels que le temps de génération, les conditions de vie, et la taille de la population. L'hémoglobine et d'autres molécules de "fossiles vivants" ont subi autant de substitutions d'acides aminés (et par conséquent de bases d'ADN) que les molécules (gènes) correspondantes d'espèces évoluant plus rapidement. Ici, Kimura (1985) cite un exemple, celui du requin Port Jackson qui est un survivant d'un type ancestral qui a beaucoup de représentants dans le Paléozoïque supérieur, il y a 270 à 300 millions d'années auparavant. La comparaison des gènes des chaînes α et β de l'hémoglobine de ce requin avec les mêmes gènes des chaînes de l'hémoglobine de l'homme démontre que ces gènes n'ont pas divergé par l'accumulation de mutations au hasard depuis l'origine des gènes globine α et β par duplication, il y a quelques 500 millions d'années auparavant.

Le deuxième exemple concerne, parmi les protéines étudiées, celles qui évoluent le plus vite, les peptides fibrines qui évoluent quelques sept fois plus vite que l'hémoglobine. Les peptides fibrines ont très peu de fonctions après leur séparation du fibrinogène pendant la coagulation sanguine. L'hémoglobine, par contre, transporte l'oxygène.

Un autre exemple est le segment C au milieu de la molécule de pro-insuline qui est coupé et rejeté lorsque l'insuline active (formée des peptides A et B) se constitue. Le taux d'évolution du peptide C est plusieurs fois plus élevé que celui des peptides A et B.

Les données récentes du séquençage de l'ADN apportent d'autres observations pour la théorie neutraliste.

Le gène de l'histone H4 est une des protéines évoluant le plus lentement, 1/100 de celui de l'hémoglobine. Pourtant, les changements synonymes* surviennent aussi rapidement dans le gène de l'histone H4 que dans les gènes de l'hémoglobine (Kimura, 1983). Les introns ne participent pas à la formation des protéines. Or, il est maintenant évident que les substitutions évolutionnistes nucléotidiques sont aussi rapides dans les introns que les changements synonymes.

Comme la sélection naturelle agit sur le phénotype de l'organisme, on doit s'attendre à ce que les substitutions et autres mutations silencieuses qui ne provoquent pas de changements d'acides aminés dans les protéines, soient moins sujettes à la sélection naturelle que celles qui produisent des changements d'acides aminés. Or, contrairement à ce qu'on attendrait d'une vision darwinienne des mutations de substitution adaptatives, ce sont les substitutions silencieuses qui s'accumulent réellement à un taux plus élevé par site dans l'évolution. Une règle générale qui émerge de ces études moléculaires de l'évolution est que « les changements moléculaires qui sont probablement le moins sujets à la sélection naturelle, surviennent le plus rapidement au cours de l'évolution » (Kimura 1985).

Encore plus remarquable sont les changements évolutionnistes observés dans les pseudogènes, ces gènes qui ont une homologie avec un gène fonctionnel mais qui ont perdu la

* Un changement synonyme de la séquence d'un gène n'entraîne pas de modification de la protéine synthétisée par ce gène.

capacité de synthétiser un produit fonctionnel. La comparaison des séquences d'ADN des pseudogènes avec celles de leurs contreparties normales révèle que les substitutions de base se produisent à des taux très élevés dans les pseudogènes après leur création par duplication génique (Kimura, 1985). Ce qui est intéressant est que les taux de substitutions sont égaux pour toutes les trois positions des codons. En d'autres mots, sans tenir compte que les substitutions correspondent à des acides aminés altérant ou non ces positions des gènes normaux de la globine, tous les taux de substitution sont accrus de manière égale. En plus des substitutions, les pseudogènes accumulent des délétions et des duplications également à des taux élevés au cours de l'évolution. Tout se passe comme si les pseudogènes avaient été libérés de la contrainte de la sélection négative (due à la perte de fonction) et seraient en voie de désintégration par l'accumulation de différents changements mutationnels, certains d'entre eux doivent endommager fortement les globines normales. Il s'agit d'un des exemples les plus remarquables en faveur de la théorie neutraliste.

Des données récentes sur la variabilité intra-spécifique au plan moléculaire sont également un soutien pour la théorie neutraliste. Si la théorie neutraliste est valable, on s'attendrait à ce que les parties d'ADN qui évoluent le plus rapidement doivent faire preuve de la plus haute variabilité intra-spécifique car une plus grande fraction des mutations sont sélectivement neutres dans ces portions. Cette prédiction est confortée par les observations récentes sur les gènes de la déshydrogénase alcoolique chez *Drosophila melanogaster* et *D. simulans* et d'autres espèces sœurs qui démontrent que les sites synonymes et d'autres sites silencieux sont beaucoup plus polymorphes et évoluent beaucoup plus rapidement que les sites non synonymes (i.e. avec altération des acides aminés) (Kimura, 1985).

Comme vu ci-dessus, l'évolution moléculaire est caractérisée par deux phénomènes : 1) le taux constant et 2) la conservation du mode qui peuvent être expliqués par la théorie neutraliste (Kimura, 1985).

D'un autre côté, les études traditionnelles sur l'évolution durant les dernières centaines d'années ont révélé que l'évolution est caractérisée au plan phénotypique par 1) le taux irrégulier 2) l'opportunité du mode. Concernant le premier caractère de l'évolution phénotypique, il y a des différences marquées du taux évolutionniste parmi les groupes d'animaux comme l'avait déjà noté Darwin (1859). Il est bien connu maintenant que chez certains animaux, en particulier chez ceux qui sont appelés "fossiles vivants" (comme *Lingula*, *Sphénodon* et *Opossum*), l'évolution est extrêmement lente, alors que chez d'autres, en particulier ceux qui mènent à l'homme à partir des poissons agnathes, l'évolution est très rapide. De plus, dans une lignée donnée, le taux d'évolution est habituellement irrégulier : quelquefois, l'évolution "explosive" (tachytélie) est suivie de longues phases de changements très lents (bradytélie), comme l'a noté Rensch (1960).

Quant au deuxième caractère de l'évolution phénotypique, la nature opportuniste de l'évolution est le plus clairement démontré par le phénomène appelé parallélisme et convergence (Simpson, 1949). Ici, les mêmes sortes d'opportunités sont saisies par différents groupes d'animaux avec des solutions similaires. Un bon exemple est la radiation adaptative des marsupiaux en Australie, qui produisent beaucoup de types qui sont analogues aux produits de la radiation adaptative chez les mammifères placentaires. Ces deux caractères peuvent être bien compris si l'évolution de la forme et de la fonction est largement contrôlée par la sélection naturelle positive qui ajuste l'adaptation des organismes à leurs environnements (Kimura, 1985).

A cette prépondérance des substitutions synonymes ou autres silencieuses, on peut ajouter quelques récentes découvertes sur ce sujet. Hayashida et al. (1985) ont étudié l'évolution des gènes du virus A de la grippe qui a un seul brin d'ADN. Ils ont comparé les

séquences nucléotidiques de gènes homologues parmi les souches isolées à différentes années et ont trouvé que ces gènes évoluent à des taux extrêmement élevés à la manière d'une horloge. Le taux moyen de substitutions silencieuses ($1,1 \times 10^{-2}$ /site/année), comparée au taux correspondant de substitution altérant les acides aminés, est seulement 4 à 5 fois plus élevé dans ce cas. On sait qu'une poussée pandémique de grippe est causée par une modification antigénique, mais le nombre de sites d'acides aminés responsables des antigènes de surface est limité. Ainsi, même dans ce cas, les changements neutres prédominent sur les changements adaptatifs.

Gojobori et Yokoyama (1985) ont estimé les taux évolutionnistes à la fois de l'oncogène rétroviral du virus du sarcome murin Moloney (v-mos^{Mo} gène) et de son homologue cellulaire (c-mos^{Mo} gène). Le premier évolue près de 0,8 million de fois plus vite que le dernier. Pour le premier, le taux de substitutions nucléotidiques de la première, seconde et troisième positions des codons est respectivement de $1,31 \times 10^{-3}$, $0,56 \times 10^{-3}$ et $2,06 \times 10^{-3}$ /site/année. Ceci démontre clairement que même dans ce cas, le taux de substitution nucléotidique est plus élevé à la troisième position, indiquant la prépondérance des changements synonymes.

Ces exemples démontrent que l'évolution neutraliste peut survenir chez les virus à ARN à des taux extraordinairement élevés.

Kimura (1985) conclut que les changements évolutionnistes les plus importants qui sont survenus depuis l'origine de la vie sur terre, sont ceux causés par la dérive génétique au hasard plutôt que par la sélection darwinienne positive.

ANNEXE 10 : LA THEORIE DE L'EQUILIBRE PONCTUE

Dans son livre « The structure of evolutionary theory », Gould (2002), qui avec Eldredge a proposé la théorie de l'équilibre ponctué (1977), commence le chapitre sur l'équilibre ponctué par une longue introduction de quatre pages (p.745-749) relatant les relations entre Hugh Falconer (1808-1865) et Charles Darwin. Falconer, un paléontologiste réputé, entre autre pour son extraordinaire mémoire, avait remarqué une grande stabilité dans les espèces de vertébrés fossiles, souvent pendant de longues périodes géologiques et à travers des changements majeurs de l'environnement telles que les récents âges glaciaires. Falconer pensait, au début de ses travaux, qu'une telle stabilité implique une création et une permanence des espèces. Darwin lui envoya son livre, l'Origine des Espèces. Falconer changea, par la suite, quelque peu ses idées. Il admit l'évolution, mais il réinsista sur la stabilité des espèces lors des grands changements climatiques, prétendant que tout événement évolutionniste doit tenir compte de ce fait principal de la paléontologie.

Gould raconte cette longue histoire, comme introduction à l'équilibre ponctué à la fois parce que les points de vue de Falconer et de Darwin annoncent les positions, respectivement des partisans et des opposants à l'équilibre ponctué à notre époque et aussi parce que le récit lui-même illustre si bien le fait central des archives fossiles, apparition brutale des espèces à l'échelle des temps géologiques et ensuite stase prolongée de la plupart des espèces. La grande majorité des espèces apparaissent brusquement dans les collections fossiles et ensuite persistent en stase jusqu'à leur extinction. La morphologie peut fluctuer au cours du temps, mais les derniers représentants d'une espèce ressemblent apparemment beaucoup aux premiers représentants de l'espèce. Gould dit qu'Elredge et lui (p. 749) n'ont pas découvert ou redécouvert ce fait fondamental des archives fossiles. Mais une autre raison, derrière cette connaissance tacitement partagée, arrive rapidement pour diriger la stase plus activement vers un "silence textuel". L'évolution darwinienne devient la grande nouveauté intellectuelle de la fin du 19^{ème} siècle et la paléontologie tint les clés des archives de l'évolution de la vie. Darwin affirma qu'une transition insensible, graduelle était ce que l'on devait attendre de manière fondamentale comme reflet de l'évolution dans les collections de fossiles. Il savait, bien sûr, que l'histoire détaillée des espèces se manifeste rarement sous une telle modalité, c'est pourquoi il expliqua les phénomènes de stase et de remplacement brutaux des espèces dans les collections de fossiles, comme des artefacts, dus à l'imperfection de ces collections.

Si la plupart des espèces fossiles changeaient graduellement durant leurs durées de vie géologiques, les biostratigraphistes auraient fait du "stade d'évolution" le critère principal pour la datation des couches au moyen des fossiles. Dans un monde dominé par le gradualisme, une précision maximale pourrait être obtenue en déterminant une position stratigraphique précise parmi un déroulement du changement, et beaucoup d'information serait perdue en notant uniquement le nom général d'une espèce sans tenir compte du stade qu'elle illustrerait au sein d'une série continue de transition. Mais, en fait, les biostratigraphistes traitent les espèces comme des entités stables, à travers leurs variétés documentées car la grande majorité apparaît ainsi dans les archives fossiles. Une précision plus fine peut être obtenue de deux manières : 1) en identifiant des espèces avec des durées de vie inhabituellement courtes mais avec une large distribution géographique (appelées "fossiles stratigraphiques") et 2) en documentant les différentes distributions verticales de beaucoup d'espèces au sein d'une faune et en utilisant alors le principe des zones de distribution concomitantes pour désigner les moments géologiques de co-occurrence de plusieurs espèces (Gould, 2002, p.751).

Cette situation particulière de discordance entre les connaissances pratiques d'experts et les attentes des théoriciens, impressionnèrent profondément Elredge et Gould lorsqu'ils

formulèrent la théorie de l'équilibre ponctué. Ils firent alors les remarques suivantes en terminant leur première publication sur l'application de leur modèle à la biostratigraphie (Elredge et Gould 1977) : « Nous nous posons la question de savoir pourquoi les paléontologistes évolutionnistes ont continué à chercher, sur plus d'un siècle, et pratiquement toujours en vain, les "séries insensiblement graduées" que Darwin nous a dit de trouver. Les biostratigraphistes savaient, depuis des années que la stabilité morphologique est la règle, particulièrement pour les caractères qui nous permettent de reconnaître les taxa du niveau de l'espèce. Il est temps pour la théorie de l'évolution de rattraper la paléontologie empirique, d'affronter le phénomène du non-changement évolutionniste et de l'incorporer dans la théorie, plutôt que de simplement justifier sa mise à l'écart ».

Elredge et Gould (Gould, 2002, p. 752) « n'ont jamais douté que des exemples à la fois de gradualisme et de ponctuation puissent être trouvés dans l'histoire de pratiquement chaque groupe.

La littérature paléontologique abonde de témoignages de la prédominance de la stase, souvent perçue comme surprenante, anormale, ou même quelque peu embarrassante, car les experts ont été habitués à s'attendre à vérifier le gradualisme, particulièrement à l'issue d'études approfondies. Pour ne prendre que quelques exemples dans trois groupes seulement de fossiles importants représentant la panoplie complète de la "complexité" conventionnelle dans les archives des invertébrés, la plupart des microorganismes semblent démontrer des stases prédominantes, en dépit des excellentes observations établissant quelques exemples parfaits de gradualisme chez les foraminifères planctoniques du Cénozoïque ».

Après de nombreuses années d'étude des brachiopodes du Carbonifère d'Australie, Roberts (1981 p. 123) conclut « Il n'y a pas de preuves de processus évolutionnistes gradualistes affectant les espèces brachiopodes, ni dans, ni entre les zones et la succession des faunes peut-être considérée comme ponctué ».

Johnson (1975), stimulé par l'observation de Ziegler (1966) d'une séquence éventuellement gradualiste chez le brachiopode *Eocoelia*, décida d'en rechercher d'autres exemples, mais il ne trouva que des cas de ponctuation et de stase dans l'ensemble des collections paléozoïques. Il écrit (1975 p. 657) : « Ma conclusion, qui est subjective, de plusieurs manières, est que la spéciation des brachiopodes du Paléozoïque moyen via un mode phylétique, a été rare. Mais, il est probable que la plupart des nouvelles espèces de brachiopodes de cette période sont survenues par spéciation allopatrique ». Ager (1973) arrive aux mêmes conclusions, avec les brachiopodes du Mésozoïque ainsi que Robinson (1975) après une étude approfondie des trilobites *Agnostus* du Cambrien Moyen dans l'Ouest de l'Amérique du Nord, de même que Fortey (1985) chez les trilobites et les graptoloïdes de l'Ordovicien inférieur au Spitzberg. Les fameuses études de Coope (1979) sur un groupe d'arthropodes ayant vécu à une autre époque, les coléoptères fossiles du Cénozoïque supérieur, fournit un des meilleurs exemples pour attester la fréquence dominante de l'équilibre ponctué. La qualité peu habituelle de la conservation de ces insectes, augmente l'importance de cet exemple.

L'équilibre ponctué réfute le gradualisme de Darwin (1859) qui se fait insensiblement sans transitions intermédiaires et lentement et en douceur. Darwin pense que les espèces naissent si lentement que le processus dure généralement plus longtemps que le temps total d'une formation géologique (habituellement plusieurs millions d'années)-expliquant ainsi une stase apparente à l'intérieur d'une formation comme une évolution graduelle dans un temps insuffisant pour enregistrer un changement visible. Darwin écrit (1859) : « Bien que chaque formation puisse marquer une très longue période de temps, chacune peut-être est courte, comparée à la période requise pour changer une espèce en une autre espèce ». Selon Gould

(2002 p. 757) malgré sa forte croyance dans le gradualisme géologique, Darwin savait parfaitement bien – comme tous les paléontologistes – que stase et apparition brusque représentent la règle pour l’histoire observée de la plupart des espèces. Darwin attribue cette discordance entre ce que l’on attendrait théoriquement et ce que l’on observe vraiment, à la grande imperfection des collections de fossiles.

Gould parle alors du paradoxe de la réfutation pour manque de preuves (p. 758) : l’apparition brutale peut enregistrer une absence d’information mais l’existence de la stase se fonde sur des données. La stase est une présence de données, non une absence (p. 759). C’est ainsi que le signal primordial des collections de fossiles est une information valable plutôt qu’une absence frustrante.

Les caractères principaux de la théorie de l’équilibre ponctué sont les suivants selon Gould (2002,p.765-782) :

La théorie de l’équilibre ponctué tente d’expliquer le rôle macro-évolutif des espèces et de la spéciation dans le cadre des temps géologiques. Elle porte sur l’apparition et le déploiement des espèces individuelles dans le domaine qui nous est peu familier, celui du temps "profond" ou géologique où l’histoire de la civilisation humaine se situe par rapport à la durée de la phylogenèse des primates comme la durée d’un clin d’œil par rapport à la durée de la vie humaine. Les thèses de la théorie de l’équilibre ponctué demandent d’apprécier correctement la façon dont les processus micro-évolutionnistes se traduisent dans le cadre de ces temps géologiques immenses.

Une fois admis que les définitions des deux concepts clés de stase et de ponctuation décrivent l’histoire évolutive des espèces individuelles appréciées à l’échelle des temps géologiques, on peut établir des critères judicieux et opérationnels. Il faut, pour cela, partir de la proposition centrale de l’équilibre ponctué, à savoir que la majorité des espèces, comme le démontrent leurs histoires morphologiques et géographiques observables dans les archives fossiles, ont eu leur origine en un instant géologique (il s’agit de la ponctuation) et persistent ensuite en stase pendant leur longue existence (une estimation basse de la durée moyenne des espèces fossiles est 4 millions d’années, la longévité géologique pour chaque espèce se mesure en millions d’années, non en milliers d’années). Cette proposition fondamentale de l’équilibre ponctué comporte trois notions dont il faut définir la signification de façon opérationnelles : la stase, la ponctuation et la fréquence relative dominante.

Stase ne signifie pas "stabilité de granit" ou non variabilité des valeurs moyennes de chaque caractère tout le temps. Dans le contexte macro évolutif de l’équilibre ponctué, on doit savoir, avant tout, si un changement morphologique tend ou non à progresser de manière cumulative au cours de l’existence géologique d’une espèce et si oui, quelle partie de la différence moyenne entre une espèce ancestrale et une espèce descendante peut être attribuée au changement cumulatif subi par l’ancêtre durant son évolution anagénétique. L’équilibre ponctué affirme que, dans la plupart des cas, le changement n’est pas cumulatif. Une espèce, à sa dernière manifestation avant l’extinction, ne diffère pas systématiquement au plan morphologique de ce qu’elle était lorsqu’elle est apparue initialement dans les archives fossiles, habituellement plusieurs millions d’années auparavant. Ceci n’exclut pas les fluctuations au cours du temps, c’est à dire que l’échantillon final ne doit pas 1) différer statistiquement, pour quelques critères choisis à l’avance, des formes initiales ; 2) se situer en dehors de la fourchette des fluctuations observée pendant l’histoire évolutive de l’espèce, sinon une anagenèse serait survenue. Pour la fourchette des fluctuations acceptables des valeurs moyennes, nous devrions regarder l’ampleur de la variation géographique parmi la population contemporaine de l’espèce étudiée, ou de ses apparentés actuels les plus proches. Pour la stase, la durée d’un plan de stratification représente la limite pratique de la résolution

géologique, c'est à dire plusieurs milliers d'années dans la plupart des circonstances. Les punctuations doivent être définies par rapport à la durée de la stase des espèces qui en sont issues. Une analogie entre spéciation et gestation d'un organisme peut se concevoir. Comme la gestation humaine représente 1 à 2 % de la durée d'une vie humaine, nous pourrions concevoir le même intervalle pour la spéciation ponctuelle par rapport à la durée de la stase. Pour une durée de vie moyenne des espèces de 4 millions d'années, la règle de 1% donne 40.000 ans pour une phase de spéciation, ce qui correspond le plus souvent à un plan stratigraphique. On comprend, alors, pourquoi les punctuations de l'équilibre ponctué ne représentent pas les saltations de de Vries (Gould, 2002).

Une punctuation observée dans les archives fossiles d'une espèce traduit cette regrettable absence de données (l'argument classique de Darwin sur l'imperfection des archives fossiles). La stase, d'un autre côté, fournit une signature active et souvent excellente de la stabilité des espèces. Mais, selon Gould, on ne doit pas conclure, comme certains l'ont suggéré, que par conséquent, on ne peut pas tester la punctuation et même qu'on ne peut pas l'observer. L'observation de la punctuation est à la fois plus difficile et moins fréquemment possible, mais de nombreux cas excellents ont été observés et plusieurs méthodes de contrôle rigoureux ont été développées. Dans une première méthode, on peut établir la réalité d'une punctuation en trouvant simultanément des cas de gradualisme au sein d'une séquence stratigraphique et ensuite des cas d'apparition d'espèces sur le mode "ponctué" dans la même strate. En utilisant cette méthode pour les trilobites de l'Ordovicien du Spitzberg, Fortey (1985) a observé un rapport de 10 :1 pour des cas de punctuation par rapport aux cas de gradualisme. Dans une deuxième méthode, on recherche explicitement les rares circonstances stratigraphiques dans lesquelles la sédimentation a été suffisamment rapide et continue pour étaler, dans une séquence verticale, les traces de la punctuation dans les archives fossiles, traces habituellement condensées dans un plan de stratification unique (Gould, 2004). Williamson (1981) par exemple, a publié une fameuse série d'études sur la spéciation chez les mollusques d'eau douce des lacs africains du Pléistocène. Ces lacs africains sont formés dans des vallées représentant des fossés d'effondrement où les vitesses de sédimentation sont inhabituellement élevées parce que le fond du lac s'enfonce continuellement et les sédiments peuvent ainsi s'accumuler au-dessus, sans interruption. Ainsi, le millier d'années de la durée d'un événement de spéciation, va occuper plusieurs couches de ces sédiments. Williamson fut ainsi capable de démontrer un changement de la variabilité au sein d'une population en cours de spéciation. Ce phénomène s'est reproduit sans cesse au cours de plusieurs cas de spéciation, de sorte qu'on peut lui accorder une valeur générale. Williamson a observé une variation faible autour des valeurs moyennes parentales dans les échantillons les plus anciens ; des valeurs moyennes intermédiaires au sein des échantillons en train d'effectuer la spéciation, en même temps qu'une fourchette de variation considérablement élargie, mais correspondant toujours à une distribution normale ; et par la suite, un "repositionnement" de la variabilité à un niveau réduit, comparable à celui de la population ancestrale, mais alors autour des valeurs moyennes différentes, caractérisant l'espèce fille.

Goodfried et Gould (1996) ont pu établir une datation absolue par racémisation des acides aminés pour tous les spécimens des coquilles individuelles de *Cérion* collectées dans un seul plan stratigraphique sur l'île de la Grande Indagua. Ils ont trouvé une transition morphologique complète entre les fossiles des espèces éteintes et les espèces modernes et une excellente corrélation entre l'âge mesuré et la position morphométrique multivariée dans le continuum entre les ancêtres *C. exelsior* et les descendants *C. rubicundum*. La transition dura entre 15.000 et 20.000 ans, une valeur moyenne bonne pour un épisode de punctuation (Gould, 2002).

La théorie de l'équilibre ponctué n'affirme pas simplement l'existence d'un phénomène, mais avance que ce phénomène joue un rôle dominant comme modalité macro-évolutionniste dans le temps géologique. L'équilibre ponctué est une approche radicalement différente du changement évolutif par mode anagénétique, c'est à dire par transformation continue d'une unité de population à travers le temps, avec survenue de nouvelles espèces par anagenèse gradualistique. Au contraire, Eldredge et Gould (1972) affirment que l'origine de la très grande majorité des espèces se fait par division et que le temps standard de la spéciation, lorsqu'il est exprimé en temps géologique, prend son origine dans un moment donné du temps géologique suivi par une longue persistance en stase.

La théorie allopatrique de Mayr (1963) est un bon exemple de ponctuation et d'équilibre. Si la plupart des espèces naissent de petites populations isolées à la périphérie, aux bords de distribution parentale, on ne peut alors pas s'attendre à mettre en évidence une transition graduelle en analysant la séquence stratigraphique d'échantillons pour une espèce commune. « Car nous allons habituellement prélever dans la partie centrale de la population, pendant sa période de stabilité. Les espèces filles surviennent dans trois circonstances qui garantissent virtuellement une expression ponctuelle des collections de fossiles : 1) elles surviennent rapidement (habituellement instantanément) dans le temps géologique, et elles naissent à la fois 2) dans une petite région géographique (l'isolat périphérique) et 3) ailleurs (derrière les limites de la distribution parentale qui fournit la source unique pour les archives paléontologiques standards) » (Gould 2002)..

Quelles sont les implications de la théorie de l'équilibre ponctué pour la macroévolution ?

Selon Gould (2002) « L'équilibre ponctué fournit l'argument fondamental pour considérer les espèces comme de véritables individus darwiniens avec une fréquence relative assez élevée pour que cela soit considéré comme une règle générale – par conséquent il est possible d'affirmer que le niveau de l'espèce intervient effectivement dans les mécanismes causals de l'évolution et d'établir la réalité et l'indépendance de la macroévolution en vertu de deux des trois critères qui sont les fondements du darwinisme ».

L'équilibre ponctué assure l'expansion hiérarchique de la théorie sélectionniste au niveau de l'espèce, dépassant ainsi le choix qu'avait fait Darwin de restreindre les mécanismes causals de l'évolution aux organismes seulement.

En définissant les espèces comme les unités de base (ou les atomes) de la macroévolution- comme des entités stables (les individus darwiniens) et non comme des parties arbitrairement délimitées, au sein d'un continuum, la théorie de l'équilibre ponctué empêche d'expliquer la totalité des aspects à grande échelle de l'évolution par simple extrapolation des résultats de la microévolution obtenue sur des populations locales, à l'échelle du temps humain et au niveau organismique ou même à des niveaux inférieurs. Ainsi, la théorie de l'équilibre ponctué ne propose rien de radical dans le domaine de la mécanique microévolutionniste – en particulier la théorie ne défend pas les modèles saltationnistes de spéciation et ne revendique pas de nouveaux processus génétiques. De plus, la théorie de l'équilibre ponctué ne tente pas de spécifier ou de critiquer les mécanismes classiques de microévolution (car l'équilibre ponctué est l'expression anticipée, à une échelle adéquate, des théories microévolutionnistes sur la spéciation dans le domaine radicalement différent du temps "profond" géologique). Mais la théorie de l'équilibre ponctué maintient, comme l'essentiel de son apport à la théorie biologique, que ces mécanismes microévolutionnistes non remis en question ne sont pas les seuls à intervenir dans l'explication de l'évolution, et que leur domaine d'action doit être restreint (ou pour le moins partagé) au niveau des grands aspects macroévolutionnistes se déroulant à l'échelle des temps

géologiques car l'équilibre ponctué ouvre un domaine d'opération réel pour des mécanismes macroévolutionnistes basés sur la reconnaissance des espèces comme des individus darwiniens. En d'autres mots, la contribution majeure de la théorie de l'équilibre ponctué à la théorie de l'évolution, ne se fonde pas sur une révision des mécanismes microévolutionnistes, mais elle réside dans la reconnaissance que les espèces sont des individus, ce qui donne une base à la conception d'un domaine macrovolutif théoriquement indépendant.

ANNEXE 11 : LE DARWINISME REVISITE

Une théorie hiérarchique élargie ne serait pas du darwinisme, au sens strict de sa définition, mais elle intégrerait, sous une forme résumée, le trait fondamental de l'opinion de Darwin - la direction de l'évolution par la sélection à chaque niveau.

Ici, il est nécessaire de définir, tout d'abord, le darwinisme. Le darwinisme n'est pas une formule mathématique ou une série de déclarations, arrangées de manière inéluctable. Il peut être défini comme incorporant deux propriétés principales et une variété de propriétés secondaires et de déclarations en sa faveur (Gould, 1982 b) :

1) la créativité de la sélection naturelle avec deux postulats additionnels : le gradualisme : processus de sélection pas à pas à partir d'un pool de variants au hasard ; le programme adaptationniste : incorporation continue de variation favorable en des formes modifiées d'où adaptation.

2) la sélection opère par le succès reproductif différentiel d'organismes individuels ("la lutte pour l'existence" de Darwin). La sélection est une interaction entre organismes individuels ; il n'y a pas de lois d'ordre plus important dans la nature, ce qui amène au réductionnisme ou ordre supérieur macro-évolutionniste, processus de l'accumulation des luttes des individus.

1) La créativité de la sélection naturelle. Le darwinisme n'est pas simplement la sélection naturelle car tout le monde est d'accord que la sélection naturelle élimine les imparfaits et préserve les phénotypes créés. L'essence du darwinisme réside dans le fait que la sélection naturelle est la force directrice principale de l'évolution, au sens où elle crée des phénotypes ayant un succès reproductif par préservation différentielle, génération après génération, des organismes les mieux adaptés, à partir d'un pool de variants aléatoires qui fournissent le matériau brut, non la direction elle-même. La sélection naturelle est un créateur, elle construit l'adaptation, pas à pas. Pour les contemporains de Darwin, la sélection naturelle ne pouvait qu'éliminer les imparfaits, quelque chose d'autre devait créer les sujets bien adaptés.

L'affirmation de la créativité a des conséquences importantes et des pré requis qui sont au coeur du darwinisme. Trois contraintes sont imposées à la nature de la variation génétique (ou du moins sur la portion significative évolutionniste) :

a) Elle doit être copieuse car la sélection naturelle ne fait rien directement et a besoin d'un important pool de matériaux bruts.

b) Elle doit être restreinte dans son but. Si les nouvelles espèces surviennent toutes à la fois, alors les adaptés sont formés par le processus de la variation elle-même et la sélection naturelle ne joue que le rôle négatif d'éliminer les imparfaits. Les théories saltationnistes vraies ont toujours été considérées comme anti-darwinienne sur cette base.

c) Elle ne doit pas être dirigée, ne pas avoir de direction. Si de nouveaux environnements peuvent entraîner une variation héritable, adaptative, alors la créativité se situe dans le processus de la variation et la sélection ne fait qu'éliminer les imparfaits. Le lamarckisme est une théorie anti-darwinienne parce qu'il soutient une variation dirigée, les organismes perçoivent leurs besoins, adaptent leurs corps en fonction de ces besoins et transmettent ces modifications directement à leurs descendants.

Deux postulats additionnels, généralement considérés comme faisant partie de la vision du monde darwinien, sont intimement liés à l'affirmation de la créativité, mais ne sont pas des pré requis ou des conséquences nécessairement déductibles :

a) Le gradualisme. Si la créativité réside dans un processus de sélection pas à pas, à partir d'un pool de variants aléatoires, alors le changement évolutionniste doit être continu de manière dominante et les descendants doivent être reliés aux ancêtres par une longue chaîne de phénotypes intermédiaires. Le gradualisme personnel de Darwin précède sa croyance en la sélection naturelle et a des racines plus profondes ; il domine sa vision du monde et fournit un point central pour la plupart des autres théories qu'il propose, y compris la formation des coraux et de l'humus végétal par les vers de terre.

b) Le programme adaptationniste. Si la sélection devient créatrice en prenant en charge génération après génération l'incorporation continue de variation favorable en des formes différentes, alors le changement évolutif doit être fondamentalement adaptatif. Si l'évolution était saltationnelle, ou dirigée par des biais générés de l'intérieur dans la direction de la variation, l'adaptation ne serait pas un attribut nécessaire du changement évolutif.

L'argument pour la créativité repose sur la fréquence relative, non sur l'exclusivité. D'autres facteurs doivent réguler quelques cas de changement évolutionniste, l'aléatoire comme source directe de modification, non seulement comme matériau brut, par exemple. La stratégie darwinienne ne nie pas d'autres facteurs, mais elle tente de circonscrire leurs domaines à des cas peu nombreux et non importants.

2) La sélection opère par le succès reproductif différentiel d'organismes individuels (la lutte pour l'existence dans la terminologie de Darwin). La sélection est une interaction entre les individus ; il n'y a pas de lois d'ordre supérieur dans la nature, pas de déclaration sur la bonne qualité des espèces ou des écosystèmes. Si les espèces survivent plus longtemps ou si les écosystèmes semblent démontrer harmonie et équilibre, ces caractères surviennent comme un sous-produit de la sélection parmi les individus pour le succès reproductif.

Ce point est un caractère central de la logique darwinienne.

Comme une conséquence principale, cette focalisation sur les organismes individuels amène à la réductionnisme, non finalement aux atomes et molécules bien sûr, mais à des processus d'un ordre élevé, ou macro-évolutionnistes, procédant aux luttes accumulées des individus. L'extrapolation est l'autre face de la même pièce, l'affirmation que la sélection naturelle parmi les populations locales est la source de tout changement évolutionniste important.

L'attachement de Darwin au gradualisme devait sans doute venir de ce qu'il évite des événements observables mais non observés. Le gradualisme est irréfutable puisque non observé. Il en résulta près d'un demi-siècle de polémiques vivaces et stériles entre partisans des mutations qui croyaient à la nécessité de sauts dans l'évolution et partisans stricts du gradualisme qui refusaient le caractère "miraculeux" des sauts de la nature. C'est la confirmation des lois de Mendel et de l'existence des mutations, aussi bien des gènes que des chromosomes qui conduisit, par la génétique des populations, à la synthèse entre ces deux opinions c'est-à-dire, à la théorie synthétique de l'évolution, le néodarwinisme. Cette synthèse n'admettait les mutations géniques que pour sauver le gradualisme avec des modèles mathématiques à l'appui ; si l'apparition de nouveaux gènes par des mutations, donc des sauts brusques, était incontournable, l'essentiel de l'évolution venait de la variation continue des fréquences des gènes sous l'effet de la sélection naturelle. Les micromutations géniques étaient même censées expliquer la variation et la sélection naturelle ou artificielle des caractères quantitatifs, grâce au modèle de la génétique quantitative. Ce modèle décrit par Falconer est à nombre infini de gènes indépendants à effets additifs. Il expliquerait que les lois statistiques des caractères quantitatifs soient, dans les populations, des lois normales ou dérivées, représentées par des courbes en cloche et que ces caractères puissent être

sélectionnés, naturellement ou artificiellement. Malheureusement, ce modèle ne correspond pas à ce que l'on sait des possibilités du génome de l'action des gènes et de leurs interactions.

Comme l'a dit Langaney (1997), «on sait aujourd'hui, par l'exploration des génomes, que ce modèle ne peut être que faux, ne serait-ce que parce qu'il n'y a pas de quoi le faire fonctionner sur les chromosomes des êtres vivants. Au-delà de ces concessions mineures, le dogme néodarwinien imposait le gradualisme absolu, l'explication de la "macroévolution" des formes, des transformations, des apparitions ou des disparitions d'organes dans les lignées vivantes par la seule modification "microévolutive" des fréquences des gènes.

Ce type d'approche a été bien documenté par Ernst Mayr et beaucoup d'autres naturalistes dans le cas des espèces dites jumelles, parce qu'elles ne sont séparées que par des différences mineures de comportement et d'anatomie, ou par des cycles de reproduction décalés dans le temps. Ainsi, le gradualisme explique bien la formation de quantités de paires d'espèces jumelles d'oiseaux, de crabes, de plantes, etc. Par contre, il est impuissant dans le cas général où des espèces, mêmes voisines, diffèrent par des remaniements majeurs de leurs chromosomes, ou par des changements discontinus dans leur organisation anatomique ou physiologique. Ce qui est le cas, aussi bien du cheval et de l'âne que de l'humain et du chimpanzé. La cytogénétique et la génétique du développement ont démontré l'existence de macromutations qui conduisent à des remaniements majeurs de la structure des chromosomes, ou des plans d'organisation anatomiques entre les espèces. Le gradualisme, le néodarwinisme et la théorie synthétique n'expliquent ni l'apparition, ni le maintien de ces modifications majeures dont la diffusion est assez incomprise, malgré leur rôle capital dans la formation des espèces ou la transformation morphologique des lignages d'espèces. En matière de spéciation, gradualisme et néodarwinisme n'expliquent - bien - que des cas particuliers, et pas les plus intéressants. En matière de macroévolution des plans d'organisation, ils n'expliquent rien du tout ! ».

Ainsi, comme le souligne bien Langaney, la théorie synthétique est incomplète, Nous y reviendrons plus loin.

On peut envisager maintenant ce que le darwinisme est devenu avec la théorie synthétique.

Le darwinisme et la synthèse moderne.

Bien que Darwin ait réussi à établir le fait de l'existence de l'évolution, sa théorie de la sélection naturelle ne triompha en tant qu'orthodoxie, que longtemps après sa mort. La composante mendélienne à la théorie moderne ou néo-darwinisme, se développa seulement au 20^{ème} siècle. De plus, et ironiquement, les premiers mendéliens insistèrent sur les macromutations et étaient non darwiniens en ce qui concerne la créativité comme vu auparavant.

La résurgence darwinienne commença dans les années 1930 mais ne se cristallisa pas avant les années 1950. Lors du centenaire darwinien, en 1959 (à la fois le 100^{ème} anniversaire de la publication de l'Origine des Espèces et le 150^{ème} anniversaire de la naissance de Darwin), les célébrations à travers le monde chantèrent les louanges de la "synthèse moderne" comme darwinisme finalement triomphant.

Julien Huxley, qui forgea le terme, définit la synthèse moderne comme une intégration des différentes parties de la biologie concernées par la partie centrale darwinienne. La synthèse survint à deux niveaux : 1) le programme de recherche mendélien se fonda dans les traditions darwiniennes d'histoire naturelle, étant donné que les mendéliens reconnaissaient l'importance des micro-mutations et leur correspondance avec la variation darwinienne et que la génétique des populations fournit un mécanisme quantitatif pour le changement

évolutionniste. 2) les disciplines traditionnelles, histoire naturelle, systématique, paléontologie, morphologie et botanique classique par exemple, furent intégrées avec la partie centrale du darwinisme, ou pour le moins rendues compatibles avec elle.

Les travaux initiaux sur la synthèse, en particulier la première édition de Génétique et l'origine des espèces de Dobzhansky en 1937, n'était pas fortement darwinienne (selon la définition ci-dessus) et ne fit pas une place dominante à la sélection naturelle. Ces travaux étaient plus enclins à démontrer que les phénomènes à grande échelle de l'évolution sont compatibles avec les principes de la génétique, qu'ils soient darwiniens ou non ; et par conséquent, par exemple, ils accordèrent une plus grande importance à la dérive génétique que les éditions ultérieures des mêmes travaux.

Cependant, pendant toutes les dernières années de 1940 et les années 1950, la synthèse se "durcit" en ce qui concerne la partie centrale du darwinisme. L'analyse des ouvrages et, en particulier, la comparaison des premières et des éditions suivantes des documents fondateurs, démontra l'émergence de la sélection naturelle et de l'adaptation comme facteurs prééminents de l'évolution. Ainsi, par exemple, G.G. Simpson redéfinit "l'évolution quantique" en 1953 comme un taux limitant pour la transformation phylétique adaptative et non, comme un analogue d'ordre plus élevé que la dérive génétique, avec une vraie phase d'inadaptation entre les points extrêmes stabilisants. Dobzhansky enleva des chapitres et réduisit l'accent sur la modification rapide et les composantes aléatoires du changement évolutionniste. David Lack réévalua son travail sur les pinsons de Darwin et décida que des différences mineures parmi les espèces sont adaptatives, après tout. La définition de la synthèse de Mayr, donnée sans réfutation à une réunion d'historiens et d'architectes de la théorie, reflète cette version cristallisée : le terme "synthèse évolutionniste" fut introduit par Julien Huxley... pour désigner l'acceptation générale de deux conclusions : l'évolution graduelle peut être expliquée en termes de petits changements génétiques ("mutations") et recombinaison, et la mise en ordre de cette variation génétique par la sélection naturelle ; et les phénomènes évolutionnistes observés, en particulier les processus macro-évolutionnistes et la spéciation, peuvent être expliqués d'une manière qui est conforme aux mécanismes génétiques connus. Cette définition réaffirme les deux propriétés principales discutées dans le dernier paragraphe : la première conclusion de Mayr, avec l'accent sur le gradualisme, le changement génétique minime, et la sélection naturelle, représente l'argument en faveur de la créativité ; alors que la seconde affirme la réduction. De plus, ces mots ont été identifiés comme la version élargie de la synthèse (comme opposée à une position plus partisane et restrictive par White (Gould 1980).

La synthèse moderne a été si largement inadaptée qu'elle perd toute signification en y incluant chaque chose. Si, comme Stebbins et Ayala (1981) l'affirment, les vues "sélectionnistes" et "neutralistes" de l'évolution moléculaire sont des hypothèses en compétition à l'intérieur du cadre de la théorie synthétique de l'évolution, alors quelles opinions sérieuses en sont exclues ? Stebbins et Ayala (1981) ont essayé de trouver un argument pour une redéfinition de la synthèse. L'essence de la synthèse moderne doit être sa partie centrale darwinienne. Si la plus grande partie du changement évolutionniste est neutre, alors la synthèse est sévèrement compromise.

On peut se demander avec Gould (1980), qu'arrive-t-il au darwinisme ?

« Les critiques actuelles du darwinisme et la synthèse moderne proposent un bon compromis plutôt qu'une confortable extension de la théorie, mais beaucoup moins qu'une révolution. Selon mon opinion, partisane, aucun des deux thèmes centraux du darwinisme ne survivra dans sa formulation stricte ; en ce sens, la "synthèse moderne", en tant que proposition exclusive, s'est effondrée sur ses deux affirmations fondamentales. Cependant, je

crois qu'une théorie évolutionniste restructurée pourra englober l'essence de l'argument darwinien dans une forme plus abstraite et hiérarchiquement étendue. La synthèse moderne est incomplète et non pas incorrecte ».

Gould parle ensuite de la critique de la créativité : le gradualisme.

« A l'aboutissement n'est pas l'idée générale que la sélection naturelle peut agir comme une force créatrice ; l'argument de base, en principe, est un argument robuste. Des doutes fondamentaux sont centrés sur les affirmations subsidiaires -gradualisme et le programme adaptationniste. Si la plupart des changements évolutionnistes, en particulier les tendances à grande échelle, incluent des composantes majeures, non adaptatives comme des caractéristiques primitives dirigées ou canalisées et s'ils opèrent plus d'une manière épisodique que de façon douce continue, alors nous habitons un monde différent de celui envisagé par Darwin.

Les critiques du gradualisme opèrent à différents niveaux et ont un impact différent, mais aucune n'est fondamentalement opposée à la sélection naturelle. Elles ne sont, par conséquent, pas dirigées contre la partie fondamentale de la théorie darwinienne, mais contre un aspect subsidiaire essentiel de la vision du monde de Darwin lui-même - l'une qu'il a continuellement combinée avec la sélection naturelle, comme dans le fameux passage suivant : "S'il pouvait être démontré qu'un organe complexe existe, qui n'aurait probablement pas pu avoir été formé par des modifications nombreuses, successives et légères, alors ma théorie serait absolument détruite". (Darwin, origine des espèces 1859). T. Huxley, la veille de la publication de l'origine des espèces écrivit une lettre à Darwin : "Vous vous encombrez vous-même d'une difficulté non nécessaire en adoptant *Natura non fecit saltum* sans réserve ».

En ce qui concerne la microévolution et la spéciation, l'affirmation extrêmement saltationniste que de nouvelles espèces surviennent toutes en une fois, complètement formées, par une macromutation heureuse, serait anti-darwinienne, mais aucun penseur sérieux n'avance maintenant une telle vision, y compris Richard Goldschmidt (Gould 1982 b), le dernier grand chercheur à qui une telle opinion est souvent attribuée. Des affirmations légitimes varient de l'origine saltationnelle de caractères-clés par des modifications de segments dissociables de l'ontogénie (Alberch 1980) à l'origine de l'isolement reproductif (spéciation), par des changements génétiques majeurs et rapidement incorporés qui précèdent l'acquisition de différences phénotypiques adaptatives (White 1978).

De tels modes d'évolution sont-ils anti-darwiniens ? Oui et non. Ils ne nient pas un rôle créatif à la sélection naturelle, mais ils n'englobent pas le rôle directeur constant de chaque événement ou la construction étape par étape de chaque caractère majeur, que les vues traditionnelles sur la sélection naturelle ont favorisé. Si de nouveaux plans d'organisation surviennent souvent dans une cascade adaptative suivant l'origine saltationnelle d'un caractère-clé, alors une partie du processus est séquentiel et adaptatif, et par conséquent darwinien ; mais l'étape initiale ne l'est pas, puisque la sélection ne joue pas un rôle créateur en fabriquant le caractère-clé. Si l'isolement reproductif précède souvent l'adaptation, alors un aspect majeur de la spéciation est darwinienne (car la nouvelle espèce ne prospérera pas à moins qu'elle fabrique des adaptations distinctes sur le mode séquentiel), mais son initiation, y compris le caractère défini d'isolement reproductif, ne l'est pas.

« Au plan macro-évolutionniste des tendances, la théorie de l'équilibre ponctué propose que les espèces établies généralement ne changent pas de manière substantielle leur phénotype durant leur temps de vie qui peut compter beaucoup de millions d'années (stase) et que la plupart du changement évolutionniste est concentré dans des événements géologiquement instantanés de spéciation branchante. Ces instants géologiques, survenus dans des circonstances stratigraphiques favorables (de sorte que la théorie peut être testée pour ses

punctuations proposées tout comme pour ses périodes évidentes, de stase) représentent des quantités de temps microévolutionniste pleinement en accord avec les vues orthodoxes sur la spéciation, étant la conséquence géologique attendue de la théorie de Mayr sur la spéciation péripatrique. Ces implications non darwiniennes de l'équilibre ponctué se trouvent dans ses suggestions de l'explication des tendances évolutionnistes (voir plus loin), non pas dans le moment des événements de spéciation individuelle. Bien que l'équilibre ponctué soit une théorie pour un niveau élevé de changement évolutionniste et par conséquent doit être agnostique par rapport au rôle de la sélection naturelle sur la spéciation, le monde qu'elle propose est tout à fait différent de celui qui est vu traditionnellement par les paléontologues (et par Darwin lui-même) comme l'extension géologique proposé du darwinisme» (Gould, 1980).

C'est ainsi qu'on arrive à une critique de la créativité : l'adaptation.

Les critiques principales de l'adaptation sont survenues à partir des données moléculaires, particulièrement du tic-tac même approximatif de l'horloge moléculaire et de l'argument que les populations naturelles généralement maintiennent trop de variation génétique pouvant être expliquée par la sélection naturelle, même lorsque la sélection agit pour préserver la variation comme, par exemple, l'avantage des hétérozygotes et la sélection fréquence-dépendante. A ces phénomènes, les darwiniens ont une réponse qui est, dans un sens, entièrement justifiée : les changements génétiques neutres sans conséquences phénotypiques sont invisibles aux processus darwiniens de sélection sur les organismes et, par conséquent, ils représentent un processus légitime séparé des sujets que le darwinisme peut traiter. Néanmoins, étant donné que les conséquences en histoire naturelle sont généralement résolues en faisant appel à la fréquence relative, le domaine du darwinisme est restreint par ces arguments.

Mais une autre critique générale du programme adaptationniste a été réévaluée au plan du domaine darwinien des phénotypes. Le thème est vieux et est familier aux darwiniens. Darwin, lui-même, le prit au sérieux, comme le firent les prises en comptes précoces, pluralistes de la synthèse moderne. La vision tardive, "dure" de la synthèse, le relégua à une place sans importance. Ce thème comprend deux points, les deux arguments affirmant que l'utilité actuelle d'une structure ne permet pas de préjuger qu'elle a été formée par la sélection. Premièrement, les contraintes d'une forme héritée et de réseaux développementaux peuvent tellement canaliser tout changement que, même si la sélection induit un mouvement par des voies permises, la canalisation elle-même représente le premier déterminant de la direction évolutionniste. Deuxièmement, l'utilité actuelle ne permet pas nécessairement une conclusion sur son origine historique. Une structure maintenant indispensable pour la survie a pu survenir pour d'autres raisons et être "cooptée" par un déplacement fonctionnel pour son nouveau rôle.

Ces deux arguments ont leurs versions darwiniennes. Premièrement, si les canalisations sont mises en place par des adaptations antérieures, alors la sélection demeure prééminente, car alors, toutes les structures majeures sont soit l'expression de la sélection immédiate, soit elles sont canalisées par un héritage phylogénétique de sélection antérieure. Darwin s'est beaucoup préoccupé de ce problème. Finalement, dans un passage de l'origine des espèces, il résolut ses doutes et utilisa cet argument pour soutenir la grande tradition britannique de l'adaptationnisme. C'est le commentaire concluant le chapitre 6 : « Il est généralement reconnu que tous les individus organiques ont été formés sous deux grandes lois - Unité de Type et les Conditions d'Existence..., la sélection naturelle agit soit en adaptant maintenant les différentes parties de chaque individu à ses conditions organiques ou inorganiques de vie ; ou de les avoir adaptées durant de longues périodes passées de temps....Ainsi, en fait, la loi des Conditions d'Existence est la plus élevée, étant donné qu'elle inclut, à travers l'héritage des adaptations antérieures, celle de l'Unité de Type » (Darwin, 1959).

Ces deux arguments ont également des versions non darwiniennes, pas beaucoup appréciées mais potentiellement fondamentales. Premièrement, beaucoup de caractères de l'architecture organique et des réseaux développementaux n'ont jamais été adaptés à quelque chose, mais sont survenus comme sous-produits ou conséquences de changements avec une base de sélection. Seilacher (1972) a suggéré, par exemple, que les modalités diversifiées de l'ornementation des mollusques seraient non adaptatives dans leurs motifs essentiels. Dans tous les cas, c'est certainement une voie pour des adaptations subsidiaires. Deuxièmement, beaucoup de structures disponibles pour une cooptation ne sont pas survenues comme adaptation pour quelque chose d'autre (comme le principe de pré-adaptation le prétend) mais ont été non adaptatives dans leur construction originelle. La morphologie évolutionniste manquant d'un terme pour ces structures cooptées, Gould et Vrba (1982 a) ont suggéré de les appeler exaptations et ils donnent des exemples allant des organes génitaux des hyènes à l'ADN redondant. La plupart des évolutionnistes admettent, bien sûr, que toute sélection entraîne des sous-produits et des conséquences secondaires mais on a tendance à penser à ces non-adaptations comme une sorte de petits luxes évolutionnistes, une série de petites modifications secondaires, sans conséquences majeures. Gould (1980) est contre cette affirmation et déclare que la réserve de non-adaptation doit être plus grande que les adaptations directes qui les ont engendrées. Ce pool doit agir comme un analogue de haut niveau de la variation génétique, comme une source phénotypique de matériau brut pour une évolution ultérieure. Les non-adaptations ne sont pas seulement des effets allométriques et pléiotropiques sur d'autres parties du corps, mais des expressions potentiellement à l'intérieur de toute structure adaptée. Personne ne doute, par exemple, que le cerveau humain devint gros pour une série de raisons en relation avec la sélection. Mais ayant atteint son volume sans précédent, il pourrait, comme un ordinateur sophistiqué, fonctionner dans une étendue de voies inimaginables n'ayant pas de relations avec les causes sélectionnées pour son agrandissement initial.

Gould n'affirme pas qu'une nouvelle force de changement évolutionniste a été découverte. La sélection peut fournir toute direction immédiate, mais si des canaux hautement contraignants de non-adaptation sont construits, et si la versatilité réside principalement dans la nature et l'étendue des réserves non adaptatives, alors des facteurs "internes" d'essence organique sont un partenaire égal avec la sélection. « Nous disons que les mutations sont les sources finales de variation ; jusqu'à présent nous attribuons un rôle fondamental à la recombinaison et à l'évolution de la sexualité, -souvent comme un pré-requis à la pluri-cellularité, l'explosion cambrienne et, finalement nous. De même, la sélection pourrait être la source finale du changement évolutionniste, mais la plupart des événements réels pourraient devoir leur plus grande partie, à ses séquelles non adaptatives » (Gould 1980).

Se pose alors, la question : L'évolution est-elle un produit de la sélection au niveau des individus ?

Bien que des arguments pour une multitude d'unités de sélection aient été avancées et largement discutés (Lewontin, 1970), les évolutionnistes ont généralement considéré la prédominance majeure, si non exclusive, des organismes comme objets de la sélection. Dawkins (1976) tenta, de plus, de la réduire au gène lui-même.

Gould (1980) pense que la focalisation traditionnelle darwinienne sur les individus, et la prise en compte réductionniste accompagnatrice de la macroévolution sera supplantée par une approche hiérarchique reconnaissant les individus darwiniens à plusieurs niveaux d'une structure hiérarchique. Cette hiérarchie va des gènes aux clades en passant par les lignées cellulaires, les organismes, les dèmes et les espèces.

L'argument peut commencer avec une affirmation qui apparaît d'abord être surtout sémantique, d'une grande utilité et riches d'implication, notamment la conclusion avancée par Ghiselin (1974) et plus tard appuyée par Hull (1980) que les espèces doivent être traitées comme des individus et non pas comme des catégories. La plupart des espèces fonctionnent comme des entités dans la nature, avec cohérence et stabilité. Et elles démontrent les caractéristiques principales d'un acteur darwinien ; elles varient à l'intérieur de leur population (clade dans ce cas) et elles ont des taux différentiels de naissances (spéciation) et de décès (extinction).

Selon Gould (1980), notre langage et notre culture incluent un préjugé pour appliquer le concept d'individu uniquement à des corps, mais toute entité cohérente qui a une origine unique, suffisamment de stabilité temporelle et une capacité de reproduction avec changement peut servir comme agent évolutionniste. La hiérarchie réelle de notre monde est un fait contingent d'histoire et non pas un outil heuristique ou une nécessité logique. On peut aisément imaginer un monde dépourvu d'une telle hiérarchie et conférer le statut d'individu évolutionniste aux corps seulement. Si les gènes ne pouvaient pas se dupliquer eux-mêmes et se disperser dans les chromosomes, nous devrions perdre le niveau légitimement indépendant que l'hypothèse de "l'ADN égoïste" établit pour certains gènes (Doolittle et Sapienza, 1980, Orgel et Crick, 1980). Si de nouvelles espèces survenaient de manière habituelle par la transformation douce d'une espèce ancestrale entière, et ensuite changeaient de manière continue vers une forme descendante, elles perdraient leur stabilité et la cohérence requise pour définir les individus qui évoluent. La théorie de l'équilibre ponctué nous autorise à individualiser des espèces à la fois dans le temps et dans l'espace ; cette propriété (plutôt que le débat sur le temps évolutionniste) peut émerger comme sa contribution principale à la théorie de l'évolution.

En soi-même, l'individualité ne garantit pas la revendication puissante pour être un agent évolutionniste : que l'individu de niveau le plus élevé agisse comme unité de sélection est son droit propre. Les espèces peuvent être des individus, mais leur succès évolutionniste différentiel peut encore surgir entièrement de la sélection naturelle agissant sur leurs constituants, c'est à dire sur les phénotypes des organismes. Une tendance à l'accroissement du volume du cerveau, par exemple, peut résulter de la plus grande longévité des espèces au cerveau volumineux. Mais les espèces au cerveau volumineux peuvent prospérer uniquement parce que les organismes parmi elles tendent à être prédominants dans la compétition traditionnelle.

Mais l'individualisation d'unités de niveau élevé est suffisante pour invalider le réductionnisme du darwinisme traditionnel car les modalités et le style de l'évolution dépendent de manière critique du tempérament d'individus de niveau élevé, même lorsque la sélection survient au niveau traditionnel des organismes. Sewall Wright, par exemple, a souvent parlé de "sélection interdémique" dans sa théorie (1978) du changement équilibré, mais il utilise apparemment cette phrase dans un sens descriptif et croit que le mécanisme du changement réside habituellement dans la sélection parmi les organismes individuels, comme lorsque, par exemple, des migrants d'un dème envahissent un autre dème. Toutefois, le fait de la structure du dème elle-même – c'est à dire l'individualisation d'unités de niveau élevé à l'intérieur d'une espèce – est cruciale pour le fonctionnement du changement équilibré. Sans la division en dèmes, et sous le régime de la panmixie, la dérive génétique ne pourrait pas opérer comme source majeure de variation requise par la théorie.

« Nous n'avons pas besoin, pourtant, de nous confiner nous-mêmes au simple fait de l'individualisation comme argument contre le réductionnisme darwinien. Car l'affirmation forte que des individus de niveau élevé agissent comme des unités de sélection, peut souvent être faite. Beaucoup de tendances évolutionnistes, par exemple, sont conduites par une

fréquence différentielle de spéciation (l'analogie de naissance) plutôt que par une extinction différentielle (le style de sélection habituelle, par décès). Les caractéristiques qui augmentent la fréquence de spéciation sont souvent des propriétés des populations, non pas des organismes individuels, par exemple, la dépendance de la dispersion (et les possibilités qui en résultent pour l'isolement et la spéciation) sur la taille et la densité des populations ». (Gould, 1980)

Malheureusement, la terminologie concernant ces problèmes est pleine de confusion. Des termes comme "sélection interdémique" ou "sélection d'espèce" ont été utilisés dans un sens purement descriptif, lorsque le tri parmi les individus de niveau élevé peut survenir uniquement par la sélection naturelle opérant sur les organismes. De tels cas sont expliqués par la sélection darwinienne, bien qu'ils soient irréductibles aux organismes seulement. Les mêmes termes ont été restreints aux cas d'individus de niveau élevé agissant comme unités de sélection. De telles situations sont non-darwiniennes et réductibles sur ce puissant critère. Etant donné que les conséquences impliquant le niveau de sélection sont si cruciales dans la théorie de l'évolution, Gould (1980) suggère que ces termes ne soient utilisés que dans le sens puissant et restreint. La sélection d'espèce, par exemple, peut avoir pour connotation une irréductibilité aux organismes individuels (parce que les populations agissent comme unités de sélection) ; elle ne devrait pas simplement offrir une description alternative commode pour les effets de la sélection traditionnelle sur les organismes.

La logique de la sélection des espèces est solide et peu d'évolutionnistes douterait maintenant qu'elle peut, en principe, survenir. La conséquence comme toujours en histoire naturelle est une question de fréquence relative ; quelle est la fréquence de la sélection d'espèce et quelle est son importance dans la panoplie des événements évolutionnistes ? Fisher lui-même (1958) écartait la sélection d'espèce, car par rapport aux organismes, les espèces sont si peu nombreuses (à l'intérieur d'un clade) et si longues au plan de leur durée.

Mais les idées de Fisher sont basés sur deux arguments déguisés et contestables :

1) La sélection de masse peut presque toujours être efficace en transformant des populations entières en phénotype. Le très grand nombre d'organismes participant à ce processus efficace pourrait alors submerger tout effet de la sélection parmi les espèces. Mais si la stase est prévalente à l'intérieur des espèces établies, comme l'affirme la théorie de l'équilibre ponctué et comme l'expérience paléontologique l'affirme (de manière écrasante pour les invertébrés marins du moins), alors l'existence de quelques milliards d'individus et de millions de générations ne garantit aucun rôle substantiel pour une sélection directionnelle sur les organismes.

2) La sélection d'espèce dépend de la compétition directe parmi les espèces. Fisher donne des arguments pour une mort différentielle (extinction) comme mécanisme de la sélection d'espèces. Gould (1980), cependant, suspecte que la fréquence différentielle de la spéciation (sélection par la naissance) est un mode de sélection d'espèces plus commun et plus efficace. Elle peut survenir sans compétition directe entre espèces et peut rapidement déplacer le phénotype moyen à l'intérieur d'un clade en régimes d'extinction aléatoire.

Maynard-Smith (1982) a émis une autre objection contre la sélection d'espèces : simplement que la plupart des caractères des organismes représentent les « choses que les créatures individuelles font ». Comment, demande-t-il, peut-on attribuer le palais secondaire des mammifères à la sélection d'espèce ? Mais l'origine d'un caractère est une chose (et Gould ne voudrait pas être en désaccord avec la sélection traditionnelle parmi les organismes comme mécanisme probable à l'origine du palais secondaire) et la dispersion de caractères par des clades plus grands en est une autre. La macroévolution a trait fondamentalement à la combinaison de caractères et à leur dispersion différentielle. Ces phénomènes se situent dans

le domaine de la sélection d'espèces effective. Beaucoup de caractères doivent devenir prééminents, surtout par leur lien phylétique fortuit, avec des taux élevés de spéciation. Les mammifères sont un lignage de thérapside qui aurait survécu (alors que tous les autres sont morts) comme étant le résultat de petites tailles et d'habitudes nocturnes. Le palais secondaire était-il une clé de leur succès ou est-il mis sur le compte des taux élevés de spéciation souvent notés (pour d'autres raisons) chez les sujets à petit corps. Les mammifères ont-ils survécu à l'extinction Crétacée héritant ainsi du monde des dinosaures, comme un résultat de leur palais secondaire ou leur petite taille les a-t-elle préservée pendant un événement qui a rayé de la carte les créatures de grande taille » (Gould, 1980).

On en arrive alors à considérer les modalités d'évolution par l'interaction entre les niveaux.

Le modèle hiérarchique, avec son affirmation que la sélection agit simultanément et différemment sur les individus à une variété de niveaux, suggère une interprétation révisée pour de nombreux phénomènes qui ont intrigué les personnes là où elles assument implicitement avoir été créées par la sélection sur les organismes. En particulier, cela suggère que des interactions négatives entre les niveaux doivent être un principe important en maintenant la stabilité ou en maintenant les taux de changement dans des limites raisonnables.

L'hypothèse de l'ADN égoïste, par exemple, propose que beaucoup d'ADN répétitif existe dans les génomes non pas parce qu'il procure des bénéfices darwiniens aux phénotypes, mais parce que les gènes peuvent (dans certaines circonstances) agir comme des unités de sélection. Des gènes qui peuvent se dupliquer eux-mêmes et se déplacer sur les chromosomes vont, par conséquent, accumuler des copies d'eux-mêmes pour leurs propres raisons darwiniennes. Mais pourquoi donc le processus cesserait-il ? Les auteurs de l'hypothèse (Doolittle et Sapienza, 1980) suggèrent que les phénotypes vont éventuellement noter les copies redondantes lorsque le coût énergétique de leur production deviendra assez élevé pour entraîner une sélection négative au niveau des organismes. La stabilité peut représenter un équilibre entre la sélection positive au niveau du gène et la sélection négative qu'elle entraîne éventuellement au niveau de l'organisme (Gould, 1980).

Tous les manuels sur l'évolution consacrent un paragraphe ou deux à un phénomène appelé "sur-spécialisation" le renvoyant habituellement, comme un phénomène particulier et secondaire. Il note que beaucoup de créatures, en développant des caractères hautement complexes et écologiquement contraignants pour leur avantage darwinien immédiat, garantissent virtuellement la courte durée de leur espèce en restreignant sa capacité pour une adaptation ultérieure. Un paon ou un élan irlandais va-t-il survivre lorsque l'environnement change radicalement ? Pourtant des queues extravagantes et de grands bois mènent à plus de copulation dans la courte durée d'une vie. La sur-spécialisation est pour Gould (1980) un phénomène évolutionniste qui a manqué d'attirer l'attention qu'il mérite car nous manquons d'un vocabulaire pour exprimer ce qui est réellement en train de survenir : l'interaction négative du désavantage au niveau espèce et de l'avantage au niveau individu. Comment, autrement, la spécialisation morphologique peut-elle être tenue entre des limites, laissant une place pour des créatures ternes et persistantes du monde.

Certains caractères peuvent être améliorés par une interaction entre niveaux. La sténopie chez les invertébrés marins, par exemple, semble offrir des avantages à la fois au niveau individuel (lorsque les environnements sont stables) et au niveau de l'espèce (accroissant les taux de spéciation par les larves couvées et augmentant les possibilités pour un isolement relatif des espèces eurytopiques avec larves planctoniques). Pourquoi alors les espèces eurytopiques habitent-elles encore nos océans ? La suppression survient probablement au niveau encore plus élevé des clades, par l'enlèvement différentiel des

branches sténopiques dans les bouleversements environnementaux majeurs qui accompagnent les fréquentes extinctions de masses dans les collections géologiques (Gould, 1980).

Si aucun effet négatif d'un niveau élevé ne supprime un phénomène avantageux d'un niveau inférieur, alors il devrait fonctionner durant la vie. Le sexe chez les organismes eucaryotes pourrait devoir sa prééminence à une interaction positive non supprimée entre niveaux. L'avantage du sexe a inspiré un débat majeur parmi les évolutionnistes durant les années 1970. La plupart des auteurs cherchent une explication traditionnelle en termes de bénéfice pour les organismes (Williams 1975), par exemple, une meilleure chance de survie pour quelques descendants si tous ne sont pas des copies conformes d'un parent asexué, mais les produits génétiquement variables de deux individus. Certains, cependant, proposent une dispersion par sélection d'espèces, par exemple, par des taux de spéciation bien plus élevés chez les créatures sexuées (Stanley 1975). Nous vivons dans un monde de traditions réductionnistes et ne réagissons pas confortablement aux notions de hiérarchie. Les théories hiérarchiques nous permettent de retenir la valeur des idées traditionnelles tout en leur ajoutant des choses substantielles. Elles circulent en accréation et non pas en substitution (Gould, 1980).

Gould (1980) conclut alors à ce qu'il appelle un darwinisme supérieur.

Comment serait appelée une théorie évolutionniste pleinement élaborée, basée sur la hiérarchie ? Elle ne serait ni du darwinisme au sens où il est habituellement compris, ni une extension continue, douce du darwinisme car elle viole directement la tradition réductionniste fondamentale englobée dans la focalisation de Darwin sur les organismes comme unité de sélection.

Toutefois, le modèle hiérarchique propose que la sélection opère sur des individus appropriés à chaque niveau. Le terme sélection naturelle doit-il être étendu à tous les niveaux au-dessus et au-dessous des organismes ; il n'y a certainement rien de non naturel sur la sélection d'espèce. Certains auteurs ont étendu le terme (Fisher 1958) pendant que d'autres, Slatkin (1981) par exemple, restreignent la sélection naturelle à son centre d'intérêt habituel sur les organismes individuels « La sélection d'espèce est analogue à la sélection naturelle agissant sur une population asexuée » (Slatkin, 1981).

Les problèmes terminologiques à part, la théorie basée sur la hiérarchie ne serait pas darwinienne comme conçue traditionnellement ; elle serait à la fois une théorie plus riche et différente. Mais elle engloberait, en une forme abrégée, l'essence de l'argument darwinien étendu pour être actif à tout niveau. Chaque niveau génère une variation parmi ses individus ; l'évolution survient à chaque niveau par un tri parmi les individus, avec un succès différentiel pour certains et pour leurs descendants. La théorie hiérarchique représenterait, par conséquent, une sorte de "darwinisme supérieur".

De plus, la sélection agira différemment sur les objets des différents niveaux. Les phénomènes d'un niveau ont des analogues sur d'autres opérations mais non identiques. Par exemple, nous nions habituellement l'efficacité de la pression de mutation au niveau des organismes. Les populations contiennent tellement d'individus que de petits biais dans le taux de mutation peuvent rarement établir un caractère s'il est soumis à la sélection. Mais l'analogue de la pression de mutation au niveau de l'espèce, la spéciation dirigée (des biais directionnels vers certains phénotypes dans les espèces dérivées) peut être un agent puissant de tendances évolutionnistes (comme une alternative macro-évolutionniste à la sélection d'espèce). La spéciation dirigée peut être efficace (alors que la pression de mutation ne l'est pas) pour deux raisons : premièrement parce que ses effets ne sont pas dissous si aisément (étant donné le nombre restreint d'espèces dans un clade) par l'extinction différentielle ;

deuxièmement, parce que des phénomènes comme la canalisation ontogénétique de taille phylétique accrue, suggère que des biais dans la production des espèces peuvent être plus efficaces que les biais dans la genèse des mutations.

Pour conclure, Gould (1980) dit : « Chaque niveau doit être approché pour lui-même et apprécié pour l'emphase spéciale qu'il place sur les phénomènes communs mais la sélection régule tous les niveaux et la vision darwinienne est étendue et généralisée, non détruite, même si le darwinisme, strictement construit, peut être remplacé avantageusement. Cette extension peut imposer une sagesse littérale à la fameuse dernière ligne de l'origine des espèces : "Il y a de la grandeur dans cette vision de la vie"».

ANNEXE 12 : LE NEO-LAMARCKISME

Nous parlerons brièvement du néo-lamarckisme car on donne, à tort, ce nom aux mécanismes par lesquels la modification d'un organisme par le milieu s'inscrirait dans le matériel génétique transmissible à la descendance. Il est même courant dans le monde anglo-saxon ou néo-darwinien de dire "lamarckisme" tout court. En procédant ainsi, on prête à Lamarck une notion de matériel génétique qu'il ne pouvait avoir et on ignore qu'hérédité signifiait pour les contemporains de Lamarck, tout mode de transmission alors que génération correspondait à la seule transmission biologique. On ignore surtout les affirmations répétées de Lamarck que l'hérédité des caractères acquis prenait beaucoup de temps et non pas une seule mais de très nombreuses générations. Par conséquent, l'hérédité des caractères acquis n'est pas incompatible avec la notion de sélection naturelle, compte tenu de l'usage ultérieur abusif du mot "hérédité" pour ne dire que "génétique". Chez Lamarck, les citations suspectes de néo-lamarckisme sont plus rares que chez Darwin, alors que l'hérédité des caractères acquis, au sens de génétique, était encore très présente chez Darwin et chez d'autres, jusqu'à ce que Weismann la réfute à la fin du XIX^{ème} siècle. Elle est restée très défendue au XX^{ème} siècle, en particulier en Union soviétique et dans notre pays, contre toutes les évidences expérimentales de l'époque.

L'origine du néo-lamarckisme, selon Gould (1981), ne se situe pas en France, mais aux Etats-Unis.

Il faut d'abord insister sur le fait que le néo-lamarckisme ne fut pas seulement un tribut à l'hérédité des caractères acquis, car tout le monde, y compris Darwin, acceptait cette idée. Le néo-lamarckisme signifie plutôt l'utilisation de l'hérédité des caractères acquis comme la thèse principale d'une idée de l'évolution explicitement anti-Darwinienne, c'est-à-dire de toute théorie s'appelant elle-même Darwinienne, à savoir la créativité de la sélection naturelle.

Le néo-lamarckisme devint puissant en France, en particulier après la conversion à lui de Girard au milieu des années 1880 mais, en réalité, la théorie est née aux Etats-Unis au milieu des années 1860.

Le néo-lamarckisme ne survint pas directement de Lamarck lui-même, mais plutôt d'une transformation (un retournement à 180°) des idées anti-évolutionnistes du francophone Louis Agassiz.

Bien que le plus connu des néo-lamarckiens fut Packard, les deux acteurs originels du néo-lamarckisme aux Etats-Unis étaient tous deux paléontologues : Cope à Philadelphie et Hyatt à Harvard.

Cope commença sa critique du Darwinisme en s'attaquant à la créativité de la sélection naturelle. En fait, il choisit comme titre de son œuvre majeure un commentaire ironique sur Darwin, il l'appela « L'origine du plus adapté », suggérant que la survie du plus adapté ne pouvait rien produire d'original. Pour lui, (Cope, 1887), restriction, sélection et destruction peuvent être le résultat de la sélection naturelle, mais l'origine doit être le résultat d'une autre force, non darwinienne ».

Dans sa théorie originelle, dans les années précédant et suivant 1870, Cope parle de deux types différents d'évolution inspiré sans doute par la distinction de Lamarck lui-même en progression, poussé par le pouvoir de la vie, et en adaptation sous l'influence des circonstances. Le mécanisme de Cope pour expliquer la progression est instructif. Il pense que la progression est pré-ordonnée et pré-programmée et qu'elle représente une ontogénie des individus. Ainsi, si l'on suppose que la séquence 12345 représente non pas l'ontogénie réelle

d'un organisme, mais son ontogénie potentielle, la direction pré-ordonnée pour son changement organique. Maintenant, le premier ancêtre d'une lignée pourrait atteindre le stade 3, mais sa progression dans l'évolution doit nécessairement se réaliser par l'addition des deux stades non réalisés de l'évolution, de sorte que 4 va devenir le premier stade de son premier descendant et 5 sera ajouté aux deuxième descendant.

Comment cela peut-il se réaliser ? Ici Cope fait appel au principe lamarckien d'usage et de non-usage et à l'hérédité des caractères acquis. Il invoque ce qu'il appelle une loi d'accélération se référant à une analogie défendue par les lamarckiens aux Etats-Unis, en Angleterre et en Italie, à la fin du 19^{ème} siècle, c'est-à-dire l'analogie entre mémoire et hérédité. Il s'agit là d'un aspect de la récapitulation car les caractères adultes des ancêtres surviennent de plus en plus tôt dans l'ontogénie des descendants.

L'adaptation était moins importante pour Cope qui était surtout intéressé par la progression. Elle serait produite par la sélection naturelle ou par l'hérédité des caractères acquis due à l'activité des organismes eux-mêmes en s'adaptant aux circonstances locales. Dans tous les cas, ces branches collatérales représentent des adaptations directes aux environnements locaux.

Toutefois, ceci est en contradiction avec les idées de Lamarck car, pour Cope, la forme est prioritaire à la fonction, alors que c'est l'inverse pour Lamarck.

Cependant, dans les années 1870, Cope va changer d'opinion après avoir réétudié Lamarck. Il va alors dire que l'origine de toutes les nouvelles formes est le résultat de l'activité des organismes eux-mêmes en s'adaptant aux circonstances locales, ce qu'il appelle kinetogenèse. En d'autres mots, adaptation et changement de comportement viennent en première place, le changement de forme suit. L'adaptation qui était secondaire et peu importante dans le modèle initial de Cope, va devenir un caractère majeur et central.

Hyatt changea ses idées comme Cope, allant d'une notion originelle de direction pré-ordonnée à l'importance primordiale, plus tard, de l'usage et de l'activité. A l'appui de ses idées, le meilleur exemple d'hérédité des caractères acquis est illustré dans sa monographie de 800 pages "Hérédité d'un caractère acquis" (Hyatt, 1897). Hyatt était un spécialiste des ammonites. Son exemple est celui de la dépression siégeant à l'intérieur de l'enroulement de la coquille d'une ammonite appelée zone d'impression. Hyatt pense que ce caractère est survenu comme un caractère acquis, dû à la kinétogenèse. Son origine est due directement à la pression du tour de spire initial sur le tour de spire suivant qui s'est posé sur lui. Cependant, chez les ammonites apparues tardivement dans leurs stades précoces d'ontogénie, la zone d'impression survient sans contact avec le tour de spires initial. Par conséquent, cette zone a dû survenir mécaniquement par kinétogenèse due à la pression exercée par un tour de spire initial sur un tour plus tardif et ainsi, par le principe d'accélération, poussée dans les premiers stades d'ontogénie.

Le néo-lamarckisme devient l'attitude préférée des paléontologues américains et le resta jusque dans les années 1940. Cette attitude fit place, dans la dernière partie du 19^{ème} siècle, aux théories appelées Darwiniennes.

On peut juger toutes les déviations que le néo-lamarckisme a fait des idées de Lamarck qui, comme nous l'avons vu précédemment, n'a jamais soutenu des idées comme celles de Cope et de Hyatt. C'est bien pourquoi le néo-lamarckisme n'a guère eu d'impact dans notre pays.

Dans les années entre 1900 et 1960, le néo-lamarckisme a surtout été emprunté d'idéologie et de philosophie, particulièrement dans notre pays (Burian et Gayson, 1999). Nous n'en parlerons pas ici. Mais depuis quelques décennies, les dogmes de la

génétique ont été critiqués après l'observation que les instructions génétiques qui, selon ces dogmes, devraient être maintenues dans le sperme et l'ovule, ne le sont pas toujours. Des modifications épigénétiques, c'est-à-dire dépendant du milieu et transmissibles à la descendance, peuvent survenir (Vines, 1998). Nous parlerons de l'épigénétique plus loin dans le chapitre Perspectives d'avenir. Toutefois, nous résumerons ici les observations qui ont amené à prendre en compte l'épigénétique.

C'est, tout d'abord, certaines conséquences de la famine qui a touché les Pays-Bas, pendant la deuxième Guerre Mondiale. Comme on pouvait s'y attendre, les enfants nés durant cette famine étaient de petit poids. Ce qui fut plus surprenant est que ces enfants, eux-mêmes, eurent des enfants de petits poids, alors que leurs parents étaient bien nourris et qu'aucune raison particulière n'a pu être mise en évidence (Monk, 1995).

Ce fut ensuite les résultats curieux obtenus chez des souris et des rats. Si on administre à une génération de rats mâles de l'alloxan, un produit qui diminue la sensibilité à l'insuline, les petits de ces rats et les petits des petits deviennent progressivement diabétiques. De même des souris, si l'on expose des souris à des doses élevées de morphine, les lésions cérébrales induites par la drogue, sont transmissibles à leurs descendants non exposés à la morphine, sans qu'aucune autre cause puisse être incriminée. De même, une injection de tyroxine, une hormone thyroïdienne, à un souriceau nouveau-né, va déprimer de manière permanente les taux de cette hormone et de TSH (l'hormone stimulant la glande thyroïde) chez l'animal. Ces taux bas vont également rester bas dans la génération suivante (Campbell et Perkins, 1988).

Ces observations ont troublé les généticiens car elles sont en contradiction avec la génétique classique. Elles plaident en faveur de l'hérédité des caractères acquis, chère à Lamarck.

La parution du livre de Reik (1977), l'empreinte génomique, en 1997, ne fit qu'accroître le trouble. Normalement chacun de nos gènes existe en double exemplaire, un qui vient de notre mère et un qui provient de notre père. Or, certains des gènes paternels ne sont pas actifs. Il en est de même de certains autres gènes maternels. Reik a démontré que deux gènes ont été inactivés, MUP et OMP. MUP est le gène d'une protéine hépatique appelée protéine urinaire majeure, OMP est une protéine nasale, appelée protéine marqueur de l'olfaction. Les séquences de ces deux gènes inactivés ne sont pas modifiées mais ces gènes ont été méthylés. Nous y reviendrons plus loin. Là aussi, les inactions sont transmises à la descendance. Ces protéines sont des protéines de signalisation interférant avec les phéromones, ce qui rend les souris qui en sont porteuses lentes à l'accouplement. Mais certaines peuvent s'accoupler et avoir une descendance, mais leurs petits sont également lents à s'accoupler.

ANNEXE 13 : APPORT DES PRINCIPAUX PALEONTOLOGISTES FRANÇAIS AVANT 1980

Nous avons déjà parlé des apports de la paléontologie avant les années 1980 ci-dessus. Nous nous étendrons plus longuement ici sur l'apport des principaux paléontologistes français pendant cette période : Piveteau, Boule et Vallois, Genet-Varcin, de Bonis et Coppens.

a) PIVETEAU Jean (1899-1991)

Piveteau (1927) expose les théories sur l'origine de l'homme en distinguant deux périodes : avant et après Darwin.

1) Avant Darwin.

C'est à Linné que l'on doit la première application rigoureuse de la notion d'espèce à la répartition des êtres vivants en catégories bien définies.

Après Linné, les naturalistes ont continué à s'intéresser à la place de l'Homme dans la classification en appliquant les principes précis établis par Linné. Mais, selon Piveteau, « alors que certains ne s'attachaient qu'au côté matériel de l'organisme humain, d'autres, au contraire, tenaient compte de la double nature de l'Homme, ne séparant pas ses caractères zoologiques de sa suprématie intellectuelle et de ses facultés morales ».

Piveteau parle ensuite de ce qu'il appelle les purs naturalistes pour qui « Le genre humain constitue toujours le premier groupe du premier ordre de Mammifères, il est le premier parmi les Primates. Mais, pour les uns, il est nettement distinct des genres qui le suivent ; pour les autres, il n'est séparé d'eux que par un faible intervalle. Les noms qu'il convient de citer ici sont ceux de Blumenbach, de Charles Bonaparte et de Dugès, qui font de l'Homme un sous-ordre, celui des Hominidiens. Tout à l'extrême de cette tendance, on a Bory de Saint-Vincent. Comme Cuvier et Blumenbach, il admet un ordre des Bimanés, puis, pour les Singes et les Lémuridés, un ordre des Quadrumanes ; mais il reproche à Cuvier d'avoir isolé le genre Homme dans l'ordre des Bimanés ».

Piveteau parle ensuite de ce qu'il appelle les trois noms qui dominent l'Histoire des sciences de la Nature : Buffon, Lamarck et Cuvier.

« Pour Buffon, la vie est continue et l'on ne peut, par suite, marquer une limite précise entre l'homme et les animaux.

Cuvier n'a considéré l'homme qu'à un point de vue strictement zoologique. Il n'a jamais abordé d'une façon directe le problème des origines humaines, car il se détournait de la recherche des origines en plaçant le principe des conditions d'existence au début et à la fin de l'investigation biologique ».

Piveteau parle ensuite longuement de Lamarck qui « cherche à déterminer d'une façon plus précise les rapports de l'homme et des animaux. Les organes se transformant et se modifiant sous l'action des circonstances extérieures, les espèces doivent se transformer et toute forme animale doit dériver d'une forme préexistante. Ainsi, certaines nécessités dues à des changements de milieu ont pu transformer un quadrumane en Homme et Lamarck démontre comment les caractères de l'organisme humain sont le résultat de transformations anciennes qu'il est facile de reconstituer ».

2) Après Darwin.

Piveteau (1927) arrive alors à Darwin, mais il insiste sur le fait que Darwin n'aborda que fort tard les origines de l'homme dans la Descendance de l'Homme (1872). « Il fut précédé par ses disciples Huxley, Vogt, de Filippi et Haeckel. Mais tout ce que ces auteurs ont écrit n'est qu'une application des principes posés dans l'Origine des Espèces. »

Bien avant le maître, ses disciples avaient publié leurs travaux sur l'origine de l'Homme :

- Huxley : Place de l'homme dans la nature (1863)
- L'homme et la Science de Filippi : (1864)

Piveteau n'insiste guère sur Haeckel. Par contre, il va parler longuement de de Filippi en essayant de le "réhabiliter" car il fut, le premier, avant Haeckel et avant Darwin à placer notre ancêtre dans une forme disparue des singes de l'Ancien Monde.

Piveteau (1927) continue avec les disciples de Darwin

- Les leçons sur l'homme : Carl Vogt (1867).
- L'anthropogénie : Haeckel : monisme et évolutionnisme le résumant.
- Puis, il y a eu la découverte des fossiles : Lartet met au jour un singe fossile, du Miocène, le Pliopithèque dans le gisement de Sausan (1837). Cette découverte encourageait les vastes espoirs et stimulait les ardeurs. A Saint-Gaudens, des terrains sensiblement contemporains de ceux de Sansan ont fourni les restes d'un autre Singe, qui apparaît comme plus élevé dans la série des Primates, le Dryopithèque.

Piveteau(1927) décrit ensuite ces découvertes. Il parle longuement de ces deux fossiles : le Pliopithèque et le Dryopithèque, nommé ainsi par Lartet.

Piveteau (1963) considère également le Proconsul comme un Pongidé : « La première mention d'un Pongidé sur le territoire du Kenya est due à A. T. Hopwood, qui reconnut, dans un lot de fossiles qui lui avaient été soumis, un maxillaire gauche de Primate. En 1931, ce paléontologiste découvrait, dans cette même région, d'autres restes de Primates fossiles et décrivait, en 1933, trois genres nouveaux de Pongidés miocènes : Proconsul, *Limnopithecus*, *Xenopithecus* (il a été ultérieurement montré que ce dernier était identique à Proconsul).

Il est intéressant de noter que, pour Piveteau, Proconsul, s'il est bien un Pongidé, n'en n'est pas moins un "brachiateur". « Il paraîtrait normal de considérer *Proconsul africanus* comme correspondant à une phase ancienne de la lignée des Pongidés, celle où la brachiation tend à s'instaurer, et nous ne serions pas encore très éloignés du moment où se produisit la divergence par rapport à la quadrupédie. Mais une telle interprétation implique que la brachiation constitue, dans la marche du phénomène évolutif, un changement radical, une modalité unique, et en somme la caractéristique des Pongidés. Or, font toujours remarquer Napier et Davis, il est inexact de dire que la brachiation est une adaptation propre à ce groupe de Primates. Elle est, en réalité pratiquée à des degrés divers par plusieurs Cynomorphes et Platyrrhiniens. On ne peut être assuré, par suite, que Proconsul annonce véritablement la tendance évolutive nouvelle des Pongidés ; chez lui, comme dans d'autres groupes, nous ne percevons peut-être que le résultat d'une vie arboricole déjà très ancienne. Il n'est pas douteux que le concept de brachiation demanderait à être approfondi, qu'il faudrait le mieux définir en lui-même, et surtout corrélativement à l'ensemble de l'organisation. Mais il est incontestable qu'il n'apparaît, sous son aspect le plus typique, qu'en liaison avec la structure pongidé, au terme de son évolution. Or, encore une fois, comme un groupe, en biologie, se définit non par la présence statique d'un caractère, mais par sa tendance à l'accentuer, il ne paraît pas douteux que Proconsul soit un authentique Pongidé, qu'il représente un stade encore très ancien de leur lignée, où se trouve déjà amorcée la tendance à la brachiation ».

Le Pliopithèque et le Dryopithèque ne donnent qu'une idée restreinte des Primates miocènes. Piveteau, pour saisir ce groupe dans sa diversité, propose d'aller en Asie, plus précisément aux Indes. Il écrit : « Les collines des Siwaliks, qui s'étendent au pied de l'Himalaya, sont constituées par une série de formations s'échelonnant du Miocène moyen au Pliocène supérieur. Les recherches de Lydekker et de Pilgrim nous ont fait connaître de cette région une faune relativement variée de Primates. Les Anthropomorphes paraissent avoir atteint en ces contrées, vers la fin du Miocène, cet épanouissement que les Lémuriens et les Tarsidés nous ont présenté en Europe et en Amérique du Nord à l'époque éocène. L'un d'eux, le Sivapithèque, a été considéré par M. Pilgrim comme réalisant le passage généalogique des Singes à l'Homme. Une telle conclusion est disproportionnée avec les faits qui lui servent de base : le Sivapithèque n'est connu que par des fragments de mandibules et quelques dents, pièces bien incomplètes pour juger de la nature de leur possesseur. D'autre part, la grande canine et la forte première prémolaire, qui en constituent les éléments principaux, montrent que le Sivapithèque était déjà trop engagé dans la voie des Anthropomorphes actuels pour avoir pu donner dans sa descendance autre chose qu'un Singe. Mais il resserre encore le lien morphologique entre les formes simiennes et l'Homme.

Pour Piveteau, « Avec le Pliocène, les Anthropomorphes quittent peu à peu l'Occident et s'isolent en diverses contrées d'Afrique et d'Asie, comme déjà se sont isolés les Tupaïdés, puis les Lémuriens, puis les Tarsiers. Leurs divers rameaux, que nous suivons fort difficilement, aboutissent aux formes actuelles, en donnant parfois à l'époque quaternaire des formes éteintes sans descendance, mais qui accusent toujours la tendance évolutive des Primates vers la réalisation du plus grand cerveau, comme le Pithécanthrope de Java ».

Se pose, alors, la question de la position taxonomique du Pithécanthrope. Piveteau essaie répondre à cette question : « La pénurie de documents rend toute attribution précise incertaine et permet bien des divergences de vues. Néanmoins deux opinions sont à retenir : pour les uns, le Pithécanthrope serait un Gibbon géant. Volz, après Dubois, a établi les ressemblances morphologiques des pièces osseuses ; puis M. Boule a fait remarquer qu'un tel gigantisme, non seulement n'avait rien d'extraordinaire, mais était tout à fait normal aux époques pliocène et quaternaire, où l'on rencontre, dans tous les groupes de Mammifères, des formes de grande taille : le Megatherium dans les Edentés, le Diprotodon dans les Marsupiaux, le Megaladapis dans les Lémuriens, etc. ; et qu'aussi cette tendance au perfectionnement, bien indiquée par la calotte crânienne du Pithécanthrope, se retrouve dans les Lémuriens avec Archœolemur et Hadropithèque.

Pour d'autres paléontologistes, le Pithécanthrope est un Hominien, se plaçant dans la lignée ancestrale directe de l'Homme ou constituant une branche particulière de ce groupe ».

Pour Piveteau, si le Pithécanthrope est bien un Hominien, c'est un Hominien tellement inférieur, qu'il réalise entre le Chimpanzé, par exemple, et l'Homme actuel, un intermédiaire schématique.

Piveteau envisage ensuite l'apparition de l'Homme. Pour lui, l'Homme apparaît brusquement à l'époque quaternaire, mais se rattachant nettement par ses caractères morphologiques aux grands Anthropomorphes miocènes et pliocènes.

Pour Piveteau, le type le plus ancien paraît être l'Homme de Mauer dont la mâchoire évoque de nombreuses ressemblances simiennes, mais dont la dentition, par contre, est profondément humaine.

Un peu plus récent géologiquement est sans doute le crâne trouvé à Piltdown qui est un crâne d'homme de type moderne, et, même si la mâchoire chimpanzoïde qui a été découverte dans le même gisement doit lui être associée, ce type est différent de celui de Mauer. Puis vient

l'Homme de Néanderthal qui, depuis l'étude qu'en a faite M. Boule, est le type fossile humain le plus complètement connu, qui va disparaître alors que pour Piveteau, « l'Homme actuel surgit brusquement, sans racines visibles : c'est l'arrivée dans nos pays des types de Grimaldi, de Cro-Magnon, de Chancelade, qui réalisent l'humanité actuelle ».

Puis Piveteau s'interroge sur les enseignements de la Paléontologie sur les origines humaines. Il pense que « Deux tendances très nettes s'opposent actuellement : pour les uns, l'Homme se rattache directement aux Anthroïdes ; pour les autres, il poursuit depuis longtemps, parallèlement aux divers rameaux de Primates, une existence distincte. La première hypothèse, qui est la plus ancienne, a été exposée sous des formes diverses par Gaudry, Schlosser, Osborn, etc. Elle vient d'être reprise par Gregory, qui prétend pouvoir relier l'Homme à des Singes fossiles connus. Autant que l'on puisse saisir sa pensée, qui change quelque peu à chaque publication nouvelle de cet auteur, on peut dire qu'en gros, pour lui, l'Homme se placerait généalogiquement sur la ligne Propitopitèque-Dryopitèque. A l'appui de cette hypothèse, on peut apporter divers faits d'observation. Si la mâchoire de Piltown appartient bien au crâne avec lequel on l'a trouvée, on voit qu'il existait au Quaternaire un Homme à longues canines et à symphyse oblique. Mais cette association est loin d'être prouvée, et elle pourrait d'ailleurs recevoir d'autres explications. Quant au Dryopitèque, nous savons qu'il est trop engagé dans la voie simienne pour conduire à l'Homme: un tel changement, une aussi brusque révolution anatomique serait en opposition avec tout ce que nous apprend la Paléontologie ».

La deuxième tendance a pour principaux défenseurs, bien que leur pensée ait été exprimée avec des nuances diverses, Cope, M. Boule et Wood-Jones.

« L'Homme a dû se trouver en puissance dans un être vivant dès les plus lointaines périodes géologiques. Nous ne nous attarderons pas à chercher cet ancêtre éloigné : ce serait vain. Mais nous savons, de source certaine, que la lignée humaine a passé par la phase primate ; c'est là que nous la prendrons comme à son début. »

Pour Piveteau, à l'époque ancienne de l'Eocène très inférieur, la lignée qui conduira aux primates est celle des Tupaia, petit animal gros comme une musaraigne qui vit actuellement dans les forêts de l'Asie Orientale et de la Malaisie. Ces animaux ne tardent pas à disparaître. Ils sont relayés par deux autres groupes, les Lémuriens et les Tarsiers.

On peut résumer les travaux de Piveteau en disant que Piveteau (1954, 1957, 1958, 1962 1963) fait dériver la lignée humaine d'un ancêtre commun avec les autres grands singes hominoïdes. Cet ancêtre commun, à son avis, n'était pas apparenté de trop loin aux premiers membres de la branche des OWM. Piveteau imagine trois branches différentes divergeant l'une de l'autre, chacune suivant sa propre voie évolutive : la lignée humaine qui adopte précocément la bipédie, la lignée des grands singes qui adapte tardivement la brachiation comme mode de locomotion et les OWM qui conservent la quadrupédie comme mode de locomotion qui était apparemment la condition primitive de toutes les lignées anthroïdes du Vieux Monde. Il écrit : « Les ressemblances si marquées que nous observons entre Hominidés et Pongidés, entre ces deux phylums d'une part et celui des Cynomorphes d'autre part, impliquent, d'une manière à peu près indubitable, l'existence d'un groupe ancestral commun, que l'on peut désigner sous le nom de proto-catarrhinien, à partir duquel, selon un rythme évolutif différent, se seraient individualisées, par une divergence de plus en plus accentuée, les trois lignées : Cynomorphes, Pongidés, Hominidés ».

Pour Piveteau, la lignée humaine ne passa jamais par la brachiation car la bipédie se développa directement de la quadrupédie. Une fois acquis leur nouveau mode de locomotion, les lignées humaines et grands singes évoluèrent dans des directions opposées. Les grands singes développèrent des grands bras et de courtes jambes alors que les proportions sont

inversées dans la lignée humaine. De plus, les grands singes développent de grandes canines et incisives, alors que les premiers ancêtres de la lignée humaine conservent les petites canines et incisives de la condition plus primitive. Pour Piveteau, il est clair que les premiers grands singes hominoïdés sont moins spécialisés que leurs contres-parties vivantes.

Pour ce qui est des fossiles, Piveteau pense que la dentition de *Propliopithecus* de l'Oligocène égyptien était orientée dans la direction grands singes. Pour cette raison, il dit que la lignée humaine devait déjà être distincte à cette époque géologique. Il envisage que la survenue de la lignée humaine aurait pu se faire dans les régions tropicales et subtropicales des régions sud de la mer méditerranée. Pour Piveteau, *Propliopithecus* est un représentant des grands singes hominoïdés, bien que pas encore complètement développé si on le compare aux singes hominoïdés actuels. Si *Proconsul* et *Dryopithecus* sont peut-être des ancêtres directs des chimpanzés et gorilles vivants, *Sivapithecus* devait être apparenté aux orangs-outans vivants, alors que *Pliopithecus* et *Limnopithecus* pourraient être apparentés aux gibbons actuels. De l'autre côté de la répartition, Piveteau (1957, 1958) reconnaît en *Oreopithecus* du Miocène supérieur d'Italie, un probable représentant précoce de la branche hominidé de par la réduction de sa dentition antérieure, de la molarisation des prémolaires, de la face courte et de la configuration du bassin qui indique une tendance à la position érigée. Pour lui, *Oreopithecus* est une branche éteinte et spécialisée du tronc humain non directement ancêtre aux humains actuels, ceci malgré la découverte de plus de fossiles démontrant de longs bras et de courtes jambes (Piveteau 1962, 1963).

Ainsi, Piveteau, (1954, 1957, 1958) maintient que la naissance des humains modernes se fait par deux voies différentes, chacune représentée par des sujets pensants telle que le démontre leur adresse pour fabriquer des outils de pierre. Une de ces voies vit la succession de trois vagues polymorphiques d'hominidés, commençant au Pléistocène inférieur avec les archantropes (pithécanthropes), suivis d'abord par les néanderthaliens et ensuite par les hommes modernes. La transformation de cette souche est caractérisée par la perte progressive de certains caractères des grands singes : le petit cerveau, la face proéminente, une calotte crânienne basse et allongée et un torus supra orbitaire proéminent. Pour Piveteau, plusieurs des espèces appartenant à ces vagues évolutionnistes successives sont des culs de sac. Par exemple, dans la première vague, les espèces les plus primitives telles que *Pithecanthropus robustus*, *Meganthropus* et probablement *Giganthropus*, n'eurent pas de descendants. Ceci laisse *Pithecanthropus erectus* et *Sinanthropus* pour contribuer à la vague suivante.

La seconde voie exploitée par les hominidés pour donner naissance aux humains modernes, passe par une branche paraissant moderne qui date du Pléistocène moyen avec ses racines chez les archantropiens et peut-être chez les types d'Ehringsdorf et de Steinheim, cette branche évolua par les espèces de Swanscombe et de Fontéchevade, les représentants du groupe appelé *Présapiens*.

Cependant, au début des années 1960, Piveteau (1962, 1963) abandonna l'hypothèse présapiens et dit que les hominidés paraissant modernes sont arrivés tard dans le Pléistocène. Il reconnaît toujours deux lignées mais elles sont caractérisées par la perte progressive de quelques caractères primitifs en faveur de caractères plus modernes.

La première lignée comprend les néanderthaliens et un groupe composé d'espèces avec un mélange de caractères néanderthaliens et modernes. Ce premier n'ayant que peu ou pas de descendants, évolue en Europe de l'Ouest et au Moyen-Orient et est représenté par les fossiles de Mauer, Steinheim, Swanscombe et de la Palestine. La seconde lignée qui vécut en Afrique du Nord et en Asie de l'Est, compte parmi ses premiers représentants *Pithecanthropus*, *Sinanthropus* et *Atlanthropus* et mena à la fois aux Australiens par *Homo soloensis* et aux Africains modernes, par les hommes de Rhodésie et de Florisbad.

Pour Piveteau, la phylogénie humaine est entièrement caractérisée par la succession de trois vagues évolutionnistes et il pense maintenant que ces vagues sont reliées phylogénétiquement par des liens plus étroits à travers toute une série de connections. « Nous aurions ainsi des nappes successives, génétiquement liées. Chacune ne se transformerait pas, dans son ensemble, pour donner naissance à la suivante, mais en divers points, s'individualiseraient des pôles biologiquement plus actifs, par lesquels se perpétuerait le courant évolutif (Piveteau 1963 : 202) ». Mais après 1965, l'opinion de Piveteau (1973, 1983) de la phylogénie du genre *Homo* est plutôt linéaire, impliquant une certaine reconnaissance de stades évolutifs successifs.

b) BOULE Marcellin (1861-1942) et VALLOIS Henri-Victor (1889-1981)

Boule publia, de 1911 à 1913, une description magistrale de l'homme de la Chapelle aux Saints, en Corrèze, dont le squelette fossile, gisant dans une sépulture, fut découvert par les abbés A. et J. Bouyssonie et L. Bardon en 1908. Les deux années suivantes, deux autres squelettes de Néanderthaliens, un homme et une femme, également ensevelis dans une sépulture, furent mis à jour à la Ferrassie, en Dordogne. Ces trois squelettes permirent à Boule de décrire, dans *L'Anthropologie*, ce qui sera le début et la référence de la paléanthropologie humaine. Boule va comparer le squelette de la Chapelle-aux-Saints, complété pour ses pièces manquantes, par ceux de la Ferrassie, à celui des chimpanzés et des hommes modernes. La méthode scientifique de Boule est reconnue et saluée par tous. Malheureusement, il n'en sera pas de même en ce qui concerne son interprétation de l'anatomie des Néanderthaliens. Boule pensant que ces derniers sont une lignée éteinte, va les décrire comme trapus, voûtés, la tête penchée en avant avec un crâne aux reliefs saillants et une face étirée vers l'avant, ou "museau Néanderthalien", les jambes fléchies avec des gros orteils écartés. Cette description d'une brute ancestrale va pénaliser pour longtemps les Néanderthaliens.

Pour Boule (1911-13, 1921), l'espèce humaine et les singes hominoïdés dérivent indépendamment précocement de la base du tronc des OWM. *Pithecanthropus* est lié aux hominoïdés, au gibbon plus spécifiquement, pas l'Homme. Sa vision de la phylogénie des primates repose exclusivement sur la comparaison des formes modernes, disant que trop peu de fossiles sont connus pour être d'une aide sérieuse dans la reconstruction phylogénique.

Boule, (1908, 1911, 1915, 1921), appliquant les principes de la paléontologie, dit que la lignée humaine est étroitement apparentée aux singes hominoïdes, bien qu'elle ne soit pas dérivée de cette branche, ce qui signifie que les hommes actuels et les grands singes ont longtemps été séparés. Pour Boule, *Pithecanthropus* et *Homo neanderthalensis* sont des formes morphologiques intermédiaires entre l'espèce humaine et les grands singes comme l'attestent leurs caractères simiesques mais il affirme que les arbres évolutifs menant aux hommes actuels et aux grands singes sont fortement branchés, caractérisés par de nombreuses branches éteintes ne menant pas directement à leurs formes modernes, parmi lesquelles figurent *Pithecanthropus* et *Homo neanderthalensis*. Considérant la branche humaine, Boule propose deux lignées différentes séparées depuis longtemps. L'une mène à *Homo neanderthalensis*, peut être par *Homo heidelbergensis* (la mâchoire de Mauer) différente des humains actuels, l'autre est vraiment ancestrale à *Homo sapiens*, elle pourrait être représentée à une époque précoce par le crâne de Piltown exclusivement (Boule croit que la mâchoire appartient à un fossile de chimpanzé). Cette lignée pourrait être suivie à la fin du Pléistocène, en Europe, par les races de Cro-Magnon, Grimaldi et Chancelade.

Marcellin Boule et Henri Vallois (1952) considèrent que l'Homme étant un mammifère, n'a pu apparaître avant l'ère tertiaire, car les mammifères secondaires étaient des animaux tout petits et très primitifs. Ils écrivent : « Si nous considérons spécialement les Primates,

c'est-à-dire le groupe zoologique dont l'Homme fait partie, nous voyons qu'ils débutent à l'Éocène par les types les plus inférieurs, Lémuriens et Tarsiers. L'Oligocène nous montre les plus anciens des Singes à queue. Au Miocène et au Pliocène, il y a de nombreux Singes anthropomorphes. Jusqu'à présent, l'Homme fossile n'est connu avec certitude que de l'ère quaternaire. Il y a donc, encore ici, progression constante : l'Homme, le plus perfectionné des Primates, est aussi le dernier venu. »

Comme on peut le voir sur la Figure 43, rapportée par Boule et Vallois (1952), la place du Pithécanthrope parmi les primates fait l'objet de divergence. Dubois en fait l'ancêtre de l'homme, les naturalistes le font diverger de la lignée qui va mener à l'homme, une ancienne hypothèse le fait diverger de la lignée qui va mener aux singes anthropomorphes.

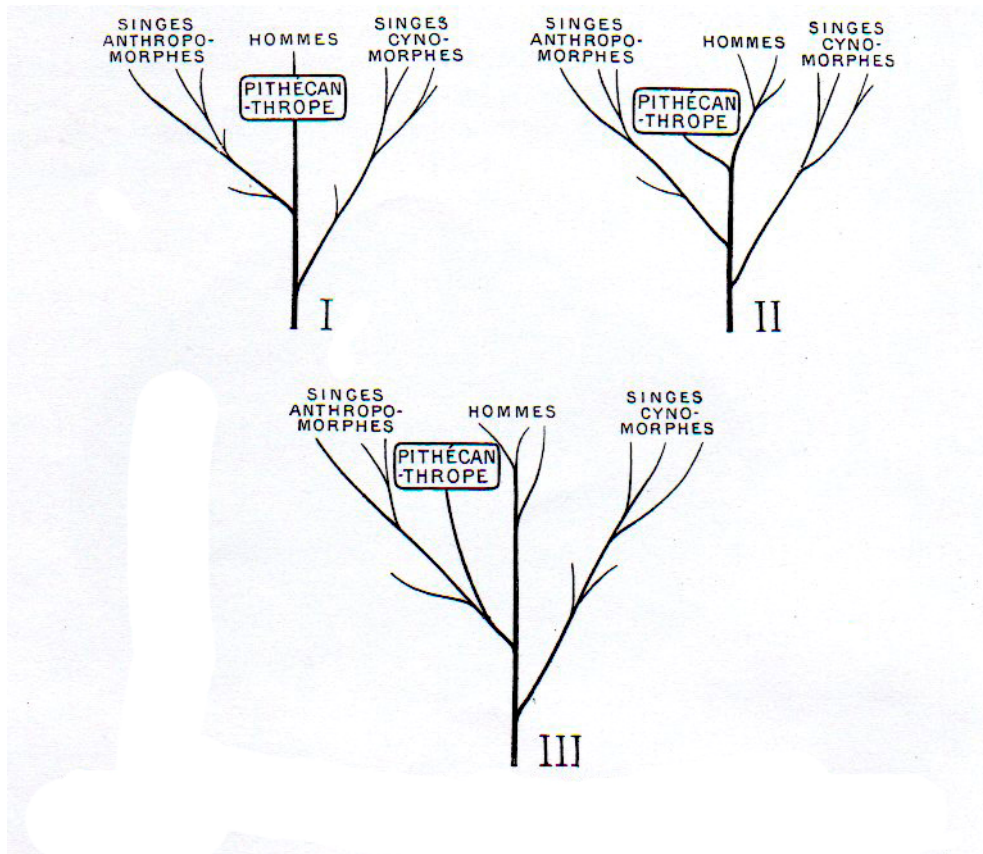


Fig. 43 - Graphiques représentant la place du Pithécanthrope parmi les Primates. I, d'après Dubois ; II, d'après d'autres naturalistes ; III, d'après une ancienne hypothèse.

Boule et Vallois (1952) décrivent ensuite longuement le Sinanthrope, fossile découvert dans un gisement à Pékin en Chine.

Ils terminent leur description en disant : « Au total, l'architecture générale du crâne du Sinanthrope est encore très simienne. Le seul caractère vraiment humain est celui de la cavité glénoïde, évidemment en rapport avec la morphologie humanoïde, sinon humaine, de l'appareil masticateur ».

Boule et Vallois (1952) considèrent qu'il existe une étroite parenté entre le Pithécanthrope et le Sinanthrope et que tous deux ont des caractères physiques intermédiaires entre le groupe des singes anthropomorphes et le groupe des Hominiens. Puis ils concluent ainsi à propos des fossiles européens : « Tels sont les résultats des découvertes européennes relatives aux plus vieux Hommes fossiles. Leur pauvreté contraste singulièrement avec la richesse et la vaste dispersion de la documentation archéologique de cette très ancienne

période de l'humanité. Elle contraste aussi avec sa durée, puisque le Pléistocène inférieur embrasse les quatre cinquièmes au moins de la totalité de l'ère quaternaire. Il ne faut cependant pas oublier qu'il y a quarante ans nous n'avions encore aucun débris authentique d'un Homme de cette période. Nous possédons aujourd'hui plusieurs crânes et plusieurs mandibules. Nous pouvons, nous faire une première idée de ces très vieux types humains.

On avait pu penser un moment que toutes ces pièces appartenaient à un même type morphologique, intermédiaire par ses caractères généraux entre les Préhominiens du début du Pléistocène et l'Homme de Néanderthal du Pléistocène moyen. Une telle conception est maintenant insoutenable.

Malgré leur petit nombre, ces quelques restes nous mettent en effet en présence d'un fait extrêmement important : la coexistence, au moins pendant la seconde moitié du Pléistocène inférieur, de deux types morphologiques très différents, l'un qui se rattache à la lignée de l'*Homo neandertalensis* du Paléolithique moyen, l'autre qui paraît se rattacher à la lignée de l'*Homo sapiens* du Paléolithique supérieur. Longtemps discutée, cette coexistence doit maintenant être considérée comme certaine. Les documents anthropologiques et stratigraphiques en ont apporté la preuve définitive ».

Par conséquent, Boule et Vallois sont partisans de la coexistence d'*Homo sapiens* et d'*Homo neandertalensis*. Boule et Vallois décrivent ensuite les hommes qu'ils ont proposés d'appeler Prénéanderthaliens et ceux qu'ils appellent *Présapiens*.

« L'étude des quelques représentants du premier groupe, auquel nous avons donné le nom de Prénéanderthaliens, nous a d'abord montré que, si ceux-ci sont plus primitifs que l'Homme de Néanderthal par l'ensemble de leurs caractères, ils en diffèrent par d'autres caractères qui les rapprochent de l'*Homo sapiens*. Un tel fait serait inexplicable si l'Homme de Néanderthal était, comme on l'a cru longtemps et comme le pensent encore aujourd'hui certains anthropologistes, une forme intermédiaire entre les représentants les plus archaïques de l'humanité et les Hommes actuels. Mais nous verrons, dans le chapitre suivant, que l'Homme de Néanderthal n'est, dans notre histoire, qu'une fin de rameau. C'est une branche latérale qui atteint un degré de spécialisation très marqué, puis disparaît. Ce n'est pas de lui qu'est né l'*Homo sapiens*. Il n'est donc pas étonnant que les caractères de spécialisation qu'on y observe fassent défaut ou du moins soient encore très peu développés chez ses prédécesseurs, qui, par là, se trouvent être moins éloignés que lui des branches non néanderthaliennes de l'humanité ». Par conséquent, pour Boule et Vallois, les néanderthaliens ne sont pas nos ancêtres mais un rameau éteint.

L'étude des Présapiens est particulièrement importante, puisque la question de l'existence même de ce groupe, qui ne s'était posée pour la première fois d'une façon scientifique qu'avec la découverte de Piltdown et avait pendant plus de trente ans soulevé d'âpres controverses, n'a été définitivement résolue que tout dernièrement, après la trouvaille, dans des conditions stratigraphiques qui ne laissent prise à aucun doute, des Hommes de Fontéchevade. Le terme de Présapiens, que nous avons, faute de mieux, employé pour désigner ce groupe, indique ses relations morphologiques incontestables avec l'*Homo sapiens*. La forme générale de la boîte osseuse et la présence d'un front droit dépourvu de visière sus-orbitaire constituent, à cet égard, des caractères de premier ordre et qui marquent une différence radicale d'avec les Hommes de Néanderthal ou leurs prédécesseurs. Le peu que nous connaissons de ce type nous montre qu'il n'était cependant pas identique aux Hommes actuels, qu'il présentait au moins certaines dispositions spéciales: très grande épaisseur du crâne, élargissement de l'occipital, peut-être une certaine platycéphalie. Les caractères extrêmement primitifs de la mandibule de Piltdown doivent aussi être notés. Nous ignorons absolument s'ils étaient partagés par les autres formes.

On comprend que, dans ces conditions, nous ne puissions encore dire jusqu'à quel point le terme Présapiens, morphologiquement valable, indique qu'il y ait eu en plus continuité réelle du point de vue évolutif. Entre les Présapiens que nous venons d'étudier, et qui datent du Pléistocène inférieur, et les premiers *Homo sapiens* que nous verrons apparaître au début du Pléistocène supérieur, il y a l'énorme durée qui correspond au Pléistocène moyen. Or pendant toute cette période, et en Europe du moins, nous ne rencontrons que l'Homme de Néanderthal. Tant que les documents ne seront pas plus nombreux, tant que nous ne connaîtrons pas mieux ce qui s'est passé durant toute cette époque dans les régions qui touchent à notre continent, il est plus prudent de s'abstenir d'hypothèses prématurées ; il faut rester sur la réserve ».

Pour Boule et Vallois, le fait essentiel est que, dès les premières phases du quaternaire, et même en laissant de côté les Préhominiens, les Hommes proprement dits de nos pays étaient déjà diversifiés. L'évolution de l'homme a donc été beaucoup plus complexe qu'on ne le croyait auparavant. Elle n'a pas suivi une seule ligne, mais au moins deux, et peut-être plus.

Boule et Vallois affirment la coexistence d'*Homo Neandertalensis* et d'*Homo sapiens*. Quant au crâne de Piltdown, nous savons maintenant que c'est un faux.

Les conclusions générales de Boule et Vallois (1952) situent bien l'état des connaissances sur l'origine de l'Homme à cette époque : « Jusque vers la fin du siècle dernier, les naturalistes philosophes, que préoccupait le mystère des origines humaines, ne pouvaient guère s'appuyer sur l'étude des fossiles. Les documents de ce genre étaient trop rares et trop incomplets : quelques débris de Singes bien voisins des espèces actuelles ; un plus grand nombre de restes humains ne dévoilant pas de différences importantes avec les Hommes actuels et seulement une calotte crânienne, offrant, il est vrai, quelques caractères pithécoïdes, mais doublement discutée dans son antiquité et dans sa nature, normale pour les uns, pathologique pour les autres ».

Boule et Vallois (1952) évoquent les Australopithèques qui, pour eux, ne sont pas nos ancêtres.

« Dans cet ensemble, certaines formes, tant en Afrique qu'en Asie se signalent par quelques traits particuliers qui les ont fait rapprocher des Hominiens. Mais la ressemblance devient brusquement très grande quand on passe aux Australopithèques de l'Afrique du Sud, possesseurs d'un caractère que l'on avait toujours considéré jusqu'ici comme absolument propre à l'Homme : la station verticale. N'était l'âge géologique probablement récent de ces Primates, on pourrait les placer sur notre ascendance directe. On voit que, malgré le nombre encore relativement restreint des Anthropoïdes fossiles que nous connaissons, malgré leur état extrêmement fragmentaire, un ensemble de relations a pu être établi. Si nous ne connaissons pas ceux qui sont à la souche même de notre famille, du moins constatons-nous chez certaines formes fossiles une tendance indiscutable vers la morphologie humaine, tendance qui, dans un groupe, aboutit presque à nous, et cette constatation est d'un très haut intérêt ».

Pour Boule et Vallois, il y a eu plusieurs espèces d'*Homo*, au moins deux ou trois types d'Hominiens fossiles qui, par leurs caractères ostéologiques se placent nettement au-dessous des types actuels et présentent un ensemble de traits morphologiques par lesquels ils s'éloignent moins des Singes que le bloc des Hommes actuels. Ce sont : d'abord l'*Homo Heidelbergensis*, qui remonte à l'aurore des temps quaternaires. Sa mandibule, le seul débris que nous en connaissions, présente un étonnant mélange de caractères humains et de caractères simiens. Si, de cette mâchoire, on n'avait trouvé que les dents, on n'eût pas manqué de les attribuer à un Homme ne différant par aucun caractère important de certaines races de l'*Homo sapiens*. Si, par un accident quelconque, la mandibule avait été privée de ses dents, on n'eût pas hésité à en faire le type d'un genre nouveau de Singe anthropoïde. Cet exemple de la

mise en défaut de la fameuse loi de corrélation des caractères de Cuvier, est particulièrement instructif, puisqu'il a trait à un document paléontologique réalisant l'intermédiaire en quelque sorte idéal d'une structure de Singe à une structure humaine. Malheureusement ceci ne s'applique qu'à une très petite fraction du squelette. Le jour où l'on découvrira un crâne complet ou des os des membres, les paléontologistes seront appelés à faire des constatations du plus haut intérêt et peut-être tout à fait imprévues. Ensuite l'*Homo* (ou *Eoanthropus*) *Dawsoni*^{*}, et surtout l'*Homo Neandertalensis*, peut-être « descendu de l'Homme d'Heidelberg, peut-être issu d'une forme inconnue et encore plus archaïque.

Aujourd'hui, sans parler des genres nouveaux formés par les Préhominiens, Pithécanthrope et Sinanthrope, deux autres genres encore ont été proposés, celui de l'*Eoanthropus* pour l'Homme de Piltdown, et celui du *Palaeanthropus* pour la mâchoire d'Heidelberg ; le type de Néanderthal représenterait, aux yeux de plusieurs naturalistes, un troisième genre. Cette conception n'est généralement pas admise. Il serait cependant difficile de nier qu'il y ait eu plusieurs espèces d'*Homo* et que les *Homo Heidelbergensis*, *Neandertalensis* et *Dawsoni* ne doivent être placés à part du bloc des *Homo sapiens* fossiles ou actuels ». Le fait qu'*Homo Dawsoni* est un faux n'enlève rien à la conclusion de Boule et Vallois qui disent que : « Cette conclusion ne saurait surprendre les naturalistes qui, partisans de la théorie de l'évolution, ne peuvent se refuser à l'appliquer à tous les êtres actuels, à l'Homme aussi bien qu'à ses voisins les Singes et aux autres Mammifères. Mais il ne s'agit pas ici de théorie. Ce sont les faits qui ont une valeur démonstrative. La Paléontologie nous met en présence de données matérielles nouvelles pour l'histoire naturelle du groupe zoologique humain et ces données nous montrent clairement que l'évolution de ce groupe s'est faite de la même manière que l'évolution des autres groupes de Mammifères ».

Boule et Vallois (1952) exposent ensuite leurs convictions de polygénistes.

« Les origines humaines doivent être reculées dans un passé géologique beaucoup plus lointain qu'on ne l'a longtemps supposé. La Paléontologie générale nous le suggère, car le problème des origines des diverses formes de vie est bien plus souvent reculé que résolu. La Paléontologie humaine nous apprend en outre que, dès le Pléistocène inférieur, il existait d'autres types humains que ceux d'Heidelberg et de Néanderthal et que ces types se rapprochaient déjà singulièrement de l'*Homo sapiens*. Ces fossiles représentent peut-être les ancêtres directs des Hommes actuels; ils forment, dès ces temps reculés, un rameau particulier, depuis longtemps distinct du rameau dont l'*Homo Néanderthalensis* européen représente l'extrémité aujourd'hui desséchée.

Le fait que l'*Homo Neandertalensis* a existé concurremment avec des ancêtres de certains *Homo sapiens*, et cet autre fait qu'en Europe au moins il s'est éteint sans laisser de postérité, sont d'accord avec ce qui tend à devenir une loi paléontologique, à savoir que le développement des êtres ne s'est pas accompli aussi simplement qu'on avait pu le croire aux débuts de la science ; que les séries unilinéaires nous apparaissent comme de plus en plus rares ; que, si elles existent, il est extrêmement difficile de les retrouver ou de les poursuivre très longtemps.

Chaque groupement d'êtres voisins les uns des autres par l'ensemble de leurs caractères morphologiques, groupement familial, ou générique, ou spécifique, peut être comparé à un arbre ou à un buisson plus ou moins touffu, et dont chaque branche, rameau ou ramuscule, représente soit un genre, soit une espèce, soit une race. Le développement de chacune de ces divisions a été plus ou moins vigoureux ; sa durée a été plus ou moins longue. Les formes actuelles ne sont que les épanouissements, les dernières floraisons de quelques rameaux terminaux dont le

^{*} L'homme de Piltdown

plus grand nombre sont morts et devenus fossiles.

Le groupe humain n'a pas fait exception. Il a dû se diviser de bonne heure en plusieurs branches, celles-ci en rameaux et ces derniers en ramuscules. Si nous parlions en polygénistes, nous dirions que certains de ces rameaux ou de ces ramuscules sont arrivés jusqu'à l'époque actuelle ; parlant en monogénistes, nous dirions que le bloc de *Homo sapiens*, avec ses diverses races, ne forme qu'un seul rameau. Mais ce que nous ne savions pas, il y a quelques années, et ce que nous a appris depuis la Paléontologie humaine, c'est qu'à côté de ces rameaux encore vigoureux et pleins de sève, la branche humaine a émis autrefois des rameaux aujourd'hui desséchés, et dont nous commençons à retrouver les floraisons fossilisées au sein des couches géologiques.

La souche originelle des Hominidés doit ainsi plonger ses racines dans un passé beaucoup plus ancien qu'on ne l'avait supposé à priori, et il n'est pas douteux qu'un être déjà en possession de certains des attributs physiques, sinon psychiques, de notre famille existait quelque part pendant le Pliocène. Mais cet être méritait-il déjà le nom d'Homme ? Et avons-nous le droit de parler d'un « Homme tertiaire » ? Nous avons vu qu'aucune des découvertes matérielles invoquées à l'appui de l'existence d'un tel Homme n'est démonstrative, et qu'il est d'ailleurs le plus souvent pratiquement impossible de distinguer les pierres éclatées, taillées, « retouchées » par des actions purement physiques, de certains produits d'un travail intentionnel rudimentaire. Nous avons vu également qu'aucune trouvaille ostéologique effectuée dans un milieu prétendu tertiaire n'a su résister à la critique, et sur ce point il faut reconnaître que tout le monde est à peu près d'accord. En pareille matière, l'évidence doit être éclatante. Or, jusqu'à ce jour, aucune démonstration solide de l'existence d'un être humain dans nos pays avant l'aurore des temps quaternaires n'a pu être fournie. On peut douter qu'elle le soit jamais. ». Ainsi, pour Boule et Vallois, l'Homme est apparu au quaternaire.

Boule et Vallois (1952) proposent alors un diagramme figurant les diverses hypothèses émises sur l'origine "généalogique" de l'Homme (Figure 44):

« Plusieurs naturalistes ont donné, dans ces derniers temps, des "arbres généalogiques" des Primates actuels ou fossiles, d'après leurs relations morphologiques et chronologiques. Nous citerons particulièrement les essais de Gregory, de Keith, de Pilgrim, d'Abel, de Le Gros Clark, de Schultz, d'Hooton, de R. Gates. La comparaison de leurs graphiques est bien faite pour augmenter, si possible, notre réserve, car il y a, entre ces divers graphiques des différences considérables, parfois capitales. Le groupe des Hominiens s'y présente avec des rapports si divers qu'on arrive à se demander si le plus sage n'est pas de conclure que ce groupe est encore "en l'air", que nous ne connaissons pas exactement le point d'insertion de la branche humaine sur les branches ou les tiges voisines. Autant d'auteurs, autant d'hypothèses.

La grande majorité des naturalistes, avec Gaudry, Dubois, Schlosser, Schwalbe, Osborn, Pilgrim, Weinert, Abel, Elliot Smith, Arambourg, Keith, Gregory, Schultz, etc., veulent rattacher étroitement les Hommes aux Anthropomorphes, l'ensemble formant une branche commune, distincte depuis longtemps de la branche voisine des Singes à queue (Fig. 44 H). On sait que Darwin, Haeckel avaient considéré le groupe humain comme représentant une branche autonome, détachée de bonne heure de la branche maîtresse des Catarrhiniens (H'). Carl Vogt, Ameghino, Aëby, Sera préfèrent le souder à la branche plus ancienne des Platyrrhiniens (H''). Cope voulait descendre encore plus bas, jusqu'aux plus anciens des Primates, les Lémuriens (H''') et les anatomistes Hubrecht et Wood Jones n'hésitent pas à considérer le curieux Tarsier comme l'animal actuel le plus voisin de l'Homme.

Chacune de ces hypothèses a été soutenue par de bons arguments, parce que ces arguments s'appuient sur des traits morphologiques généralisés, plus ou moins communs, et qui font de

l'ensemble des Primates une grande unité. Suivant qu'on donne la prééminence à tel ou tel de ces caractères, on est conduit à faire tel ou tel rapprochement. ».

Ce diagramme de Boule et Vallois est un résumé très clair des nombreuses hypothèses émises à cette époque, à la fin de la première moitié du XX^e siècle sur l'origine des hommes actuels.

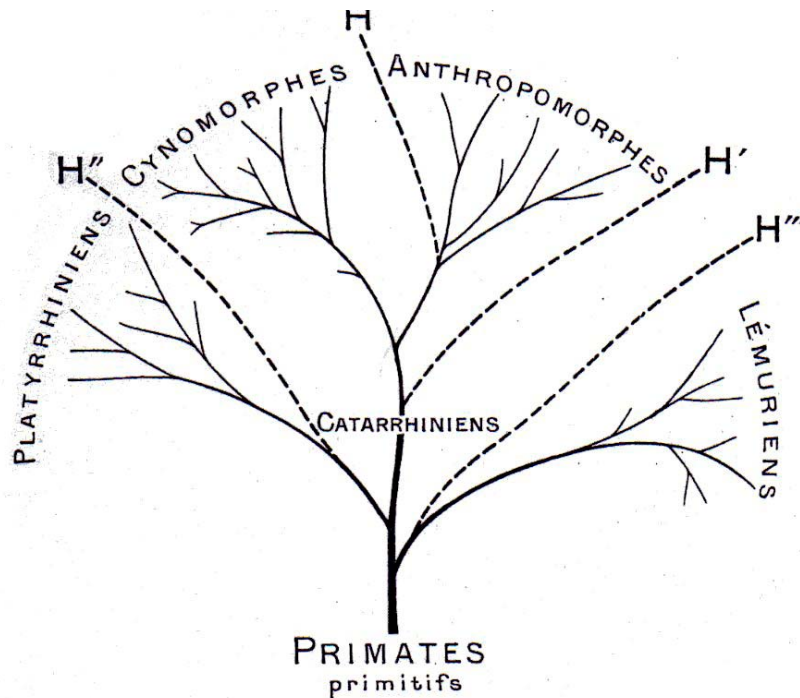


Fig. 44 - Diagramme figurant les diverses hypothèses sur les rapports généalogiques des Hominiens avec les autres groupes de Primates.

En 1935, Vallois reconnaissait seulement deux troncs évolutifs polymorphiques évoluant en parallèle durant le Pléistocène. Dans l'un, appelé *Homo neanderthalensis*, il inclut les Néanderthals d'Europe, l'homme de Galilée (Palestine), l'homme de Rhodésie et les nouvelles découvertes de Java (*Homo soloensis* ou Javanthropus). Dans l'autre, appelé *Homo sapiens*, Vallois inclut l'homme de Piltdown et les fossiles du Kenya (Kanam et Kanjera).

Plus tard, autour de 1950, Vallois reconnaît non pas deux mais trois troncs évolutifs d'hominidés évoluant en parallèle durant le Pléistocène (Vallois, 1949, 1950 ; Boule et Vallois, 1952). Le troisième tronc est représenté au Pléistocène moyen et inférieur par les formes variées de type *Pithecanthropus* (*P. erectus*, *P. robustus*, *Meganthropus* et *Sinanthropus*) et le type de Solo. Selon Vallois, toutes ces formes d'hominidés passèrent par une radiation adaptative qui résultait dans de nombreuses extinctions, à l'exception, peut être, de l'homme de Solo. Dans la seconde branche, à l'homme de Piltdown du Pléistocène inférieur, il ajoute les fossiles de Fontéchevade et de Swanscombe du Pléistocène moyen.

Selon Vallois, les stades unilinéaires par lesquels l'espèce humaine serait censée être passée (préhominiés, néanderthal, et *Homo sapiens*) sont, en réalité, différentes portions de plusieurs lignées évoluant en parallèle durant le Pléistocène. « La famille des Hominidae

produisit rapidement, sans aucun doute, plusieurs phyla qui évoluèrent en parallèle, donnant des branches dont certaines devinrent éteintes, plus ou moins rapidement....Plusieurs d'entre elles contribuèrent peut-être à la formation d'*Homo sapiens*, dont les races, par conséquent, auraient une origine plus ancienne qu'il est généralement supposé ».

Vallois (1955, 1956, 1961) dit maintenant que tous les hominoïdés, y compris l'homme, naissent à l'Oligocène inférieur et d'une créature primitive arboricole ressemblant au gibbon, comme *Propliopithecus*, qui n'était pas encore trop engagée dans un mode de locomotion par brachiation. De cette source commune, la lignée gibbon évolue par *Limnopithecus* et *Pliopithecus* alors que les grands singes et les humains surgirent plus tard, chacun individuellement d'un ancêtre commun non spécialisé, ressemblant à Proconsul, à l'Oligocène supérieur ou au Miocène inférieur. Les grands singes passèrent graduellement par un processus de spécialisation et ils développèrent de longs bras pour la brachiation, de grandes dents antérieures, de grandes canines et une face projetée en avant. D'un autre côté, la lignée humaine ne s'engagea pas dans cette spécialisation mais conserva son aspect, réduisit ses canines et sa face, développa de longues jambes et un gros cerveau. Les dryopithécines sont une lignée éteinte n'ayant pas contribué à la lignée humaine bien que *Sivapithecus* et *Ramapithecus* aient quelques traits humains. Pour Vallois, les singes africains, le chimpanzé et le gorille sont les apparentés les plus proches de l'homme. Vallois est incapable de situer exactement le berceau de l'humanité, mais il pense qu'il est situé dans les terres africaines ou asiatiques qui entourent l'Océan Indien.

Ainsi, Vallois proposa deux modifications à sa conception d'avant 1950, d'une phylogénie humaine reconnaissant plusieurs lignées d'hominidés évoluant en parallèle au Pléistocène, l'une consistant en des individus ressemblant mais pas identiques aux humains modernes, l'autre en des formes plus primitives. La première modification est de situer maintenant la lignée ressemblant à des hommes modernes qu'il appelle maintenant *Presapiens* – au Pléistocène moyen au lieu du Pléistocène inférieur -, ceci après une datation plus récente de l'homme de Piltdown (Vallois 1952). Après la découverte de la fraude, Vallois (1954, 1955) base son hypothèse *Presapiens* sur les fossiles de Swanscombe et de Fontéchevade.

La seconde modification de Vallois (1952, 1955) est qu'il n'est plus aussi explicite que par le passé dans sa conception que quelques lignées primitives d'hominidés aient pu donner naissance à des races humaines modernes, d'où il va considérer l'homme de Solo comme un pithécanthrope évolué plutôt que comme un Néanderthalien d'Asie. Ceci augmente la distance entre l'homme de Solo et les hommes actuels et lui permet aussi de placer les pré-néanderthaliens exclusivement sur la lignée menant aux Néanderthaliens spécialisés et non plus à l'origine à la fois des lignées menant aux Néanderthaliens et à quelques hommes actuels. Les lignées évolutionnistes parallèles d'hominidés que Vallois (1955) reconnaît durant le Pléistocène dérivent d'une source unique et commune. Il identifie au moins quatre telles lignées. Pour lui, en Europe, les Néanderthaliens classiques ou *Homo neanderthalensis*, ont été supplantés par *Homo sapiens*, les descendants de la lignée *Presapiens*, mais il n'est pas impossible qu'il y ait eu une certaine interfécondité entre ces deux groupes. S'il n'y a qu'une lignée de *Presapiens* en Europe, celle menant à *Homo sapiens* (l'homme Aurignacien), d'autres lignées ont pu donner naissance à *Homo sapiens* en Asie, et en Afrique. En 1962, Vallois dit : « notre arbre généalogique ne doit pas être comparé à un peuplier qui croît en une seule poussée.... Mais plutôt à un buisson qui s'étend en des branches latérales, beaucoup d'entre elles mourront, d'autres se divisent, avec peu qui atteindront une pleine croissance. Nous ne savons pas si la totalité des races vivant aujourd'hui dérivent d'une seule ou de plusieurs branches, mais il n'y a pas de doute que la première apparition du type que nous appelons *Homo sapiens*, est plus âgée que nous ne

l'imaginions auparavant ». Vallois, nous l'avons vu, place cette apparition au Pléistocène moyen.

c) GENET VARCIN Emilienne (1912-2005)

La classification des hominiens est discutée dans les années 1939 à 1968 comme le rapporte Genet-Varcin (1969) :

« Weidenreich, qui laissait les Australopithèques parmi les Anthropoïdes, a établi trois étapes morphologiques dans l'ensemble des Hominiens fossiles: *Archanthropinae*, *Paleoanthropinae*, *Neoanthropinae*, ayant donc le rang de sous-familles; aujourd'hui que les Australopithèques sont universellement reconnus comme hominiens, c'est quatre étapes qu'il faut distinguer dans l'évolution des Hominidés :

- les Australopithèques (Australopithèque, Plésianthrope, Paranthrope, Zinjanthrope, etc.)
- les Archanthropiens (Pithécanthrope, Sinanthrope, Atlanthrope, Homme chelléen d'Oldoway, etc)
- les Paléanthropiens (Homme de Néanderthal et alliés)
- les Néanthropiens (*Homo s. sapiens*, moderne et fossile).

Toutefois, dès 1939, Weidenreich était enclin à placer les Archanthropiens dans le genre *Homo*, ce que fait Mayr (1950) qui y ajoute les Australopithèques :

- H. transvaalensis* (Australopithèques)
- H. erectus* (Archanthropiens)
- H. sapiens* (Paléanthropiens et Néanthropiens).

En 1963, Mayr tend à séparer le genre *Australopithecus* du genre *Homo*; en 1966, Buettner-Janusch remarque que si *Australopithecus* fait partie du genre *Homo*, son nom correct doit être *Homo africanus*; enfin, Robinson associe l'Australopithèque gracile (*Australopithecus, s. s.*) au genre *Homo*, mais laisse la forme robuste dans un genre indépendant, *Paranthropus* ».

Genet-Varcin pense que la classification de Campbell (1963) paraît la plus proche des réalités; il place tous les Australopithèques dans un seul genre, *Australopithecus*, et réunit tous les autres Hominiens fossiles dans le genre *Homo*, avec nuance subsppécifique; il propose la classification suivante :

- Famille : *Hominidae*;
Genre : *Australopithecus*;
Espèce : *A. africanus*; *A. robustus*
- Genre : *Homo*
Espèce : *Homo erectus*;
Sous-espèce : *H. erectus erectus* (Pithécanthrope)
H. erectus pekinensis (Sinanthrope)
- Espèce : *Homo sapiens*
Sous-espèce : *H. sapiens steinheimensis*
H. sapiens neanderthalensis;
H. sapiens soloensis
H. sapiens rhodesiensis
H. sapiens sapiens.

Selon Genet-Varcin (1969) : « Une telle classification, quoique incomplète, est à retenir parce qu'elle a l'avantage de supprimer les incompatibilités génétiques entre Paléanthropiens et Néanthropiens puisque les deux *taxa* appartiennent à la même espèce, *Homo sapiens*; mais elle les laisse subsister au niveau des Australopithèques et des Archanthropiens. Que savons-nous de telles incompatibilités? A supposer les conditions chronologiques et géographiques résolues, elles n'ont peut-être existé qu'entre les formes très spécialisées de ces différentes nappes, lorsque les populations correspondantes étaient sur le point de s'éteindre. C'est précisément à ces formes spécialisées que nous attribuons un nom spécifique et nous les considérons comme chef de file de populations ayant avec elles des affinités morphologiques plus ou moins variées. Nous aboutissons alors au classement suivant :

Australopithèques	Genre	— <i>Australopithecus</i> DART, 1925
		— <i>A. africanus</i> DART, 1925 (Plésianthrope, « <i>Homo habilis</i> »)
		— <i>A. robustus</i> (BROOM, 1938) (Paranthrope, Méganthrope, Zinjanthrope,
Archanthropiens	Genre	— <i>Homo</i> LINNÉ, 1758
		— <i>H. erectus</i> (DUBOIS, 1892) (Pithécantrope, Sinanthrope Atlanthrope, Télanthrope, Tchadanthrope, Homme chelléen d'Oldoway
Paléanthropiens		— <i>H. sapiens neanderthalensis</i> (KING, 1864) (Mauer, Steinheim, Swanscombe, Ehringsdorf, Néanderthal, La Chapelle-aux-Saints et tous les Néanderthaliens classiques, Saccopastore, Broken Hill, Ngandong, Néanderthaloïdes de Palestine, etc.
Néanthropiens		— <i>H. sapiens sapiens</i> LINNÉ, 1758 (Combe-Capelle, Cro-Magnon, Grimaldi, Chancelade, Obercassel, etc., Homme moderne)

Genet-Varcin propose que quatre étapes d'Hominiens fossiles se succèdent au cours du Quaternaire et elle les représente sur la figure 45.

Voici comment elle les décrit et les situe :

« Les Australopithèques ont vécu pendant le Pléistocène inférieur; ils sont bipèdes et de petite taille; le volume de leur cerveau est de l'ordre de 500 cc; les mâchoires sont développées et le squelette post-crânien érigé conserve des caractères archaïques.

Les Archanthropiens datent de la première partie du Pléistocène moyen; leur cerveau est plus volumineux, environ 1000 cc ; leur face est toujours développée mais leur squelette, de taille normale, paraît tout à fait humain.

Les Paléanthropiens apparaissent dans le Pléistocène moyen et achèvent leur existence dans la première partie du Pléistocène supérieur (Würm ancien); ils ont un grand cerveau, souvent de l'ordre de 1500 cc., leur face est particulière, volumineuse avec malaire oblique, le squelette post-crânien est de taille variable selon les groupes.

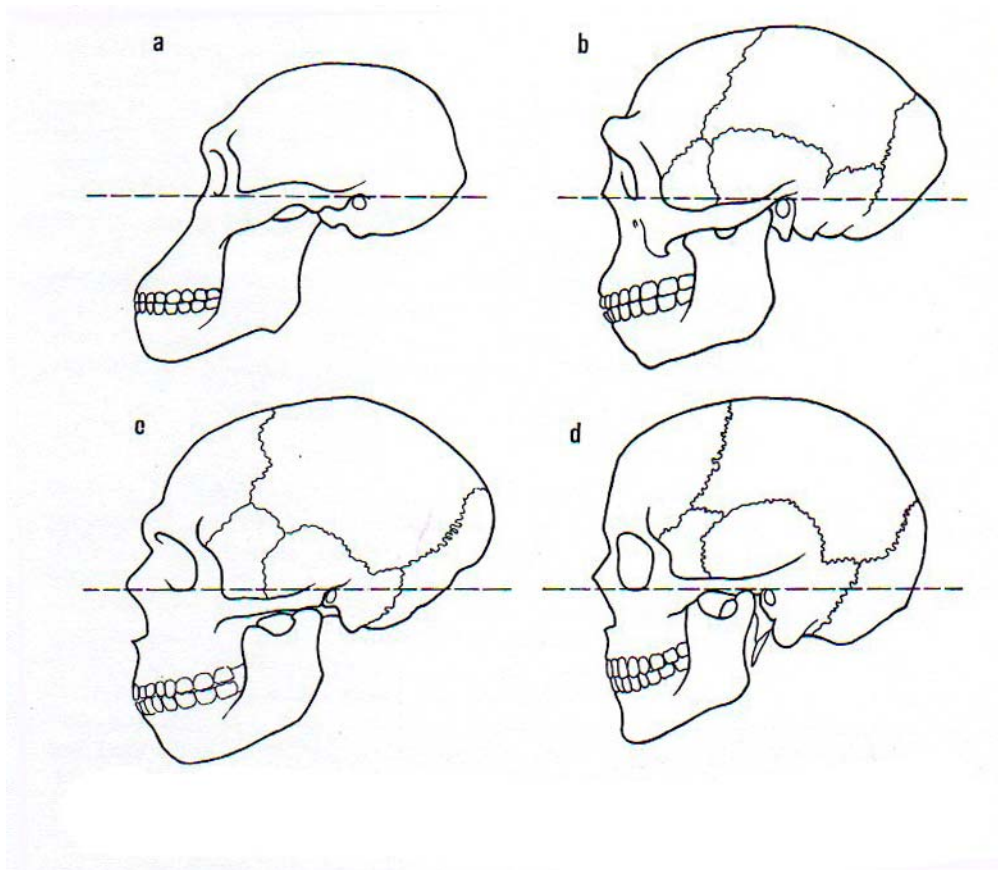


Fig. 45. les quatre étapes morphologiques chez les Hominidés du Quaternaire ; profil crânien a) d'un Australopithèque ; b) d'un Archanthropien ; c) d'un Paléanthropien ; d) d'un Néanthropien (tous orientés suivant le plan porio-orbitaire)

Les Néanthropiens fossiles apparaissent soudainement dans la seconde partie du Pléistocène supérieur (Würm récent); leur cerveau est, en général, de volume plus modéré que celui des Paléanthropiens, de l'ordre de 1300 cc mais il peut aussi lui être égal surtout au Paléolithique supérieur; toutefois leur crâne est d'architecture différente et moderne. Avec la fin des temps würmiens, s'achève l'existence des hommes fossiles proprement dits, ceux du Mésolithique et du Néolithique ayant des affinités marquées avec les Hommes actuels ».

Après avoir situé l'arrivée de l'homme moderne dans la seconde partie du Pléistocène supérieur, Genet-Varcin s'efforce de préciser son lieu d'origine.

« Il est difficile de préciser le lieu d'origine des premiers Hominidés. Selon les découvertes faites dans le passé, le berceau de l'humanité a varié du sud-est de l'Asie à l'Afrique du Sud, puis à l'Afrique orientale. C'est l'Égypte, dans la région du Fayoum..., le Kenya dans la région des Grands Lacs...qui ont actuellement la faveur; mais l'Europe ne peut être exclue dans les supputations actuelles; les fouilles des chercheurs français font connaître l'existence d'industries très primitives dans les sédiments de grottes dont le remplissage n'a pas été lessivé par les phénomènes climatiques ultérieurs (grotte du Vallonnet, datée du début du Donau. ... grotte de l'Escale, du Günz II selon Bourdier ou du Mindel selon Bonifay dans laquelle apparaissent les plus anciennes traces de foyers en France. Selon F. Bourdier, le polyèdre de St-Vallier (Donau), celui de la forêt de Sénart près de Paris (Günz), le frontal de cervidé de St-Prest porteur d'incisions circulaires (Günz), les " bifaces difformes " des hautes terrasses des environs d'Amiens (Günz-Mindel et Mindel I) laissaient présager l'existence d'un artisan que les découvertes récentes de H. de Lumley (1967) dans des terrasses du Roussillon (Donau et Günz), de A. Tavoso (1969) dans les terrasses alluviales du Fresquel, affluent de l'Aude (de même âge) et celles de Méroc ou de H. Alimen (1964) dans les hauts niveaux

fluvio-glaciaires pyrénéens sont venues confirmer. Si l'Afrique « fait figure de favori,... l'Asie ou même l'Europe... n'ont pas dit leur dernier mot»... Seule paraît jusqu'ici certaine l'absence du continent américain dans la genèse de l'humanité...».

Comme on le constate, à cette époque, 1969, la seule certitude que l'on ait est que le berceau de l'humanité ne se situe pas dans le continent américain.

Genet-Varcin parle des difficultés des datations, ce qu'elle appelle le problème chronologique :

« Pour situer les découvertes fossiles du Quaternaire, on utilise une chronologie relative qui repose sur des phénomènes climatiques; dans la majeure partie de l'Europe, ce sont des phénomènes glaciaires (glaciations de Donau, Günz, Mindel, Riss et Würm) séparés par des périodes de rémission du froid (phases interglaciaires entre ces glaciations, phases interstadias au cours d'une même glaciation); en Afrique, aux périodes froides d'Europe correspondent grosso modo des périodes pluviales.... Des essais de datation absolue par des méthodes physico-chimiques permettent de chiffrer avec approximation les étapes de cette ère (désintégration du Carbone 14 en Carbone 12, du Potassium 40 en Argon 40). Un chiffre de près de deux millions d'années a été avancé pour les sédiments de la région d'Oldoway (Kénya), de deux à trois millions d'années pour du proto-villafranchien du Massif central (les Etouaires), de près de quatre millions d'années pour des faunes quaternaires de la vallée de l'Omo (Abyssinie) ».

Genet-Varcin (1969) considère qu'*Australopithecus* constitue un seul genre divisé en deux espèces, la gracile *A. africanus* et la robuste *A. robustus* :

« **-A. africanus** regroupe : *A. africanus* DART, 1925 (Taung); *Plesianthropus transvaalensis* BROOM, 1936 (Sterkfontein); *A. prometheus* DART, 1948 (Makapan); *Meganthropus africanus* WEINERT, 1950 (Garusi) ; *Homo habilis* LEAKEY, TOBIAS, NAPIER, 1964 (Oldoway).

-A. robustus regroupe : *Paranthropus robustus* BROOM, 1938 (Kromdraai); *Meganthropus palaeojavanicus* VON KOENIGSWALD, 1942 (San Giran); *Paranthropus crassidens* BROOM et ROBINSON, 1949 (Swartkrans); *Zinjanthropus boisei* LEAKEY, 1959 (Oldoway); *Paraustralopithecus aethiopicus*, ARAMBOURG et COPPENS, 1967 (Omo) ».

Ainsi, Genet-Varcin considère qu'*Homo habilis* est un australopithèque. Elle décrit ensuite *A. africanus* et *A. robustus*.

Elle regroupe en un seul genre les australopithèques, les paranthropithèques et *Homo habilis*.

Madame Genet-Varcin (1969) décrit ainsi dans son ouvrage la découverte des Archanthropiens, c'est-à-dire d'*Homo erectus* : « A la fin du siècle dernier, les idées transformistes d'Ernst Haeckel avaient amené un jeune médecin hollandais, Eugène Dubois, à demander sa nomination aux Indes néerlandaises; il pensait que cette région soustraite aux glaciations quaternaires avait pu être favorable à la conservation du "chaînon manquant" postulé à l'époque entre hommes et singes et qu'Haeckel avait nommé Pithécantrophe avant même qu'il soit découvert.

A Sumatra, E. Dubois apprend en 1889 qu'un crâne humain fossilisé (il s'agissait du crâne proto-australopithèque de Wadjack) venait d'être découvert à Java; il s'y rend pour participer aux fouilles et, dès 1890, met au jour dans le centre de l'île, à Kedung Brubus, un fragment de mandibule; en octobre 1891, à Trinil, d'une terrasse de la rivière Solo, la calotte crânienne qui répondait à son attente et qu'il nomme alors *Anthropopithecus* et un premier fémur aux

caractères humains, d'où le nom d'*Anthropopithecus erectus* qu'il change en 1894 pour celui de *Pithecanthropus erectus* (Pithécanthrope I).

Tandis que de Java, nulle autre découverte n'est connue avant 1936 en dépit des recherches de l'expédition géologique Selenka en 1906-1908, en Chine, un savant allemand, Haberer, remarque, parmi les fameux «os de dragon» de la pharmacopée chinoise, une dent qu'il envoie à Munich et dont Max Schlosser publie l'étude en 1903; c'est la première dent de Sinanthrope qui ne fut reconnue comme telle que plus tard par F. Weidenreich. A partir de 1921, d'autres dents et surtout de 1928 à 1937, dans la localité de Choukoutien (ou Chou Gate Inn) située à 42 km au sud-ouest de Pékin, les restes de 45 individus sont découverts. Le fossile de Chine fut nommé par D. Black en 1927 *Sinanthropus pekinensis*.

En 1936, Java redevient le centre des découvertes; dans l'est de l'île, un crâne d'enfant est mis au jour à Modjokerto (*Homo modjokertensis*) tandis qu'à partir de cette même année des fouilles entreprises sous la direction du paléontologiste hollandais Von Koenigswald au dôme de San Giran apportent de nouveaux crânes de Pithécanthropes (P. II et III) : le dernier crâne découvert à ce moment (P. IV ou *robustus*) provient d'un niveau plus ancien.

Les Archanthropiens semblaient jusque là localisés à l'Extrême-Orient... Les découvertes de C. Arambourg et R. Hoffstetter, en 1954, vinrent confirmer l'extension à l'Afrique des Archanthropiens : trois mandibules, un pariétal, des dents d'un être nommé par ses inventeurs *Atlanthropus mauritanicus* furent mis au jour à Ternifine, province d'Oran.

En 1960, Leakey fait à son tour connaître l'existence des Archanthropiens en Afrique orientale; c'est l'Homme du Chelléen III d'Oldoway, ou Hominidé 9... en provenance du point LLK II. En 1961, Y. Coppens découvre au Tchad, falaise d'Angamma, à 11 km au nord du puits occidental de Yayo et en surface, un fragment crânio-facial qu'il considère d'abord comme un Australopithèque puis, après étude, il y voit un Archanthropien possible.

Au cours des années récentes, l'intérêt des découvertes se fixe à nouveau sur l'Extrême-Orient. A Java, région de San Giran : dans le village de Mlandingan, une mandibule est découverte en 1960; dans le village de Tandjung, le crâne d'un jeune adulte est découvert en 1963, (c'est le sixième appartenant à un Pithécanthrope, il est dit P. V); au hameau de Putjung, un 7e crâne, d'adulte (P. VI), ainsi que plusieurs autres fragments sont mis au jour en 1965... Parallèlement, les recherches reprises en Chine font connaître la découverte, dès 1949, de trois dents, en 1951 deux dents, en 1959 une mandibule de la région de Choukoutien; en 1963, une mandibule, en 1964 le crâne d'un individu féminin âgé et deux dents sont mis au jour dans le nord-est de la Chine, au pied du versant nord des monts Tsinling, à Lantian, province de Shensi (ou Chensi); la mandibule provient du village de Tchenkiawo (ou Chienchiawo), les dents et le crâne proviennent du village de Kongwanling; ces fossiles ont été nommés *Sinanthropus lantianensis* ...

Peut-être faut-il ajouter à cette liste déjà longue les restes hominiens mis au jour fortuitement en 1959 au Tell Ubeidiya, en Israël

Enfin, le problème est posé de savoir si les Archanthropiens ont vécu en Europe. La tendance actuelle serait de leur rattacher la mâchoire de Mauer (Allemagne) en raison de son âge géologique;- nous verrons que des caractères anatomiques importants ne paraissent pas devoir confirmer cette appartenance ».

Mme Genet-Varcin décrit ensuite les autres restes humains fragmentaires qui ont été mis au jour à Vértesszöllös (Hongrie), et les nombreux gisements d'Europe connus aujourd'hui par les industries à caractère archaïque qu'ils renferment, de Mlazice et de Sedlec au nord de Prague, de Torralba et Ambrona en Espagne. Mais elle pense qu'il devait s'agir d'une nappe humaine autre que celle des Archanthropiens africains ou asiatiques.

Par conséquent, pour Genet-Varcin, *Homo erectus* n'aurait pas été présent en Europe et les Archanthropiens peuvent être tous regroupés sous la dénomination d'*Homo erectus*.

Genet-Varcin(1969) a longuement décrit ce qu'elle appelle les Paléanthropiens ou Néanderthaloïdes :

Elle fait tout d'abord un bref historique des Paléanthropiens ou Néanderthaloïdes et elle décrit les gisements où ils ont été retrouvés.

Genet-Varcin décrit ensuite le squelette des Néanderthaloïdes.

Ensuite Mme Genet-Varcin (1969) décrit l'apparition des Néanthropiens, notre apparition :

« A partir de l'interstadaire würmien ou début du Würm récent et, archéologiquement, avec l'apparition de la phase culturelle qui correspond au Paléolithique supérieur, un type humain nouveau, *Homo sapiens sapiens*, apparaît soudainement, avec des traits dont certains archaïques ou aujourd'hui absents, le font qualifier de fossile ».

Genet-Varcin décrit ensuite l'aspect physique d'*Homo sapiens sapiens*.

Pour Genet-Varcin (1963, 1969), les grands singes et les humains ont divergé très tôt d'un ancêtre commun, dès le Paléocène tout d'abord. Plus tard, elle suggère que cette séparation a eu lieu plus tôt, au Crétacé inférieur ou moyen (1969) en disant que les grands singes ont été soumis à leur propre voie évolutive spécifique dès l'Oligocène, comme cela peut être vu sur les restes dentaires de *Propliopithecus* et de *Aegyptopithecus* qui indiquent le début d'une spécialisation dentaire qui n'existe pas dans la lignée humaine : grandes canines et incisives et prémolaires inférieures ressemblant aux canines.

Cette branche des grands singes hominoïdes passa par une importante diversification de formes et une expansion géographique au Miocène et au Pliocène avant de décliner rapidement. Genet-Varcin voit dans *Pliopithecus*, *Epipliopithecus* et *Limnopithecus* des représentants de la radiation menant aux gibbons. Dans Proconsul du Miocène, elle voit la survenue d'un grand singe déjà en train de développer un mode de locomotion par brachiation. Alors que *Dryopithecus* était peut-être déjà plus affilié aux grands singes africains, Proconsul, *Hispanopithecus* et *Ankorapithecus* sont sûrement apparentés plus étroitement aux chimpanzés actuels, alors que *Sivapithecus* est apparenté aux orang-outans actuels. Les deux radiations menant aux gibbons et aux grands singes ont été séparées depuis le Paléocène supérieur. Genet-Varcin (1963) voyait en *Ramapithecus* un représentant de la lignée humaine mais plus tard, (1969), elle pense qu'il appartient à la radiation des grands singes hominidés, à la vue de ses restes dentaires et des mâchoires.

Genet-Varcin décrit les représentants précoces de la lignée humaine comme des créatures très généralisées. L'ascendance originelle de cette lignée est très marginale, du point de vue taxonomique et géographique, jusqu'à tardivement à l'ère tertiaire. Bien sûr, la lignée humaine n'a son apogée qu'au Pléistocène. Le seul signe tangible de cette évolution marginale à travers le long stade tertiaire est *Oreopithecus* du Miocène supérieur en Europe. Bien qu'il soit dit que *Oreopithecus* constitue seulement une branche éteinte du tronc menant à la fois aux australopithèques et aux humains actuels, ce fossile donne des indications sur un nombre de caractères morphologiques déjà présents chez l'ascendant de la lignée humaine : prémolaires ressemblant à des molaires, bassin large, tendance à la marche bipède, face non projetée en avant, absence de fortes crêtes crâniennes, cerveau relativement grand pour la période de temps géologique. Genet-Varcin croit qu'*Oreopithecus* a déjà divergé du tronc hominidé principal à l'Oligocène moyen. Elle explique les similarités entre cet humain séparé depuis longtemps et les grands singes hominoïdes (accroissement de la taille du cerveau, perte

de la queue, partie supérieure du tronc élargie, tendance vers la position érigée) par deux facteurs : l'héritage de leur ancêtre commun et l'évolution convergente.

La notion d'un ancêtre de l'homme ancien au Pléistocène inférieur ou avant, ressemblant à l'homme moderne et menant à tous les humains actuels fut progressivement abandonnée après 1960 comme le démontre par exemple l'opinion de Genet-Varcin. Cette dernière avançait (1963) que la lignée menant aux humains moderne divergeait des autres hominidés avancés et éteints tels que les pithécanthropes et les néandertaliens, respectivement à l'Oligocène inférieur et au Pliocène supérieur. Une décennie plus tard, Genet-Varcin (1969, 1979) pense que la lignée *Homo erectus* (pithécanthropes) a divergé lors du passage du Pliocène au Pléistocène, alors que la lignée Néanderthal a divergé au Pléistocène inférieur. Elle continue à promouvoir l'opinion d'une radiation hominidée évoluant d'un stade caractères généraux à un stade plus spécialisé. Elle pense maintenant que l'ancêtre était étroitement affilié à *Homo erectus* et à Néanderthal et elle voit une espèce comme *Homo habilis*, être près de cet ancêtre commun à ces hominidés avancés. Son hypothèse multilinéaire est maintenant atténuée et elle conçoit que toutes ces différentes lignées évolutives ont probablement été interfécondes, au moins jusqu'à ce qu'elles atteignent un certain niveau de spécialisation. Ceci peut aussi s'appliquer aux australopithèques maintenant, dans sa nouvelle vision de l'évolution. En fait, elle inclut maintenant dans *Homo sapiens*, des espèces comme Steinheim, les hommes de Néanderthal, de Solo et de Rhodésie.

Avec le travail de Genet-Varcin, on peut réaliser tout le chemin parcouru en 110 ans, depuis la publication, en 1859, du livre princeps de Darwin.

d) DE BONIS Louis

Il y a quelques 40 Ma, des bouleversements climatiques affectent la Terre, entraînant une baisse importante de la température avec mise en place des grandes régions climatiques actuelles. Ce froid va éliminer les primates de l'hémisphère nord. Ces derniers ne vont subsister que dans les régions tropicales où vont apparaître, au début de l'oligocène vers 35 Ma, les premiers singes modernes. Ils vont évoluer en de multiples espèces, occupant toutes les niches du sol au sommet des arbres. Ils sont végétariens mais à tendance omnivore, se nourrissant au besoin d'insectes, vivant au grand jour, en groupes sociaux.

Picq (2005) parle d'une mine de singes de l'oligocène : « On connaît plusieurs dizaines d'espèces de ces singes modernes apparus au début de l'oligocène grâce aux gisements de Fayoum en Égypte et de Taqah au sultanat d'Oman, dans la Péninsule Arabique. Ces régions désertiques et complètement inhospitalières pour des singes aujourd'hui présentent un tout autre aspect il y a 35 à 30 millions d'années. A cette époque, elles sont parcourues par les méandres de rivières au cours lent et envahie de marécages. Elles ressemblent aux mangroves de l'actuelle Asie du Sud-Ouest, ces forêts tropicales denses qui poussent les pieds dans l'eau. La luxuriance de la végétation favorise la diversification des espèces de singes. Les unes restent de très petite taille et ne pèsent que quelques centaines de grammes, mais d'autres peuvent se permettre de devenir plus corpulentes. C'est le cas, notamment du célèbre aegyptopithèque, ou singe d'Égypte ».

L'histoire de l'évolution des singes dans l'Ancien Monde entre 40 et 20 Ma n'est pas connue. Au début du Miocène, vers 20 Ma, ils se répartissent en deux groupes : les cercopithécoïdes, peu diversifiés et les hominoïdes, un groupe florissant dans les forêts d'Afrique. C'est parmi les hominoïdes que l'on trouve les ancêtres communs aux gibbons, aux gorilles, aux bonobos, aux chimpanzés actuels et à l'homme.

Picq (2005) indique qu'ils « se multiplient et se diversifient. « Au début du miocène, les températures moyennes augmentent et favorisent l'expansion des singes ou simiens en Afrique, en particulier celle des hominoïdes, qui vont former un groupe incroyablement riche. Des plus petits, qui ne pèsent que quelques kilogrammes jusqu'aux plus grands, qui dépassent cinquante kilogrammes, ces hominoïdes offrent un éventail de tailles et d'espèces qui leur permet d'occuper toutes les niches écologiques de la forêt. Les plus graciles (tel le *Micropithecus* ou "petit singe") consomment des fruits agrémentés d'insectes tandis que les plus corpulents mangent des fruits et des feuilles. Les modes de locomotion se diversifient également. Alors que les espèces de petite et moyenne tailles continuent à se déplacer à quatre pattes sur les branches, d'autres espèces de grande taille commencent à se suspendre pour se maintenir, si besoin est, en équilibre à la fois en-dessous et au-dessus des branches. Certaines, comme *Proconsul*, adoptent même des mœurs plus terrestres, mais toujours à quatre pattes. A partir du milieu du miocène, vers 16 millions d'années, les grands singes commencent à se disperser hors d'Afrique. Jusqu'à cette époque, la mer Thétys séparait l'Afrique de l'Eurasie. Mais les mouvements de la plaque arabo-africaine, qui ne cesse de dériver vers le nord, finissent par entraîner l'émergence du Moyen-Orient. L'ouverture de ce pont terrestre permet à certains grands singes hominoïdes de passer d'Afrique en Asie. A l'ouest, un phénomène comparable ouvre des passages entre l'Afrique du Nord et les grandes îles comme la Sicile et la Sardaigne ou d'autres terres, émergées à l'époque, mais actuellement sous les eaux. Au moins deux grandes lignées d'hominoïdes migrent hors d'Afrique et s'installent sur toute la frange méridionale de l'Eurasie, alors recouverte de vastes forêts ».

Toutefois, dans la deuxième moitié du siècle dernier, l'histoire des primates était écrite différemment. C'est ainsi que De Bonis (1985) décrit les primates de l'Ancien Monde du Paléocène au Miocène :

« Signalés pour la première fois dans le Crétacé terminal d'Amérique du Nord, c'est sur ce continent que, au début du Tertiaire, les Primates vont commencer leur première radiation évolutive. Les gisements de l'Ancien Monde ne livrent les premiers d'entre eux qu'à partir du Paléocène supérieur alors qu'ils sont déjà largement répandus dans les sites de l'ouest des Etats-Unis. On peut se demander si ce décalage correspond à une absence réelle ou à un simple lacune dans notre documentation. En effet, une seule localité fossilifère, celle de Hainin (Belgique), est connue avant le Paléocène supérieur et l'absence de Primates pourrait n'être qu'accidentelle. Cependant, dans le Paléocène supérieur, plusieurs gisements permettent d'avoir un aperçu plus large sur la faune de l'époque et les Primates, s'ils sont cette fois bien présents, ne sont représentés que par trois genres seulement. A la même époque, en Amérique du Nord, on ne décompte pas moins d'une douzaine de genres et d'une trentaine d'espèces de Primates. Cette observation paraît bien confirmer l'hypothèse de l'origine nord-américaine, les Primates gagnant par la suite l'Ancien Monde. Il ne faut pas oublier que, au début du Tertiaire, la partie septentrionale de l'Ancien Monde et l'Amérique du Nord, ne forment qu'un seul continent, la Laurasia. Les passages d'une partie à l'autre de ce continent, quelquefois gênés par des obstacles géographiques comme des mers épicontinentales, sont parfois plus faciles. Les communications directes entre l'Europe et l'Amérique ne cesseront qu'après le début de l'Eocène, lorsque le continent laurasiatique se fractionnera en donnant naissance au domaine océanique nord-atlantique ». Ainsi, pour De Bonis, les primates viennent en Europe d'Amérique et non pas d'Afrique.

De Bonis continue : « Les premiers Primates connus appartiennent à l'infra-ordre des Plésiadapiformes. La double répartition, Europe-Amérique du Nord, va se retrouver avec les infra-ordres suivants des Lémuriformes et des Tarsiiformes. Ce schéma ne changera qu'avec les Simiiformes qui apparaissent dans l'Ancien Monde et qui gagnent secondairement le Nouveau Monde, mais cette fois l'Amérique du Sud ».

De Bonis ne parle pas de l'Afrique. Il poursuit :

« A côté du grand nombre de genres de Cercopithécoïdes actuels, les Hominoïdes font plutôt pâle figure puisqu'ils se réduisent aux genres *Hylobates* et *Symphalangus*, à l'orang-outan (*Pongo*), au gorille (*Gorilla*), au chimpanzé (*Pan*) et à l'homme. Mais il est vrai que ce dernier compense sa monotonie spécifique par un pullulement d'individus. Pendant longtemps, les systématiciens ont regroupé les Hominoïdes en trois familles. L'une était réservée aux gibbons s.l., une autre à l'homme et la dernière aux trois autres genres. La position privilégiée de l'homme était due à l'existence de différences morphologiques auxquelles on pouvait ajouter l'anthropomorphisme du classificateur qui l'empêchait de se réunir à ses "frères inférieurs" par des liens trop étroits ».

Un des premiers parmi les paléontologistes, de Bonis parle de biologie moléculaire. « Depuis quelques décennies, cette position s'est modifiée peu à peu sous l'effet des recherches en biologie moléculaire qui donnaient à l'homme une place que bien peu de chercheurs attendaient ».

De Bonis explique ensuite ce que la biologie moléculaire, appliquée à l'évolution, peut faire et apporter et il définit l'horloge moléculaire :

« Une revue des résultats a été récemment publiée... Les méthodes reviennent à comparer des structures moléculaires pour en déduire des distances entre les formes étudiées. Les comparaisons peuvent se faire de façon indirecte (immunologie, électrophorèse ou hybridation de l'ADN) ou directe en confrontant les séquences de protéines ou celles de l'ADN mitochondrial. Le principe repose sur le fait que les écarts constatés correspondent à l'accumulation de mutations dans chaque lignée de façon indépendante et que la " distance " sera d'autant plus grande que la séparation entre ces mêmes lignées sera plus ancienne. Les espèces sont réunies par groupes de deux ou davantage sur des critères de proximité puis les groupes ainsi formés sont également réunis sur les mêmes critères et de dichotomie en dichotomie il est possible de reconstituer l'arbre phylétique des Primates et en particulier celui des Hominoïdes. A partir de là il est même possible d'envisager la mesure du temps qui sépare chaque bifurcation pour aboutir à une véritable horloge moléculaire. Le temps est directement relié au nombre de mutations en partant du postulat que ces mutations s'établissent à un taux relativement constant si l'on envisage une période assez longue. Il suffit alors de connaître la date d'une seule des dichotomies, par le biais de la paléontologie, pour calculer celle de toutes les autres. C'est peut-être à cause de ces deux contraintes que les estimations varient autant d'un auteur à l'autre et ne coïncident pas toujours avec les documents paléontologiques. L'étude des caryotypes... vient renforcer les conclusions de la biologie moléculaire ».

Puis De Bonis envisage les dichotomies des Hominoïdes :

« Pour ce qui est de l'ordre des dichotomies, malgré quelques contradictions et incertitudes, toutes les méthodes d'analyse aboutissent à des résultats voisins. Les Hominoides actuels sont bien séparés en trois ensembles, mais si les gibbons constituent effectivement une unité particulière (famille des *Hylobatidés*), l'orang-outan remplit à lui seul une seconde unité (famille des *Pongidés*) et une troisième est formée par le gorille, le chimpanzé et l'homme (famille des *Hominidés*). L'homme est plus proche des grands singes d'Afrique que ceux-ci ne le sont de l'orang-outan. Il règne encore une certaine incertitude en ce qui concerne les positions relatives des trois genres d'hominidés. Selon certaines analyses, le chimpanzé est plus proche de l'homme que du gorille. Pour d'autres c'est l'inverse. En ne considérant que les données de la biologie moléculaire, il semble qu'il y ait une majorité de chercheurs en faveur de la séparation du gorille avant la dichotomie homme-chimpanzé... En rajoutant à ces données quelques caractères morphologiques impliquant surtout le mode particulier de

déplacement des singes africains, c'est la lignée humaine qui se détache avant la dichotomie chimpanzé-gorille... Il est aussi possible de rester dans une position d'attente en considérant pour l'instant qu'il s'agit d'une trifurcation. C'est un résultat important dont il faudra tenir compte lors de l'examen des formes fossiles. Il s'agira de retrouver les caractères morphologiques qui permettraient ou non de les inclure dans une des familles actuelles ».

Dans une approche schématique, De Bonis regroupe les fossiles miocènes en quatre ensembles et il essaie de voir quels sont les liens qui les rattachent entre eux et ceux qui les rapprochent des Hominoïdes modernes. De Bonis (1985) décrit ainsi Proconsul et d'autres genres qui "gravitent" autour de lui : « Décrit il y a plus d'un demi-siècle..., le genre Proconsul doit son nom étrange à la présence, à cette époque au Zoo de Londres, d'un chimpanzé nommé Consul. Ce primate du Miocène inférieur et moyen du Kenya, avait donc été considéré tout de suite comme un possible ascendant des grands singes modernes. Son crâne présente une portion cérébrale bien développée par rapport à la face et le cerveau possède des caractères qui évoquent les singes hominoïdes ou plus simplement un anthropoïde primitif. Les orbites sont situées dans un plan frontal et l'ectotympanique est allongé en conduit auditif externe. La denture apparaît comme assez banale si on la compare à celle des Propliopithécidés oligocènes. Il n'y a pas de différences fondamentales sur le Primate miocène. On y retrouve une troisième prémolaire inférieure assez voisine avec une facette aiguisoir bien marquée, des molaires basses à email mince ; on peut seulement noter une moindre hétéromorphie des cuspides des prémolaires supérieures, un cingulum plus faible et la disparition à peu près totale des conules des molaires supérieures.

Le squelette appendiculaire est connu à partir surtout d'éléments provenant de l'île de Rusinga (Kenya) et a fait l'objet de nombreux travaux morphologiques ou biométriques dont les résultats ne sont pas toujours concordants. Il y a actuellement un accord à peu près général sur le mode de déplacement de Proconsul qui était un quadrapède arboricole généralisé. Ce primate ne présente aucun trait de spécialisation après une étude biométrique des éléments du carpe... La morphologie des mêmes os et celle de l'articulation du coude laisse penser qu'il ressemblait aux Cercopithécoïdes arboricoles et à certains Platyrrhiniens... Pourtant certaines analyses multidimensionnelles portant en particulier sur l'extrémité distale de l'humérus, paraissent montrer que Proconsul présentait quelques affinités avec les Hominoïdes. Sur une analyse en composantes principales de cette région, il apparaît que l'humérus de Proconsul, sur la première composante, se trouve entre un ensemble composé des Cercopithécoïdes et d'Hylobates d'un côté et d'un autre ensemble qui renferme les autres Hominoïdes, un peu plus près de ces derniers. Plus riche est une analyse en variables canoniques faisant intervenir outre les Catarhiniens modernes et Proconsul, les singes d'Amérique du Sud et les singes fossiles du Fayoum... Dans ce cas Proconsul conserve sa position intermédiaire entre les deux mêmes ensembles mais il est parfaitement dégagé à la fois des Platyrrhiniens et des fossiles de l'Oligocène d'Égypte. Cela doit signifier qu'il a déjà acquis certains caractères des Catarhiniens modernes et que parmi ceux-ci, il se rattache plutôt au groupe formé par les Pongidés et les Hominidés. Une analyse morphologique de l'articulation du coude peut même aller plus loin puisque « Proconsul... may be a potential ancestor to African great apes and hominids (sensu stricto) » (Senut, 1986). Cependant, ceci ne veut pas dire que la dichotomie est ancienne. Proconsul pourrait déjà être un ancêtre commun, mais ce n'est pas forcément le dernier en terme de chronologie.

Dans les mêmes niveaux et la même région, d'autres genres gravitent autour de l'orbite de Proconsul. *Limnopithecus* et *Micropithecus*, représentés par des restes peu nombreux et assez fragmentaires, n'appellent que peu de commentaires. En revanche, *Dendropithecus* a suscité une certaine polémique. Sa denture primitive a pu être comparée à celle des gibbons, mais c'est surtout son humérus, long et gracile, qui rappelle ces derniers. Sur des analyses

statistiques de cet os, *Dendropithecus* se place parmi les singes primitifs, Platyrhiniens ou Catarhiniens du Fayoum...

Cependant, dans son travail, l'absence ou la présence du foramen épithrochléen n'ont pas été prises en considération. Auquel cas, il est probable que cet animal se serait rapproché des Catarhiniens plus évolués. Ses caractères primitifs l'ont fait par la suite écarter d'une parenté privilégiée avec les gibbons. Cependant, il n'en reste pas moins qu'il présente au moins un allongement du bras comme ces derniers et que ceux-ci se situent dans les analyses comme les plus primitifs des Catarhiniens actuels en ce qui concerne la morphologie humérale ».

Après Proconsul, De Bonis parle d'*Oréopithecus* :

« *Rangwapithecus* montre certaines particularités dentaires qui pourraient le rapprocher du célèbre *Oreopithecus* du Miocène supérieur de Toscane... Ce dernier, connu pourtant par un squelette presque complet, pose une énigme au paléontologue. Il a successivement été rattaché aux Cercopithécoïdes par Gervais, Szalay et Delson, aux Hominidés par Hürzeler, ou considéré comme le seul représentant d'une super-famille indépendante. Or, certains des traits physiques de ce fossile pourraient être ébauchés chez *Rangwapithecus* ».

Etant donné que de Bonis parle de Hürzeler, il est utile ici de situer cet auteur.

Hürzeler, de Bâle a passé une grande partie de sa vie à étudier *Oréopithecus*. Dans une publication de 1968, il résume ainsi ses travaux sur *Oréopithecus*, élargissant le débat comme on va le voir.

Hürzeler s'est décidé à « présenter ce mémoire sous la forme insolite de quelques questions suivies de réflexion.

1) Possédons-nous assez de documents fossiles pour reconstituer l'histoire des Anthropomorphes. La réponse est non, car on ne trouve que des fragments de vertébrés fossiles, (les squelettes complets sont rares), alors qu'il faudrait, si on veut suivre un phylum, 100.000 individus si on veut faire un travail statistique.

2) L'histoire biologique des primates n'est-elle pas souvent regardée dans une fausse perspective du temps ? Pour respecter les vraies proportions, il faudrait, pour un arbre généalogique, faire figurer en-dessous d'un quaternaire de 15 cm, un tertiaire de 9 à 10 mètres.

3) Connaissons-nous vraiment les facteurs qui ont déclenché le processus évolutif et qui le maintiennent en mouvement ? L'évolution est une certitude. Or le raisonnement, surtout dans les discussions sur la position systématique des formes fossiles et récentes, se fonde souvent sur la fixité des espèces. On ne peut expliquer qu'on ait trouvé des restes de singes anthropomorphes fossiles sur un très vaste territoire (Afrique moyenne, Europe et Asie) par une seule mutation aléatoire, un seul « Adam ». Au lieu du hasard, nous pouvons poser comme principe créateur, les mutations de tendance, quelle que soit leur vraie nature.

4) Les Anthropomorphes fossiles qui ont été considérés jusqu'à présent, comme ancêtre commun de l'homme et des singes anthropomorphes. Par anthropomorphes, l'auteur entend les singes anthropomorphes fossiles et récents, les Pongidés d'une part et d'autre part, l'homme fossile et récent et les éventuels pré-para-ou hétérohominidés s.l., ce terme est donc synonyme d'hominoïdea.

5) Quelles sont entre Pongidés et Hominidés, les différences qui peuvent aussi être constatées sur les fossiles ? Les deux modes de différenciation qui sont réalisés chez les Anthropomorphes (hétéromorphie et homomorphie) ne sont pas primitifs, ils correspondent à

des lignées évolutives différentes. Dès que nous avons un Pongidé, il doit y avoir en même temps, autre chose qui n'est pas engagé dans la directions des Pongidés.

6) Indice en faveur d'une "bathyphyllie" des mammifères. La division des singes anthropomorphes en hylobatidés et Pongidés était déjà accomplie. En même temps, les Hominidés formaient un rameau indépendant d'où on ne peut pas nier la "bathyphyllie" des Hominidés.

7) La question de l'Oréopithèque. L'auteur avance que l'Oréopithèque est un hominidé anthropomorphe sur l'étude de 19 caractères comprenant les dents (7 caractères), le trou mentonnier (haut situé), la face (courte, droite, orthogonale), les os nasaux proéminents, l'arcade zygomatique qui naît au-dessus de la première molaire, les cinq vertèbres lombaires, elles sont robustes, la symphyse pubienne courte, la tête du fémur qui a une grande fossette d'insertion du ligament rond, les condyles fémoraux de même taille, les vertèbres caudales réduites à un moignon, le cubitus typiquement anthropomorphe.

L'auteur conclut que l'Oréopithèque appartient à un rameau latéral et éteint des hominidés s.l.. Il n'est donc pas, à mon avis, un ancêtre direct de l'homme ».

Hürzeler propose ensuite un essai d'arbre généalogique des Anthropomorphes, Fig. 46 :

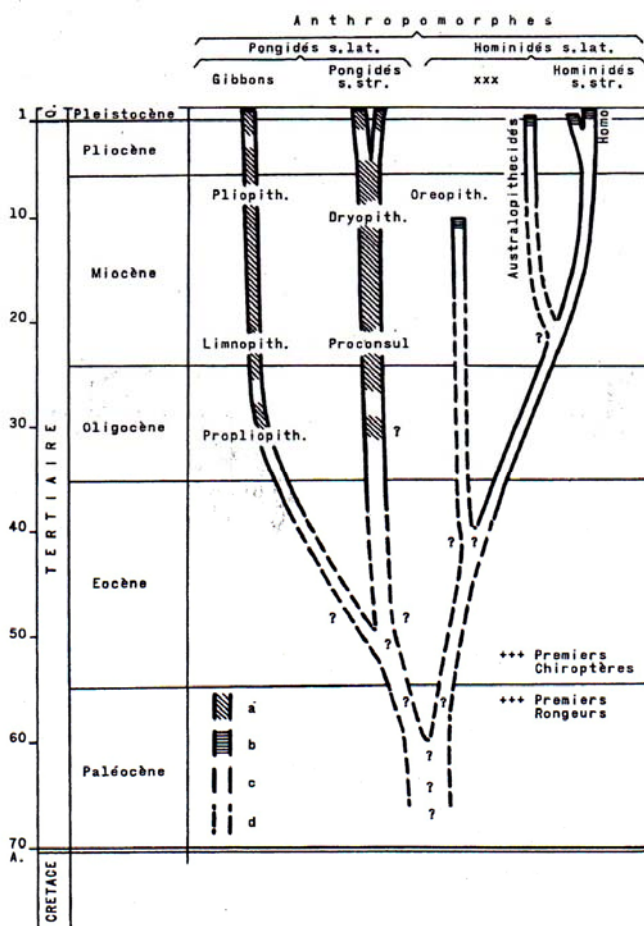


Fig. 46. Essai d'arbre généalogique des anthropomorphes. a : formes hétéromorphes documentées ; b : formes homomorphes documentées ; c : phases théoriques nécessitées par la logique ; d : phases purement hypothétiques ; xxx : éventuelle subdivision des Hominidés s. lat. ; "Para-" ou "Hétéro-Hominidés". En ordonnée, âge absolu en millions d'années.

Revenons à de Bonis et au Proconsul.

De Bonis termine le chapitre qu'il a consacré au genre Proconsul en écrivant « On peut remarquer qu'au Miocène inférieur, en Afrique de l'Est, les Primates hominoïdes sont représentés par un certain nombre de genres contenant chacun une ou plusieurs

espèces. Certains gisements ont ainsi fourni une demi-douzaine d'Hominoïdes différents. Cette diversité rappelle beaucoup celle des Cercopithécoïdes actuels. En revanche, ces derniers sont rares au début du Miocène et ne se diversifient que vers la fin de l'étage au moment justement où les Hominoïdes se raréfient. Il semble que les derniers occupaient, en particulier dans les sites forestiers, des niches écologiques voisines de celles des

Cercopithécoïdes actuels et qu'il y ait eu un remplacement progressif d'une super-famille par l'autre dans certains types de milieu...». Ainsi, pour De Bonis, il y a eu une grande diversité d'hominoïdes au Miocène inférieur.

De Bonis (1985) a longuement décrit les Pongidés, en particulier *Sivapithecus*. Il dit :

« Au Miocène moyen et supérieur, *Sivapithecus* se rencontre sur les trois continents de l'ancien monde. Il faut lui rattacher le genre "*Ramapithecus*" qui, considéré il y a quelques années, comme l'ancêtre des Hominidés, ne représente en fait que les spécimens femelles d'une espèce de *Sivapithecus*. Le genre a aussi été signalé dans le Miocène inférieur du Kenya... Ayant pu examiner ce matériel, grâce à l'amabilité de R.E.F. Leakey, il me paraît effectivement proche de celui provenant du Miocène moyen et supérieur des Siwaliks bien que constituant une espèce et peut-être une lignée distincte. Mais les restes actuellement disponibles ne permettent pas de savoir si les synapomorphies les plus typiques des Pongidés (face, orbites, région naso-palatine) sont déjà établies à cette époque et si le clade correspondant est déjà individualisé ». Par conséquent, pour De Bonis, *Sivapithecus* et sa femelle, *Ramapithecus* se rencontrent sur les trois continents de l'ancien monde, y compris en Afrique. Qu'en est-il de *Kenyapithecus* et de la Chine ? Pour de Bonis, « Le genre *Kenyapithecus* provient également du Miocène du Kenya. Il n'a longtemps été connu que par quelques dents seulement, mais des recherches récentes ont permis d'accroître sensiblement le matériel disponible... Il s'agit aussi d'une forme pourvue de dents à émail relativement épais. Il pourrait être apparenté à *Sivapithecus* mais les restes crâniens font défaut et il est difficile de situer ce fossile avec précision.

Enfin, *Sivapithecus* a également été signalé en Chine en compagnie de "*Ramapithecus*" dans le gisement Miocène supérieur de Lufeng... Récemment cette opinion a été un peu modifiée et les deux genres sont considérés comme les mâles et les femelles d'une même espèce..., comme j'avais déjà eu l'occasion de le suggérer (Bonis, 1982). Certains caractères des incisives, minces et hautes, ou des canines, grandes et effilées chez les mâles, ne rappellent pas du tout *Sivapithecus*, de même que le grand espace inter-orbitaire. Il me paraît probable que les Primates de Lufeng appartiennent à un genre différent dont les affinités seraient encore à préciser ».

Ainsi, pour De Bonis, *Sivapithecus* n'a pas vécu en Chine. De Bonis dit ensuite qu'on ne sait rien des Pongidés au Pliocène. Il propose le scénario évolutif représenté sur la figure 47.

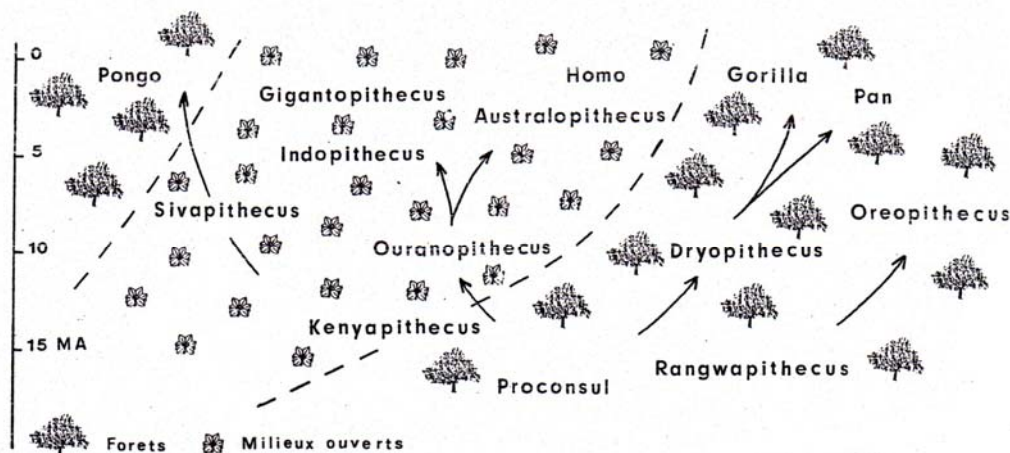


Fig. 47. Scénario évolutif montrant les relations possibles entre certains Primates hominoïdes miocènes et les familles des Pongidés et des Hominidés.

De Bonis (1985) décrit *Dryopithecus* et *Ouranopithecus* qu'il a lui-même découverts en Grèce.

« Le genre *Dryopithecus* a été trouvé en Europe, c'est l'un des plus anciens primates fossiles connus... Ses caractères dentaires paraissent être intermédiaires entre ceux d'une forme archaïque comme *Proconsul* et ceux des grands singes africains actuels. Comme chez ces derniers, les dents sont recouvertes d'une mince couche d'émail et dénotent un régime à base de nourritures tendres. Quelques fragments d'os des membres lui ont été attribués. Pour certains auteurs, l'humérus ne serait pas très différent de celui du chimpanzé... Pour d'autres, *Dryopithecus* et les autres Hominoïdes du Miocène moyen ou supérieur ne montrent qu'un degré d'évolution en direction des Hominoïdes modernes... Sommes-nous réellement en présence d'un fossile intermédiaire entre les Hominoïdes du Miocène inférieur et un groupe particulier de Primates actuels ? Les éléments du squelette appendiculaire sont pour l'instant, trop peu nombreux et trop fragmentaires pour se prononcer. Il est, par exemple, impossible de dire si *Dryopithecus* présente quelques-uns des traits qui signeraient la pratique du knuckle walking, la marche sur l'articulation dorsale des deux premières phalanges de la main, et qui marqueraient une étape en direction des grands singes africains. Cependant, cette éventualité ne peut être rejetée ».

Le genre *Ouranopithecus* est un primate de grande taille provenant du Miocène supérieur de Grèce (Bonis et Melentis, 1977). De Bonis (1985) le décrit ainsi « Il s'agit également d'une espèce dont l'émail des dents jugales est très épais, donc d'une espèce adaptée à un habitat ouvert, ce qui confirme le reste de la faune où abondent les girafes et les antilopes. *Ouranopithecus* se distingue de *Sivapithecus* et des genres voisins par toute une série de caractères :

- la région naso-palatine rappelle celle du gorille et non celle de l'orang ;
- les canines sont plus faibles, surtout chez les femelles ;
- la troisième prémolaire inférieure, P3 est moins sectoriale et elle n'a pas de facette aiguisoir. Un tel caractère ne se retrouvera que chez les gigantopithèques et les Hominiens ;
- les proportions des dents sont différentes et sont proches en revanche de celles des Hominiens plio-pléistocènes ou Australopithèques (Gelvin, 1980).

Il est possible de traduire ces caractères en termes de phylogénie à partir de deux hypothèses :

1. On peut considérer que l'épaisseur de l'émail est un caractère de base, une synapomorphie reliant les Pongidés aux Hominidés... Donc, la réduction relative de l'épaisseur de l'émail chez *Pongo* se ferait parallèlement à une réduction encore plus poussée chez les grands singes africains qui retourneraient à un stade à émail très mince identique à celui connu chez *Proconsul*. On peut même affirmer que, dans le cas où les données de la biologie moléculaire qui lient l'homme au chimpanzé de façon privilégiée seraient exactes, l'amincissement de l'émail se serait produit trois fois de façon indépendante, chez l'orang, le gorille et le chimpanzé. Dans cette hypothèse, *Ouranopithecus* présenterait les caractères du morphotype ancestral de l'ensemble Pongidés-Hominidés avec une région naso-palatine primitive et des dents jugales à émail épais. Il faudrait interpréter comme un parallélisme la perte de la facette aiguisoir et les modifications des proportions des dents ;

2. On peut aussi penser que *Ouranopithecus* constitue un excellent morphotype ancestral pour la famille des Hominidés. Soit pour la famille toute entière, et dans ce cas on retrouve les mêmes cas de parallélisme que dans l'hypothèse précédente, soit plutôt pour la sous-famille des Homininés.

On admet alors que l'acquisition d'un émail épais au Miocène-inférieur ou début du Miocène moyen a pu se faire de façon parallèle chez les Pongidés et les Hominidés dont une sous-famille, celle qui contient les grands singes africains, a conservé la structure primitive. Dans ce cas *Ouranopithecus*, outre l'émail épais, partage avec les Hominiens plio-pléistocènes la perte de la facette aiguisoir de la P₃ et la réduction relative des prémolaires qui modifie les proportions de la denture. Les mêmes synapomorphies se rencontrent chez deux autres Primates *Indopithecus* (= *Gigantopithecus bilaspurensis*) du Pliocène de l'Inde et *Gigantopithecus* du Pléistocène de Chine. Tous ces genres, avec *Australopithecus* et *Homo*, forment la sous-famille des Homininés.

Cette deuxième hypothèse ne fait intervenir qu'un phénomène de parallélisme relativement banal traduisant l'adaptation à un même milieu de formes dont le pool génétique n'est pas très différent. Il n'est pas étonnant que cette adaptation se réalise par des processus voisins. La solution me paraît plus économique que celle qui consiste à faire appel tout d'abord à une adaptation qui détermine l'apparition de l'émail épais avant d'invoquer une série de réversions avec retour au type ancestral.

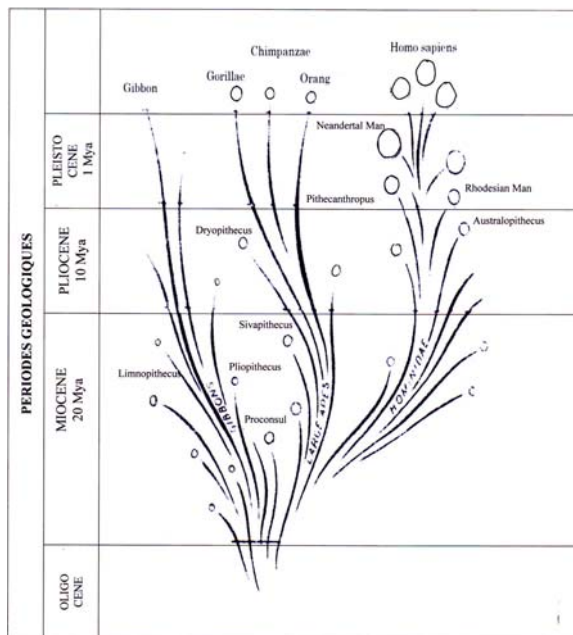
Le choix entre différentes hypothèses rejaillit sur les dates de divergence des lignées. L'horloge moléculaire, de son côté, donne des résultats assez variables, mais actuellement il apparaît qu'un certain nombre de biologistes inclinent à placer aux alentours de 6 MA, au maximum la séparation entre l'homme et les grands singes d'Afrique. Or, *Ouranopithecus* se rencontre dans des terrains dont l'âge est évalué à 10 M.A. Nous serions en présence d'une contradiction. Pour répondre avec davantage de certitude, il faudrait pouvoir disposer de documents supplémentaires dans un certain nombre de domaines. Tout d'abord, il serait souhaitable de combler la lacune qui existe entre les derniers Hominoïdes miocènes (environ 8 MA) et les premiers Australopithèques (environ 3,5 MA). De nouveaux fossiles nous montreraient s'il est possible de passer d'une morphologie du type de celle d'*Ouranopithecus* à celle des Australopithèques anciens comme *A. afarensis*. Ce dernier a déjà parcouru l'essentiel du chemin qui conduit vers la bipédie mais les étapes intermédiaires nous sont encore totalement inconnues. Le phénomène s'est-il réalisé de façon progressive au fil des millions d'années ou, au contraire, marque-t-il une accélération brutale de l'évolution ? Pour la sous-famille voisine des grands singes africains, le knuckle walking, si caractéristique, est-il un caractère plésiomorphe perdu par les Homininés ou un caractère dérivé propre au gorille et au chimpanzé, et à partir de quelle forme est-il apparu ? Le squelette appendiculaire de *Dryopithecus* pourrait peut-être apporter une réponse à cette question ». Ainsi, la découverte de De Bonis et al. (1974), dans les années 1970 dans le Ravin de la Pluie en Macédoine, d'un fossile que de Bonis appela *Ouranopithecus macedoniensis*, a fait couler beaucoup d'encre car s'il s'agit bien d'un Hominoïde à dimorphisme sexuel marqué, sa position phylogénétique est discutée. De Bonis a longtemps soutenu une parenté proche de ce fossile avec *Australopithecus afarensis* alors que d'autres le rapprochait des Sivapithèques asiatiques et, par conséquent, des orangs-outans ou bien des grands singes africains. Plus récemment, la découverte d'une face quasi-complète (de Bonis et al. 1991) a permis de mieux préciser les choses. Selon Senut (1998) on pourrait considérer *Ouranopithecus* et *Ankarapithecus* comme des formes antérieures à la dichotomie des grands singes asiatiques.

De Bonis conclut ainsi :

« Nos connaissances ont beaucoup progressé pendant la dernière décennie, mais nombreux sont les problèmes qui restent à résoudre pour comprendre la place de l'homme parmi les Hominoïdes. L'homme est un des rameaux actuels de cet ordre des Primates qui, apparu à la fin du Crétacé par des formes minuscules, se manifeste au début du Tertiaire par la radiation majeure des Plésiadapiformes. Puis les radiations se succèdent et certains éléments parviennent jusqu'à nous ; mais c'est avec l'arrivée des Simiiformes que les Primates vont se

distinguer des autres Mammifères par l'importance relative et bientôt la complexité de leur cerveau. C'est l'amplification de ce phénomène qui conduira à cette niche écologique si originale marquée par la présence de la pensée réfléchie et qui est celle de l'espèce humaine aujourd'hui. Et il est un peu paradoxal de penser que c'est peut-être l'histoire de l'appareil locomoteur qui se révélera comme le facteur le plus important pour connaître l'origine lointaine de cette espèce ».

Par conséquent, pour De Bonis, la place de l'homme parmi les hominoïdés n'est pas claire. Aucun consensus n'apparaît. C'est ainsi que Le Gros Clark (1962) avait proposé, plus de 20 ans plus tôt, le schéma généalogique, comme il dit, ci-dessous (Fig. 48), indiquant les relations entre les hominidés et les singes anthropoïdes (les cercles représentent les différences de la taille du cerveau) :



Pour lui, nous partageons un ancêtre commun, aussi loin qu'au Miocène inférieur, avec *Sivapithecus* et *Dryopithecus*. Comme on le voit, les discussions sur l'origine de l'homme sont loin d'être closes.

Fig. 48 – Généalogie de l'homme selon Le Gros Clark

e) COPPENS Yves (1934-)

Coppens a eu l'occasion d'écrire des préfaces et des postfaces pour ses propres œuvres et aussi pour d'autres auteurs qui ont écrit des livres sur l'homme ou organisé des colloques ou des expositions. Suivant les traces de Jorge Luis Borgès qui a écrit le Livre des Préfaces, Coppens a rassemblé ses préfaces et ses post-faces en un livre qu'il a intitulé "Préambules, les premiers pas de l'homme". Cet ouvrage est plus qu'un résumé des œuvres de Coppens car il passe en revue la recherche effectuée dans les domaines de l'archéologie, de la préhistoire, de la paléontologie et de la géologie pendant la vingtaine d'années qui ont précédé sa parution en 1988.

Coppens définit d'abord la paléontologie et l'évolution : « La paléontologie étudie tout ce qui a été vie et dont les traces sont appelées fossiles ; que cette vie ait été animale ou végétale, qu'on en retrouve les éléments de ses réceptacles, squelettes ou coquilles, ou seulement des manifestations de son existence, pistes ou coprolithes.

C'est donc une science naturelle et c'est même la plus complète de ces sciences puisque sa pratique fait appel à la géologie, à la zoologie et à la botanique. Elle participe largement aux classifications de la première, en datant les terrains par leurs fossiles et en orientant la prospection minière ; quant aux deux dernières, qui ne représentent que le panorama du

monde vivant à une époque donnée — la nôtre —, la paléontologie, dont le temps est au contraire une des principales dimensions, les englobe en totalité.

Deux faits fondamentaux sont les acquisitions de la paléontologie :

- Les terrains les plus anciens ne recèlent aucune trace de vie ; la vie n'a donc pas toujours existé sur la Terre ; elle est née de la matière.
- Plus le terrain est récent, plus le fossile est compliqué ; la vie se transforme donc sans cesse du moment qu'elle a le temps pour énergie. Cette transformation est une complication dans le sens du temps et il n'y a aucune raison de penser que cette transformation, qu'on appelle évolution, ait cessé, avec son but qui est de reconstruire l'histoire de la vie ».

Puis il définit l'ichnologie : « Du modeste remplissage de la galerie d'un ver à la piste émouvante du premier Hominidé debout, ou de l'empreinte discrète d'une sole sur la vase d'un fond aux formidables piétinements d'une bande de Dinosaures dans la boue d'un marigot, l'ichnologie est une discipline d'une infinie variété, pleine de surprises et de "rebondissements". C'est aussi une science fascinante, car, dans la plus grande partie de son objet, elle s'occupe, aussi incongru que cela puisse paraître, de la description et de l'interprétation de mouvements fossiles, reflets de comportements d'êtres disparus depuis des milliers, des millions, des centaines de millions d'années ! » et l'anthropologie « Je partage le malaise d'Albert Ducros quant à la dénomination de notre discipline, "anthropologie physique" demeurant la moins mauvaise.

En ce qui concerne la partie historique ou diachronique de celle-ci, que l'on appelle paléontologie humaine en France, paléoanthropologie dans les pays anglo-saxons, j'aurais tendance à suivre plus volontiers la suggestion du Dr Gessain qui la nomme anthropologie paléontologique ».

Puis il définit la paléoanthropologie « L'histoire de l'Homme, c'est la paléoanthropologie. Anciennement connue sous le terme restreint de paléontologie humaine, cette partie de l'anthropologie physique s'occupe désormais non seulement des ancêtres de l'homme sur le plan anatomique et biomécanique, de leur origine profonde, de leurs parentés animales et du sens de leur évolution, mais aussi du milieu dans lequel ces êtres ont vécu et de ses variations, de la biochimie, de la biologie moléculaire, de l'immunologie, de la cytogénétique de ces parents supposés, et même de leur ethnologie et de leur psychologie, etc. Primatologie, paléoclimatologie, paléoécologie sont ainsi devenues des sciences de consultation permanente dans l'exercice de routine de la paléoanthropologie.

L'étude de la nature de l'Homme et de ses variations passe aujourd'hui par les données descriptives de l'anatomie, de la physiologie, de la biométrie, mais également par des approches aussi variées et différentes que l'hémotypologie, l'ergométrie, la génétique et la démographie ; elle se situe par conséquent au carrefour de la biologie et de la médecine, de l'ethnologie et de la sociologie et même de l'économie et de la psychologie.

L'anthropologie physique est bien loin, comme on le voit, de son image d'anthropologie raciale, qui mène encore pourtant des combats d'arrière-garde parce qu'elle trouve, il faut le dire, des combattants ».

La leçon inaugurale de Coppens au Collège de France (2.12.1983) sur paléoanthropologie et préhistoire, est entièrement reprise dans cet ouvrage (pp 42-65). Il y décrit l'histoire des sciences paléoanthropologiques avec les techniques qu'elle utilise (les datations, la séquence de l'homo, la résonance électronique de spin, la microscopie optique de l'émail des dents, la microscopie électronique du fil des outils et des surfaces dentaires, l'exoscopie des minéraux, la scannographie de l'os fossile, la cytogénétique et la biologique

moléculaire) et il y rapporte ses travaux avec Louis Leakey d'abord à Olduvai, en Tanzanie, puis les neuf expéditions internationales auxquelles il a participé dans la Rift Valley ayant abouti, en particulier, à la découverte de Lucy et à celle de plus de 2000 restes d'hominidés, d'Australopithèques d'abord, d'*Homo habilis* ensuite. Ce dernier lui permet de décrire la naissance de l'homme et son évolution ensuite, au cours de la préhistoire.

Le deuxième chapitre est consacré aux grands anciens et à leurs institutions avec, en particulier, en ce qui concerne l'évolution de l'homme, Camille Arambourg, Louis et Richard Leakey, Henri-Victor Vallois et Phillip Tobias.

Le chapitre III est intitulé "les grands ancêtres et leur environnement". Après avoir dressé l'arbre généalogique de tous les êtres actuels, Coppens se concentre sur les primates apparus il y a 70 Ma en Amérique du Nord et en Europe alors réunies, alors que les primates supérieurs sont apparus en Afrique et en Arabie, il y a 35 Ma, « la superfamille des hominoïdés arabo-africains puis eurasiatiques depuis que ces deux ensembles sont entrés en collision il y a 17 Ma, nous conduira à l'émergence de notre famille, les hominidés, il y a 8 Ma en Afrique orientale avec un stade pré-humain ou Australopithèque et ensuite un stade humain ou homme : *habilis*, puis *erectus*, puis *sapiens*, partout en Afrique et en Eurasie vers 2 à 2,5 Ma.

Depuis que les paléontologistes ont découvert que la succession des êtres au long des couches géologiques et des millions d'années avait bien l'air d'être aussi une filiation, l'ensemble des êtres actuels du passé et du présent s'est peu à peu ordonné en un immense arbre généalogique, l'arbre phylétique, qui représente l'histoire de la Vie. L'histoire de l'Homme aurait pu ainsi être écrite à partir des premières traces d'êtres actuels d'il y a 4 milliards d'années, ou à partir des premiers animaux à colonne vertébrale d'il y a 500 millions d'années, des premiers Mammifères d'il y a 200 millions d'années ou encore des premiers Primates d'il y a 70 millions d'années. Mais l'on ne peut évidemment pas, chaque fois que l'on parle de notre origine, raconter dans le détail les presque 4 milliards d'années d'histoire de la Vie qui nous précèdent. Il est cependant bon de se souvenir que la Vie est un continuum et que les 70 à 100 milliards d'hommes qui, en 200.000 générations, se sont déjà succédés sur la Terre, participent de ce même extraordinaire processus.

La perspective paléontologique est, dans ce volume, largement donnée par Elwyn Simons lorsqu'il évoque l'apparition des premiers Primates supérieurs, ceux que l'on appelle Simiens ou Simiiformes et dont nous faisons partie. Apidium, Parapithèque, Oligopithèque puis Propliopithèque, Aegyptopithèque qu'il récolte lui-même en Egypte depuis 1961 nous font assister, au fil d'une dizaine de millions d'années, à la mise en place de nombreux traits qui sont aujourd'hui les nôtres : développement du cerveau, accroissement de la vue, établissement de la denture à 32 dents...

Cette introduction vertigineuse, avec ses images d'il y a 30 à 40 millions d'années, ouvre sur les mondes successifs des Dryopithèques et des Australopithèques. Il semble bien en effet que notre histoire soit passée par ces étapes et qu'après avoir commencé en Afrique, puis avoir pris pendant 10 millions d'années pour théâtre l'ensemble des trois continents de l'Ancien Monde, elle soit retournée en Afrique (figures 49 et 50).

Les Australopithèques et leurs prédécesseurs immédiats dont on est en train de percevoir l'existence sont en effet africains ; ils sont inféodés à cette savane de l'Est du continent qui ne cessera d'ailleurs de s'éclaircir, facilitant du même coup le développement de notre famille, tandis que les Grands Singes s'adapteront, à l'Ouest, au monde de la forêt. Ce sont Alan Walker et Richard Leakey, mes compagnons de terrain, qui écrivent ici cette belle page en donnant l'exemple de leurs propres recherches à l'Est du lac Turkana, au Kenya. Ils décrivent ces Australopithèques qui nous étonnent tant par leurs adaptations à une mastication

démesurée, leur cerveau construit comme un cerveau humain mais trois fois plus petit que celui-ci et leur locomotion bipède mais pas tout à fait érigée comme la nôtre. Quelle extraordinaire surprise de mettre ainsi au jour des Hominidés véritables qui ne sont pas des Hommes et se permettent de développer un tout autre modèle d'alimentation et de comportement ! Pourtant, il est plus que probable que ce soit bien de certains d'entre eux que nous descendions ; les premiers Hommes à grosse tête, omnivores et bien droits apparaissent en effet dans cette même province : le Turkana oriental nous en a livré de bien beaux exemplaires. On appelle les premiers, *habilis*, les suivants, *erectus* ».

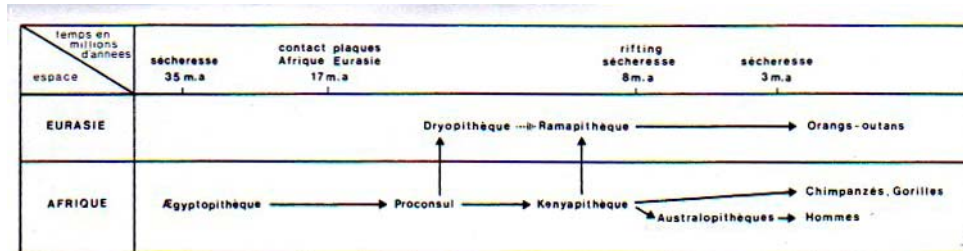


Figure 49– Itinéraire phylétique et géographique possible de notre super famille, les Hominoïdés, depuis son origine en Afrique il y a 35 millions d'années.

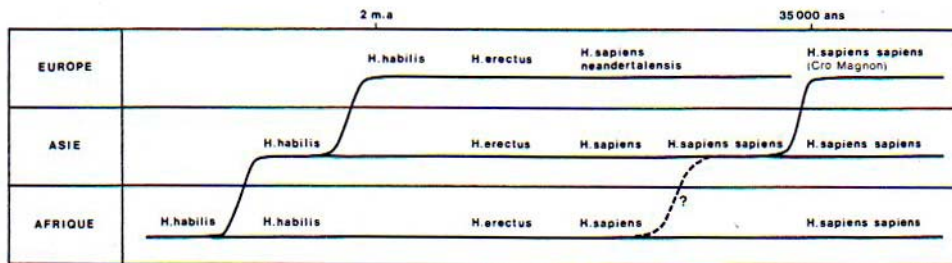


Figure 50 – Itinéraire phylétique et géographique possible de notre genre *Homo*, depuis son origine en Afrique il y a 3 à 4 millions d'années.

Puis Coppens présente sa première hypothèse sur l'origine des premiers hominidés qui seraient nés à partir de primates sortis des forêts : « Petits singes arboricoles, friands de fruits et de jeunes pousses, nous nous sommes un beau jour risqués hors de l'ombrage des forêts pour goûter aux baies et aux graines des clairières. Et l'aventure nous plut au point que nous nous fixâmes dans ces paysages plus éclairés où la vue est imprenable. Le corps tendu sur les pattes de derrière, l'idée nous vint alors de libérer la moelle d'un os en le brisant avec une pierre, et le résultat fut si convaincant que nous adoptâmes définitivement la méthode. Puis les vicissitudes du climat qui n'était plus ce qu'il avait été, le goût grandissant des jeunes générations pour la chasse et la bougeotte firent que nous nous lançâmes dans la reconnaissance de nouvelles terres ; c'est ainsi que peu à peu nous apprîmes à connaître le monde et à contrôler, de manière d'ailleurs quelque peu désordonnée, tout ce qui l'habitait. Et nous en sommes à peu près là de notre belle histoire ; l'outil s'est amélioré, la connaissance du milieu, développée, mais nous poursuivons toujours la recherche de ce que nous sommes ».

Cette hypothèse a été abandonnée pour l'East Side Story que Coppens décrit ensuite. Ce ne sont pas les hominidés qui se sont déplacés, mais c'est l'environnement qui aurait changé là où ils se trouvaient. « Il était une fois, il y a bien longtemps, une dizaine de millions d'années peut-être, un petit singe heureux au milieu d'une grande forêt, quelque part à l'équateur de l'Afrique. Mais soudain, la terre s'ouvrit et une longue déchirure de plusieurs milliers de kilomètres du Nord au Sud, coupa en deux la population des petits singes, séparant ceux de l'ouest de ceux de l'est de la grande faille. Comme la pluie venait le plus souvent de l'océan Atlantique, les petits singes de l'Occident n'eurent pas trop à souffrir de l'événement : la forêt se maintint sur eux. Il n'en fut pas de même pour ceux de l'Orient. La forêt, de moins

en moins arrosée, se déroba sous eux. Il leur fallut donc réagir pour survivre à ce milieu nouveau qui, en s'ouvrant, les découvrait (figure 51).

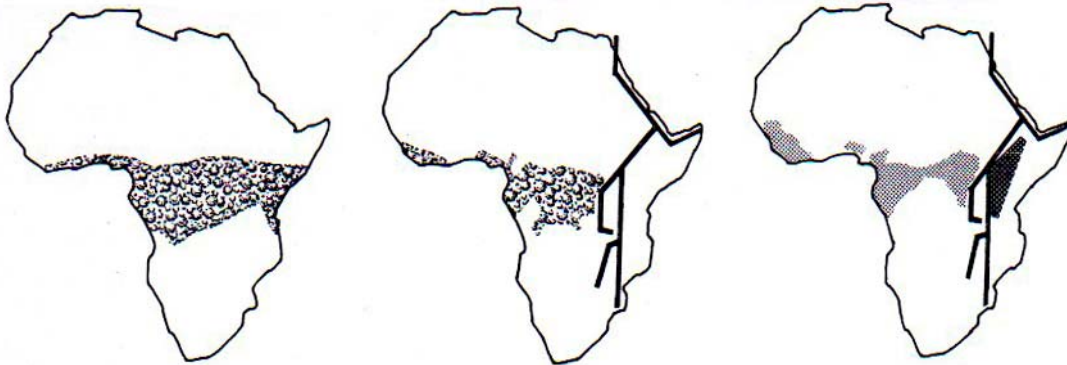


Figure 51 – L'East Side Story

A gauche : l'extension de la forêt équatoriale, niche écologique des ancêtres communs des Chimpanzés et des Hommes, il y a 10 millions d'années. *Au centre* : le retrait de la forêt à l'Ouest de la faille qui vient de s'ouvrir tandis que l'Est s'élève et se découvre. *A droite* : répartition (en grisé) des Chimpanzés, à l'Ouest, et (en plus sombre) de tous les plus vieux Hominidés du monde, à l'Est.

Une des premières réponses des petits singes de l'Est fut le redressement de leur corps ; même s'ils continuèrent à grimper quelque temps aux arbres qui leur restaient, ils se tinrent désormais et pour la première fois de toute l'histoire de tous les singes, debout en permanence, ne marchant plus que sur leurs pattes de derrière. Du même coup leurs pattes de devant et la main qui les termine étaient rendues disponibles pour des fonctions qu'elles connaissaient depuis des millions d'années mais qu'elles n'avaient pu auparavant pratiquer librement, retenues qu'elles étaient par des tâches de locomotion ».

Ainsi, pour Coppens, l'outil précède le développement du cerveau car comme il le dit : « Une autre réponse importante qui fut aussi une réponse précoce, fut la transformation qualitative d'abord, quantitative ensuite du système nerveux central et plus particulièrement du cerveau de ces petits singes de l'Est. Les proportions des lobes changèrent, la densité de leur irrigation aussi, et puis le volume se mit à croître d'une manière jamais atteinte par aucun autre organe dans aucun autre groupe de singes, de mammifères et même de vertébrés.

Bien que la tendance au développement du système nerveux ait été également un trait évolutif commun à l'ensemble de l'embranchement, son développement parut ici tout à coup se donner libre cours ; 2 millions d'années lui firent multiplier par 4, parfois par 5, son volume et son poids. Et la complexité du cerveau fit la conscience qui commanda la main dont l'habileté fit l'outil.

Mais l'outil ne se contenta guère longtemps d'être le simple prolongement réfléchi et actif de la patte antérieure devenue membre supérieur. Il diversifia ses formes et ses matériaux parce qu'il multiplia ses fonctions et quitta bientôt son support pour vivre sa vie propre. Il se fit aussi bien écriture que musique, médecine que photographie, ou même tentative de reconstitutions de son propre passé, et sa croissance devint envahissante au point qu'elle interféra rapidement sur la biologie dont elle ralentit l'évolution, en répondant désormais bien avant elle à chacune des nouvelles sollicitations du milieu ».

Si l'hypothèse de l'East Side Story de Coppens a été annoncée comme abandonnée dans les médias, il faut préciser qu'elle reste validée pour son aspect chronologique et environnemental car l'aspect géographique, celui qui a été le plus médiatisé, était certainement le moins valide car il est difficile de trouver le lieu d'origine d'une espèce, sachant qu'elle a généralement une variation géographique, mais aussi temporelle (voir Senut,

2006). De plus, Coppens a, à de nombreuses reprises, rejeté les Australopithèques comme ancêtres directs des hommes, d'où son concept de pré-hominidé des années 1980

Y. Coppens conçut l'hypothèse de l'East side story lors d'un colloque à Rome, en 1982, au cours duquel D. Pilbeam apporte des éléments convaincants pour démontrer que *Ramapithecus* ressemblait étrangement à un orang-outang et n'était pas du tout un ancêtre de l'homme comme on le croyait alors. Une recherche sur les anticorps, à partir des dents de *Ramapithecus*, aboutissait à la même conclusion. Par conséquent, l'origine asiatique de l'homme s'écroulait.

Dans un paragraphe qu'il intitule « les difficultés de reconnaître ses ancêtres », Coppens parle des préjugés qui ont conduit à l'interprétation erronée de nos origines, y compris des paléontologues renommés comme Marcellin Boule. « Tous les mythes et les religions des Hommes avaient répondu d'avance à la question de leur origine et de leur destinée ; ainsi nourries d'idées toutes faites, les sociétés humaines qui se sont mises à réfléchir sur ces problèmes en les éclairant de l'approche scientifique, ne pouvaient d'aucune manière être préparées à ce qu'elles allaient découvrir. Le bel adage anglais : " always expect the unexpected" ne fut que bien rarement appliqué, même par les savants les plus ouverts. Il était difficile d'admettre une appartenance animale, une origine simienne, un cousinage avec les chimpanzés ; il n'était pas plus simple d'imaginer que nous n'avions pas toujours eu le même corps, le même visage, la même intelligence ; il devenait proprement insupportable de découvrir des ancêtres qui n'avaient pas l'allure flatteuse qu'on leur avait imaginée. Aussi objectives que puissent être l'analyse des documents fossiles et leur interprétation, elles seront ainsi toujours marquées par les idées de la société qui les émet.

Lorsqu'un technicien du British Museum a voulu, en 1912, jouer un mauvais tour à son patron qu'il n'aimait pas, il a glissé dans les couches fossilifères du gisement que fouillait ce dernier, à Piltdown dans le Sussex, un crâne d'Homme actuel et une mandibule d'Orang-Outan*. La découverte d'un ancêtre à gros cerveau et dents de singe, conforme aux hypothèses de l'époque, n'a pas surpris. Et ce faux est devenu le type de l'*Eoanthropus dawsoni* dont la statue domine encore la petite bourgade anglaise. Il a fallu près de quarante ans pour démonter la supercherie et prendre enfin en considération dans notre ascendance l'Australopithèque à petit cerveau et dents humaines, pourtant connu dès 1924 ». Ainsi s'effondra la "découverte" de l'homme de Piltdown qui a fait couler tant d'encre. Coppens continue :

« Notre société, qui a créé la paléanthropologie, a donc pendant bien longtemps, plus ou moins inconsciemment, espéré trouver un ancêtre qui soit d'emblée un *Homo sapiens sapiens*; l'aspect "bestial" du Néanderthal, celui du Pithécantrope (*Homo erectus*) qui n'est pas plus attrayant et, à plus forte raison, l'allure simienne de l'Australopithèque, ont représenté un obstacle psychologique immense à l'accueil de ces Hominidés dans notre famille (le premier *Homo sapiens néanderthalensis* a été découvert en 1830 à Engis en Belgique, le premier *Homo erectus* en 1891 à Trinil en Indonésie, le premier *Australopithecus* en 1924 à Taung en Afrique du Sud).

Lorsque Marcellin Boule a savamment décrit, en 1911, 1912 et 1913, le squelette de l'Homme de la Chapelle-aux-Saints, il n'a pas hésité à interpréter la morphologie de ses vertèbres cervicales, comme la preuve de la démarche "anthropoïde" de cet Homme fossile. Il a fallu que, quarante ans plus tard, Camille Arambourg, souffrant du cou, se fasse faire une radiographie pour que l'interprétation de Marcellin Boule soit remise en question et qu'apparaisse tout ce qu'elle devait aux préjugés du temps. On refusait en effet alors au

* Il faut, cependant, préciser ici que l'on ne sait toujours pas avec certitude qui a commis la fraude de Piltdown.

Néanderthal le droit de figurer dans notre lignée et l'on s'efforçait inconsciemment de lui trouver toutes les ressemblances simiennes possibles. Or la radiographie révélait que les vertèbres cervicales de Camille Arambourg étaient identiques à celles de l'Homme de la Chapelle-aux-Saints ! » Cette histoire, qui est bien plus qu'une anecdote, situe bien le contexte dans lequel, à l'époque, on abordait l'étude de l'évolution de l'homme.

Coppens résume les travaux récents (avant 1976) en paléanthropologie de la manière suivante : « De nouveaux travaux sur les grands Primates miocènes du Pakistan et de Chine ont fait classer les plus anciens dans une famille, les Dryopithécidés, les plus récents dans une autre, les Ramapithécidés et que l'on ne sait plus très bien qui devient quoi !

Enfin des analyses récentes des Hominidés pliocènes ont fait considérer le plus ancien d'entre eux, *Australopithecus afarensis*, comme l'ancêtre de tous les autres, Australopithèques et Hommes.

J'aurais tendance, pour simplifier, à résumer ainsi ces travaux : une demi-douzaine de radiations successives apparaissent depuis l'Oligocène dans les Primates de l'Ancien Monde ; la première, Oligocène inférieur, est celle des Apidium, Parapithèques et des premiers Simiens à 32 dents ; la seconde, Oligocène supérieur, est celle des Aegyptopithèques et des Propliopithèques qui voit peut-être naître les grandes lignées de Primates supérieurs ; la troisième, Miocène inférieur, regroupe tous les Dryopithèques, Limnopithèques et quelques autres dont les caractères de Grands Singes s'imposent ; la quatrième, Miocène supérieur, comprend, avec les derniers des Dryopithèques, tous les Primates supérieurs, déjà adaptés à la vie à terre, Ramapithèques, Sivapithèques, Gigantopithèques ; la cinquième est celle, Pliocène, strictement africaine, des Australopithèques, Hominidés bipèdes, cette fois bien caractérisés et la sixième, enfin, est celle, Pléistocène, des derniers Australopithèques et des premiers Hommes.

A travers ces radiations, de multiples itinéraires sont possibles, des longs partant des Propliopithèques, Aegyptopithèques et se frayant une route à travers Dryopithèques, Ramapithèques et Australopithèques et des courts ne commençant guère avant les Australopithèques.

D'importants travaux de biochimie, immunologie, caryologie sont venus en outre depuis quelques années rappeler aux paléanthropologues, à l'aide de nombreux résultats frais, que les Grands Singes africains, Chimpanzés notamment, étaient beaucoup plus proches de nous qu'on ne l'imaginait souvent et qu'il vaudrait mieux retenir les itinéraires courts. L'information est précieuse mais elle ne peut aider à établir ni l'étalonnage chronologique des étapes de notre phylogénie, ni l'âge de l'indépendance de notre lignée ».

Coppens redonne ainsi ses hypothèses de l'évolution de notre lignée et il démontre qu'il est possible de résumer de manière simple, en quelques pages, l'histoire de presque un siècle de travaux en paléontologie. Pour lui, les premiers hommes sont nés en Afrique au Pléistocène, ils y ont été précédés par les Australopithèques.

ANNEXE 14 : CARACTERES DES FOSSILES D'HOMINOÏDES (Senut, 1998, Brunet et al 2004, Science et Vie, H.S. 2006, n° 235, 162 p).

Proconsul :

Parmi les principaux caractères du genre aux espèces à fort dimorphisme sexuel, on peut relever :

- *mandibule* : torus transverse supérieur plutôt fort, absence ou faible développement du torus transverse inférieur et fosse génioglosse orientée vers le bas, corps mandibulaire gracile ;
- *maxillaire* : canal naso-palatin large et foramen incisif large ;
- *crâne* : torus sus-orbitaire continu pratiquement inexistant, jugum des canines prononcé, malaire robuste, museau prononcé ;
- *dents* : émail fin sur les molaires et les prémolaires, incisives supérieures plutôt élargies (les centrales étant un peu plus grandes que les latérales, incisives inférieures hautes et étroites, canines très dimorphes, molaires supérieures à grand hypocône, cingulum lingual prononcé aux molaires supérieures, aux molaires inférieures le bassin du trigonide est large et entouré de 5 cuspides prismatiques avec un grand hypoconulide ;
- *post-crânien* : adaptation à la quadrupédie arboricole et au grimper, probablement occasionnellement bipède ; les espèces plus lourdes sont également plus terrestres (Harrison, 1982 ; Walker et Pickford, 1983 ; Senut, 1989).

Afropithecus

Parmi les caractères les plus importants d'*Afropithecus*, on peut citer :

- *mandibule* : torus transverse supérieur fort ;
- *maxillaire* : museau long, étroit et très saillant ;
- *crâne* : espace interorbitaire large, profil facial rectiligne (en vue latérale), trigone frontal réduit ;
- *dents* : canines en forme de défenses à section circulaire, émail dentaire épaissi, cingulum buccal réduit, incisives centrales protrusives et robustes, incisives latérales très réduites, prémolaires supérieures très larges ;
- *post-crânien* : la morphologie des éléments connus du squelette rappelle celle observée chez *Proconsul* ; la taille est plus grande que celle de *Proconsul heseloni*.

Morotopithecus*

- *mandibule* : torus transverse supérieur marqué.
- *maxillaire* : sinus maxillaire et ethmoïdal bien développé, partie antérieure élargie (dû aux canines fortes chez le spécimen qui est probablement mâle), zygomatique bas ;
- *crâne* : museau très prognathe, palais peu profond, racine de l'arc zygomatique située au niveau de la M² ;
- *dents* : cingulum buccal fort aux molaires, incisives, canines et prémolaires très larges ;
- *post-crânien* : les restes connus (une phalange, 2 fémurs, 2 vertèbres lombaires fragmentaires

* Ce genre est tombé en synonymie, dès 2000, avec *Afropithecus* et il n'est donc plus valide

et 1 complète) suggèrent que *Morotopithecus* pratiquait un grimper vertical. Le fragment de scapula identifié comme Hominoïde appartient à un animal quadrupède terrestre non primate d'assez grande taille (Pickford et al., sous presse). Il n'y a donc aucun caractère attestant d'une mobilité accrue de l'articulation de l'épaule, comme chez les brachioteurs qui se suspendent par les bras, comme cela a été suggéré par Gebo et al. (1997) ou MacLatchy (1995).

Kenyapithecus

- *mandibule* : mandibules robustes à fort torus transverse inférieur, à faible torus transverse supérieur et à fosse génioglosse orientée postérieurement, corps mandibulaire robuste, symphyse mandibulaire fortement proclive, branche montante débutant au niveau de la M_2 et cachant presque toute la M_3 en vue latérale ;

- *maxillaire* : racine de l'arcade zygomatique basse et à position relativement antérieure ;

- *dents* : émail dentaire épaissi, prémolaires larges, cingulum buccal réduit aux dents inférieures et cingulum lingual fortement réduit ou inexistant aux molaires supérieures, prémolaires élargies, M_3 plus grandes que M_2 , usure différentielle marquée sur les molaires, petites cuspides accessoires sur M_3 ;

- *post-crânien* : l'étude du squelette post-crânien suggère que la locomotion était composée d'un mélange de quadrupédie arboricole et terrestre (Sentit, 1989 ; McCrossin et Benefit, 1997).

Le gisement de Ngorora a livré quelques restes fossiles dont le statut est encore discuté. Notamment la M^2 découverte en 1970 (Bishop et Chapman, 1970 ; Bishop et Pickford, 1975) est rapprochée par Hill (1994) des chimpanzés actuels et devrait être placée dans un nouveau genre et une nouvelle espèce d'Hominoidea. Toutefois, l'épaississement marqué de l'émail pourrait indiquer que cette pièce appartient à un Kenyapithèque, comme Leakey (1970) l'avait déjà envisagé, hypothèse confirmée par Pickford et Ishida en 1998.

Otavipithecus

- *mandibule* : hauteur uniforme sur toute la longueur du corps mandibulaire, région incisive très étroite, torus transverse inférieur faible ; espace rétromolaire grand ;

- *crâne* : grands sinus frontaux, torus susorbitaire absent, klinorhynchie présumée modérée, arcades supraciliaires faibles ;

- *dents* : émail fin, cuspides des molaires gonflées, cingulum buccal réduit ou absent aux molaires, molaires carrées, $M_2 > M_3 > M_1$; peu d'usure différentielle sur les molaires.

- *post-crânien* : les caractères de l'atlas, de l'ulna et de la phalange médiane suggèrent une adaptation à la vie arboricole.

Samburupithecus kiptalami

- *maxillaire* : racine de l'arcade zygomatique basse, située au-dessus de la M^2 ; palais très arqué et déprimé ;

- *dents* : émail épais, cuspides gonflées aux molaires, cingulum lingual marqué sur les molaires, prémolaires allongées mésio-distalement, $M^3 > M^2 > M^1$.

Ouranopithecus

Ouranopithecus, comparable en taille à un gorille femelle, présente les caractères suivants :

- *dents* : canine réduite par comparaison avec les grands singes, incisives plus petites que chez *Pan* et *Gorilla*, P₃ arrondie et sans facette aiguisoir, P³ triangulaire et légèrement asymétrique, deux fovea distinctes sur la P4, cingulum réduit voire presque absent, I¹ plus grande que I² (mais moins que chez *Sivapithecus* ou *Pongo*), émail très épais, incisives supérieures proclives.
- *mandibules* : condyle mandibulaire étroit antéro-postérieurement, corps mandibulaire robuste, symphyse mandibulaire à torus transverse supérieur large et torus transverse inférieur marqué ;
- *crâne* : torus supra-orbitaire continu et robuste selon de Bonis et Koufos (1993), mais en fait, pas si fort et de morphologie proche de celle des Pongidae ; dépression glabellaire légère ; distance intra-orbitaire large ; orbites basses et quadrangulaires ; face supérieure plutôt verticale ; large fosse canine et un canal incisif court, fosse incisive large ; morphologie du frontal proche de celle des Dryopithèques

LES PREHUMAINS

- *Espèces* : Saelanthropus tchadensis (Toumaï), Orrorin tugenensis, Ardipithecus kadabba, Ardipithecus ramidus
- *Age* : entre 7 et 4,4 millions d'années (Ma)
- *Volume cérébral* : 350 à 380 cm³ ; pas de crâne pour *Orrorin* ni pour *Ardipithecus*
- *Taille* : Toumaï : 110 à 130 cm ; *Orrorin* : 115 à 125 cm ; *Ardipithecus* : ?
- *Poids* : Toumaï : 25 à 40 kg ; *Orrorin* : 30 à 45 kg ; *Ardipithecus* : ?
- *Locomotion* : bipède
- *Habitat* : Zone boisée, à proximité de l'eau.
- *Date et lieu de découverte* :
 - Toumaï : 2001, découvert par M. Brunet : désert du Djourab (Tchad)
 - Orrorin : 2000, découvert par B. Senut et M. Pickford : formation de Lukeino (Kenya)
 - A. Kadabba : 2001, découvert par Y. Haïlé-Sélassié : moyen Awash (Ethiopie)
 - A. Ramidus : 1992, découvert par T. White : Aramis (Ethiopie)
- *Saelanthropus tchadensis (Toumaï)*

Un crâne déformé quasi complet, deux fragments de mandibule, trois dents isolées provenant d'au moins cinq individus ;

Orrorin : Plusieurs fragments de fémur, une phalange, un fragment d'humérus, deux fragments de mandibule, six dents isolées provenant d'au moins cinq individus ;

A. kadabba : Fragments de mâchoire avec dents, de membres supérieurs et inférieurs, phalanges ;

A. ramidus : Os du bras, dents, fragments de mâchoire inférieure et de la base de deux crânes.

– *Caractéristiques* :

Toumaï : Face peu prognathe, fort bourrelet sus-orbitaire continu ; canines petites et courtes s'usant par la pointe, émail des dents plus épais que chez les chimpanzés mais moins que chez *Australopithecus* ; base du crâne longue et horizontale, crête nucale inclinée vers l'arrière, trou occipital plus avancé que chez les grands singes ;

En juillet 2001, une équipe de paléontologues dirigée par Michel Brunet, professeur à l'université de Poitiers, mettait au jour un crâne fossilisé : celui du plus vieil hominidé. Baptisé *Sahelanthropus tchadensis*, l'individu vivait il y a environ 7 millions d'années, à une époque où la mer Méditerranée abritait encore de larges récifs coralliens et où la chaîne des Alpes était en formation. Plus connu sous le nom de Toumaï - qui signifie « espoir de vie » en langue goran - le crâne, déformé par le temps, était enfoui dans les couches sédimentaires du désert du Djourab au nord du Tchad. Soit à 2 500 km à l'ouest de la vallée du Rift, où la majorité des fossiles de la famille humaine a été mise au jour. Depuis, plusieurs mâchoires de *S. tchadensis* ont été dégagées des terrains tchadiens. Mais, pour le moment, aucun os des membres n'a été décrit : on ne peut donc ni confirmer ni infirmer la bipédie de l'espèce, l'une des caractéristiques les plus importantes de notre lignée, selon certains paléontologues.

Pour l'instant, l'étude du crâne de Tournai et sa reconstitution en trois dimensions laissent supposer que l'espèce était bipède. Le plan orbitaire - celui qui contient les points haut et bas de l'orbite forme en effet avec celui du trou occipital - point de départ de la moelle épinière à partir de la cavité crânienne - un angle d'environ 90°. Une mesure proche des valeurs calculées pour le genre *Homo* - entre 90-105° - et de celles obtenues pour les australopithèques - près de 90° -, mais qui diffèrent de celles des gorilles et des chimpanzés : entre 60° et 70°. De plus, sa face nucale - partie du crâne relative à la nuque -, est très inclinée vers l'arrière comme chez les australopithèques, qui sont des bipèdes avérés, tandis que celle des chimpanzés ou des gorilles est très redressée. D'autres caractères comme sa denture - canine supérieure petite, sans crête aiguisoir et s'usant par la pointe - et sa face raccourcie permettent aussi de le rapprocher du rameau humain. Sa taille était probablement proche de 1,20 m ou 1,30 m et sa capacité crânienne était de l'ordre de 360-380 cm³, comparable à celle des chimpanzés communs

Orrorin: La description suivante d'*Orrorin* est souvent donnée (Science et Vie, 2006)* : taille des dents proche de celle de *sapiens* mais réduite par rapport à celle d'*Australopithecus* ; humérus aplati et phalange longue et incurvée (arboricolisme) ; long fémur dont la partie supérieure est plus fine que la partie inférieure, col du fémur étroit, tête du fémur large, sphérique et tordue vers l'avant (bipédie) ;

À l'est, du côté du Rift africain et plus particulièrement dans la région de Lukeino au Kenya, le milieu était de type tropical humide. Comme Toumaï, *Orrorin* - lui aussi membre du club très fermé des plus anciens hominidés - vivait non loin d'un lac. « Avec *Orrorin*, on a retrouvé des paons, des canards et des flamants », note Martin Pickford (2006). Et comme le paon est un animal de forêt, on en déduit assez facilement que la forêt était présente. De plus, les fossiles végétaux le confirment. « On a trouvé des feuilles, beaucoup de feuilles, des milliers. Mais il est très difficile de déterminer les espèces. En étudiant leur forme, on arrive à déterminer si le milieu était ouvert ou fermé. »

Dans l'eau, outre les poissons, on pouvait observer des hippopotames, des crocodiles et des loutres géantes. « Elles étaient grandes comme un saint-bernard et consommaient des

* Pour une description d'*Orrorin* plus exacte, voir la présentation par ses découvreurs, Senut et Pickford, p203-204

mollusque. L'eau devait donc être très douce. Pour qu'il y ait tant de bivalves, elle ne devait pas être alcaline comme dans les lacs kenyans actuels. Elle était douce en raison des fortes pluies qui quotidiennement arrosaient le milieu". Autour d'Orrorin, il y avait des colobes, des singes à longue queue, mais aussi des animaux plus caractéristiques de milieux ouverts comme des rhinocéros blancs, des zèbres et des antilopes. Et puis il y avait aussi des prédateurs comme le *Dinofelis*, un type de félin proche du léopard. « Orrorin a été mangé. Cela ne fait aucun doute. Les trois individus que nous avons retrouvés avec les fossiles de cochons ont été probablement dévorés. Le léopard est un animal au comportement intéressant : après avoir chassé, il transporte ses proies en haut d'un arbre. Normalement, les hyènes viennent roder en dessous pour récupérer quelques morceaux tombés. Mais de temps en temps, il advient que cet arbre soit placé juste au-dessus de l'eau. Pour le léopard, c'est une place idéale, un endroit sûr. Les os tombent dans l'eau et ne sont pas mangés par les hyènes. Nous avons retrouvé le festin d'un de ces *Dinofelis*" (Pickford, 2006)

Depuis la découverte en 2000 de l'hominidé ancien, *Orrorin tugenensis*, dans les niveaux de 5.7 à 6 millions d'années de la Formation de Lukeino (District de Baringo, Kenya), le nombre de pièces appartenant à ce taxon a doublé. Les prospections ont été poursuivies dans ces terrains et ont été étendues à des niveaux plus anciens, vieux de 12.5 millions d'années, appartenant à la Formation de Ngorora. Cette dernière a livré dans les années 70, une molaire supérieure (M1 ou M2) rapportée au genre du Miocène moyen, *Kenyapithecus* dont les cuspidés sont gonflées et en position centrale. En 1999, une molaire inférieure était récoltée dans les mêmes niveaux ; toutefois, la morphologie de la dent avec son grand bassin central et ses cuspidés périphérisées, apparaît bien différente de celle des Kenyapithèques et ressemble fortement à celle des chimpanzés. Un autre fragment dentaire découvert à Kapsomin dans les mêmes niveaux que ceux où ont été récoltés les restes d' *Orrorin*, présente des caractères bien différents de ceux de ce dernier. La grande taille de la dent, la position des cuspidés dentaires, leur forme relativement acérée, rappelle plus volontiers celles du gorille. Une autre dent trouvée en 2000, initialement rapportée à *Orrorin* appartiendrait en fait à ce deuxième taxon comme le suggèrent sa taille et la forme de la région apicale.

Ces découvertes récentes indiqueraient que plusieurs formes d'hominoïdes ont pu coexister dans le passé, comme c'est le cas aujourd'hui et comme cela avait déjà été démontré pour les sites miocènes du Karamoja (Ouganda) ; en outre, elles suggèrent que la dichotomie entre les grands singes africains et l'homme serait ancienne et non pas récente comme cela est classiquement admis.

Ardipithecus : Les fossiles, fragmentaires et mal conservés, ont d'abord laissé penser à deux sous-espèces d'australopithèques mais la mosaïque de caractères simiens (taille et épaisseur de l'émail des dents) et humains (usure des dents, position du trou occipital) ont poussé les découvreurs à créer deux nouvelles espèces.

Sahelanthropus tchadensis a un ensemble original de caractères anatomiques de la face, de la denture et du basicrâne, qui le sépare nettement des grands singes africains actuels (gorilles et chimpanzés) et indiquerait son appartenance au rameau humain, au sein duquel il se distingue de tous les autres hominidés fossiles décrits jusqu'à ce jour (*Homo*, *Paranthropus*, *Kenyanthropus*, *Australopithecus*, *Ardipithecus* et *Orrorin*). Toumaï appartiendrait à un nouveau taxon. Par ses canines coniques, il est moins dérivé que *Ardipithecus* (4,4-5,8 Ma). Compte tenu du caractère fragmentaire du matériel actuellement publié pour *Orrorin* (5,8 Ma), les comparaisons sont difficiles. Toutefois par sa canine supérieure très semblable à celle d'un chimpanzé femelle, *Orrorin* semble s'éloigner du nouvel hominidé tchadien. Son âge, voisin de 7 Ma, et l'ensemble de ses caractères anatomiques indiquent qu'il est proche du dernier ancêtre commun aux chimpanzés et aux humains (Figure 6)

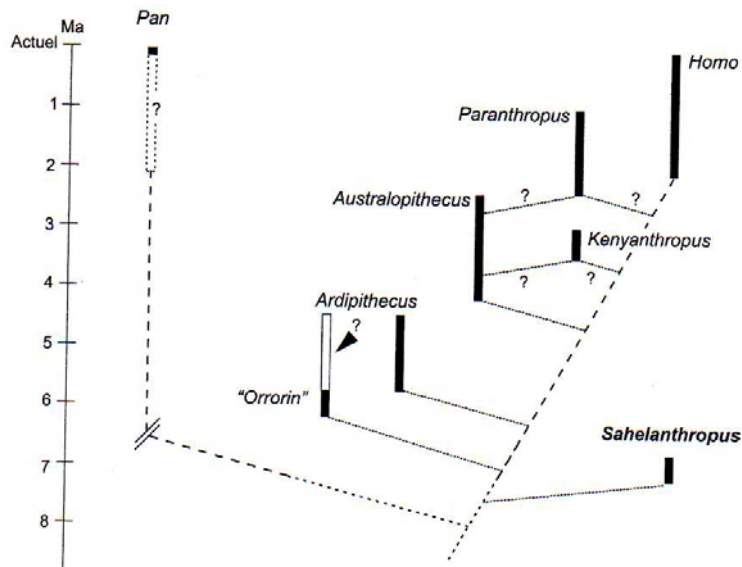


Figure 6. *Sahelanthropus tchadensis*

Il démontre que cette dernière dichotomie est sûrement plus ancienne (au moins 7 Ma) que généralement prévu par la plupart des phylogénies moléculaires.

Australopithecus

- *Espèces* : *Anamensis*, *afarensis*, *bahrelghazali*, *africanus*, *aethiopicus*, *garhi*.
- *Age* : *anamensis* : 4,4 à 3,9 Ma ; *afarensis* : 4,1 à 2,9 Ma ; *bahrelghazali* : 3,5 à 3 Ma ; *africanus* : 3,5 à 2,5 Ma ; *aethiopicus* : 2,7 à 2,3 Ma ; *garhi* : 2,5 Ma (?)
- *Volume cérébral* : 350 à 550 cm³ ;
- *Taille* : 100 à 150 cm ;
- *Poids* : 25 à 45 kg ;
- *Locomotion* : bipède, arboricole
- *Habitat* : Savane arborée
- *Date et lieu de découverte* :
 - *Anamensis* : 1994 ; découvert par M. Leakey : Lac Turkana (Kenya)
 - *Afarensis* (Lucy) : 1974 ; découvert par M. Taïeb, Y. Coppens, et D. Johanson : Hadar (Ethiopie)
 - *Bahrelghazali* (Abel) : 1995 ; découvert par M. Brunet : Koro Toro (Tchad)
 - *Africanus* (Mrs Ples) : 1947 ; découvert par R. Broom : Sterkfontein (Afrique du Sud)
 - *Aethiopicus* (crâne noir) : 1967 ; découvert par C. Arambourg et Y. Coppens : basse vallée de l'Omo (Ethiopie)
 - *Garhi* : 1997 ; découvert par Y. Haïlé-Sélassié ; Bouri-Hata (Ethiopie).

- *Fossiles* : De Lucy, au squelette quasi complet, à Abel, qui n'a pour l'instant révélé que la partie antérieure d'une mâchoire inférieure, le registre fossile des australopithèques est relativement bien documenté. On dispose même de traces de pas, datées de 3,75 Ma, immortalisées dans des cendres volcaniques de la région de Laetoli (Tanzanie).
- *Caractéristiques* : On retrouve chez tous les australopithèques plusieurs caractéristiques : un torus sus-orbitaire, des mâchoires plus puissantes que chez l'homme ou le chimpanzé, et un appareil locomoteur permettant la bipédie. Néanmoins, la grande diversité de leurs caractères laisse supposer qu'ils ne descendent pas d'un même ancêtre commun (groupe paraphylétique).

Paranthropus

- *Espèces* : *Boisei*, *robustus*
- *Age* : entre 2,4 et 1 Ma
- *Volume cérébral* : 475 à 555 cm³ ;
- *Taille* : 100 à 150 cm ;
- *Poids* : 25 à 55 kg :
- *Locomotion* : bipède, arboricole
- *Habitat* : arborée
- *Date et lieu de découverte* :
 - *Boisei* : 1959 ; découvert par M. et L. Leakey : Gorges d'Olduvai (Tanzanie)
 - *robustus* : 1938 ; découvert par, R. Broom : Kromdraai (Afrique du Sud)
- *Caractéristiques* : Les fossiles montrent un dimorphisme sexuel important chez ces espèces, toutes deux bipèdes. Leur important appareil masticatoire indique un régime alimentaire plutôt végétarien. Contemporain d'*Homo habilis*, *boisei* maîtrisait le feu et savait fabriquer des outils rudimentaires.

Kenyanthropus

- *Espèces* : *Platyops*
- *Age* : entre 3,5 et 3,2 Ma
- *Volume cérébral* : 400 à 500 cm³ ;
- *Taille* : 140 cm (?)
- *Poids* : 50 kg (?) :
- *Locomotion* : bipède (?), arboricole
- *Habitat* : savane arborée humide
- *Date et lieu de découverte* :
 - *platyops* : 1998 ; découvert par M. Leakey : Lomekwi (Kenya)
- *Caractéristiques* : Le crâne retrouvé est celui d'un contemporain des australopithèques mais sa face plane, à laquelle il doit son nom, et la taille de ses dents le rapprochent d'un des premiers représentants du genre *Homo* : *Homo rudolfensis*.

Homo habilis et Homo rudolfensis

- *Espèces* : *Homo habilis* et *homo rudolfensis*
- *Age* : entre 2,4 et 1,6 Ma
- *Volume cérébral* : 510 à 750 cm³ ;
- *Taille* : 115 à 140 cm ;
- *Poids* : 30 à 50 kg :
- *Locomotion* : bipède
- *Habitat* : savane arborée
- *Date et lieu de découverte* :
 - *Habilis* : 1960 ; découvert par L. Leakey : Gorges d'Olduvai (Tanzanie)
 - *rudolfensis* : 1972 ; découvert par, R. Leakey. Koobi Fora (Kenya)
- *Fossiles* : *Habilis* : crâne partiel, mandibule, pied complet, phalanges, main et poignet ; *rudolfensis* : fragments de crâne, quelques fragments post-crâniens.
- *Caractéristiques* : d'abord classé dans la même espèce qu'*habilis*, *rudolfensis* a une morphologie générale plus massive. Les fossiles des deux espèces témoignent d'une bipédie plus humaine conjuguée à une aptitude pour la suspension. Leurs faces, au prognathisme réduit, ont quelques différences : front incliné avec torus sus-orbitaire chez *habilis*, front fuyant sans bourrelet marqué chez *rudolfensis*. La découverte d'outils à proximité des fossiles constitue les premières traces d'une industrie lithique humaine (oldowayan, premier grand âge de pierre, vers 2,5 Ma).

Homo ergaster et homo georgicus

- *Espèces* : *Homo ergaster* et *homo georgicus*
- *Age* : entre 2 et 1 Ma
- *Volume cérébral* : 700 à 850 cm³ ;
- *Taille* : 145 à 170 cm ;
- *Poids* : 50 à 65 kg :
- *Locomotion* : bipède exclusif
- *Habitat* : savane et plaine
- *Date et lieu de découverte* :
 - *georgicus* : 1991 ; découvert par D. Lordkipanidze : Homme de Dmanisi (Georgie)
 - *ergaster* : 1971 ; découvert par, R. Leakey. Koobi Fora (Kenya)
- *Fossiles* : *georgicus* : deux crânes, une mandibule, un métatarse et plusieurs fragments du squelette post-crânien appartenant à quatre individus au moins ; *ergaster* : plusieurs restes, dont le squelette quasi complet d'un spécimen mâle âgé de 12 ans (adolescent de Turkana, -1,6 Ma)

- *Caractéristiques* : son crâne long et plat ainsi que sa mandibule massive ont fait de *georgicus* un groupe différent de celui d'*ergaster*, à l'os frontal plutôt arrondi et à la mâchoire gracile. Si *georgicus* est présent en Eurasie dès 1,8 Ma, il semble qu'*ergaster* soit le premier à consommer régulièrement de la viande, ce qui l'aurait poussé à poursuivre les troupeaux hors d'Afrique. Son cerveau volumineux lui permet d'inventer une technique de taille impliquant la symétrie (biface) que l'on va retrouver au Proche-Orient.

Homo erectus

- *Espèces* : *Homo erectus*
- *Age* : entre 1,9 et 0,3 Ma
- *Volume cérébral* : 800 à 1300 cm³ ;
- *Taille* : 150 à 170 cm ;
- *Poids* : 45 à 80 kg :
- *Locomotion* : bipède exclusif
- *Habitat* : savane, steppe et forêt
- *Date et lieu de découverte* :
 - *erectus* : 1891 ; découvert par E. Dubois : Trinil (Ile de Java Indonésie)
- *Fossiles* : nombreux crânes partiels et complets, mandibules, dents, peu d'éléments post-crâniens.
- *Caractéristiques* : Il est le premier à maîtriser le feu, on pense même qu'il savait nager. *Erectus* est un nom qui a longtemps prévalu pour caractériser les premiers migrants. Aujourd'hui, les divergences de caractères (capacité cérébrale, géométrie du crâne, robustesse des mâchoires) observées sur les fossiles de l'ancien monde limitent son utilisation aux seules espèces asiatiques (sinanthrope en Chine et pithécantrope en Indonésie à 1,8 Ma et peut-être à *H. floresiensis*). Les espèces africaines anciennes sont, elles, reliées à *ergaster*. Les fossiles européens des contemporains d'*erectus* (*antecessor* et *heidelbergensis*) correspondent probablement aux ancêtres des néandertaliens alors que certains représentants africains (*rhodesiensis*), plus récents, pourraient être à l'origine des sapiens actuels. On parle encore de "sapiens archaïques" ou bien d' "erectus évolués" pour caractériser ces espèces.

Homo neandertalensis

- *Age* : entre 300 000 et 28000 ans
- *Volume cérébral* : 1200 à 1700 cm³ ;
- *Taille* : 155 à 175 cm ;
- *Poids* : 70 à 90 kg :
- *Locomotion* : bipède exclusif
- *Habitat* : Europe, proche-orient

- *Date et lieu de découverte* :
 - 1856 ; découvert par J.K. Fuhlrott : vallée de Néander (Allemagne)
- *Fossiles* : les premières découvertes font état d'un crâne d'enfant (1838, relié à Neandertal en 1936) puis d'une calotte crânienne, de deux fémurs, des os du bras, d'un morceau de bassin et de quelques autres éléments fragmentaires. Aujourd'hui, on dispose de fossiles complets ou reconstitués.
- *Caractéristiques* : *Neandertalensis* est morphologiquement très proche de *sapiens* à ceci près qu'il possède un fort bourrelet sus-orbitaire, un front fuyant et une capacité cérébrale en moyenne plus importante que celle de l'homme moderne dont il est un cousin, non un aïeul et avec lequel il aurait partagé ses territoires. Il développe une industrie lithique évoluée (moustérien) et enterré ses morts, ce qui tend à prouver des capacités cognitives et d'abstraction proches des nôtres. Bien adapté au climat rude d'Europe, il disparaît néanmoins il y a 28 000 ans environ.

Homo sapiens

- *Age* : à partir de 200 000 ans
- *Volume cérébral* : 1100 à 2000 cm³ ;
- *Taille* : 155 à 175 cm ;
- *Poids* : 30 à 50 kg ;
- *Locomotion* : bipède
- *Habitat* : tous les climats, sur tous les continents
- *Date et lieu de découverte* :
 - 1868 ; découvert par L. Lartet : abri de Cro-Magnon (France)
- *Fossiles* : les premiers fossiles (cinq squelettes, attribués à trois hommes, une femme et un enfant) reliés à l'industrie lithique dite aurignacienne datent de -35000 ans environ. Le catalogue s'est agrandi et a surtout vieilli avec les crânes et les sépultures complètes retrouvés notamment en Afrique de l'Est.
- *Caractéristiques* : Crâne volumineux en forme de maison, front droit, arcade sourcilière réduite, mandibule gracile parabolique avec apparition d'un menton, émail des dents épais... Telles sont les principales caractéristiques de *sapiens*, seul représentant actuel du genre humain. Ses plus anciennes traces, retrouvées le long du rift éthiopien, remontent désormais à -195 000 ans. On pense aujourd'hui que tous les hommes actuels sont issus d'une population qui aurait quitté l'Afrique il y a environ 100 000 ans et s'est approprié toute la planète, développant sans cesse de nouvelles techniques de chasse, de pêche, de navigation. Sa sédentarisation et la maîtrise de l'élevage et de l'agriculture vont asseoir définitivement sa suprématie.

L'HOMME DE FLORES

L'homme de Flores est un nouveau venu. Il vivait à l'est de Java en Indonésie, sur l'île de Flores, il y a 90 000 ans. Puis, vers 12000 av. J.-C., ses traces disparaissent. Nommé *Homo floresiensis* par ses découvreurs, il bouscule l'univers de la paléontologie. Dans les faits, la mise au jour des premiers fossiles, dont un crâne presque complet, date de 2003 et leur

publication de l'automne 2004. Le monde découvre le «visage» d'un petit homme surnommé « hobbit » ou plus scientifiquement "LB1", d'à peine un mètre et doté d'un cerveau de la taille d'un pamplemousse - soit une capacité crânienne de 380 à 400 cm³. L'individu, peut-être une femme, gisait non loin d'outils en pierre, de restes d'éléphants nains et de dragons de Komodo. Dans la communauté scientifique, les esprits s'agitent, les critiques fusent et les questions s'empilent. Pourquoi avoir créé une nouvelle espèce ? D'où viendrait-elle ? Comment a-t-elle évolué... ?

La question du volume cérébral

Une espèce du genre Homo peut-elle présenter un cerveau si petit ? Était-elle assez intelligente pour façonner et utiliser des outils pour la pratique de la chasse ou la cuisson des aliments ?

Rappelons qu'aujourd'hui aucune population humaine ne possède un cerveau de ce volume. Quoique de petite taille, les pygmées ont une capacité crânienne comparable à celle des autres populations humaines, soit un volume compris entre 1 100 et 2 000 cm³. Pour les plus anciens Homo - *Homo habilis* - la valeur est proche de 600 cm³, elle est de 550 cm³ pour les australopithèques. Flores, avec ses 400 cm³, était-il une bizarrerie ? Un *Homo sapiens* atteint de microcéphalie, une maladie où la tête a une petitesse excessive par rapport à des individus de même âge et de même sexe ? Une espèce ayant évolué vers le nanisme en raison de son isolement insulaire ?

Un élément de réponse fut publié au printemps 2005. Une étude détaillée du crâne d'*Homo floresiensis* suggérait que, malgré sa petite boîte crânienne, l'espèce possédait des capacités cognitives avancées. L'équipe dirigée par le neuropaléontologue Dean Falk (2006) a comparé l'intérieur du crâne du "Hobbit", reconstitué virtuellement en 3D, avec ceux d'espèces différentes : *H. erectus*, chimpanzé et *H. sapiens* actuels (dont une femme pygmée adulte et une personne européenne atteinte de microcéphalie). L'étude montrait que le cerveau de l'homme de Flores possédait de larges lobes temporaux, des régions associées à l'écoute et la compréhension du langage. De plus, les importantes circonvolutions de ses lobes frontaux suggèrent qu'il était capable de planifier ses actions et donc de créer des outils. Autre remarque : son crâne n'a pas les caractéristiques de l'individu souffrant de microcéphalie. L'homme de Flores était donc petit et intelligent. « Vraiment ? », ont rétorqué d'autres spécialistes. Et l'allemand Jochen Weber (2006) et ses collaborateurs ont publié une étude prouvant le contraire, que l'homme de Flores est atteint de microcéphalie... Ils démontrent, en outre, que son volume crânien est compris dans l'éventail des variations observées chez les microcéphales actuels, entre 280 et 591 cm³. Les chercheurs notent cependant l'extrême hétérogénéité morphologique des crânes étudiés.

Fin 2005, face à la levée de boucliers, les supporters d'*H. floresiensis* font part de l'existence d'autres ossements, dont une mandibule estimée à 15 000 ans et morphologiquement proche de la première. Ils soulignent qu'ils ont la preuve que le premier spécimen, LB1, n'est pas une tare. Pourtant, son humérus reste étonnant, différent de tout ce que l'on connaît chez les hominidés ou chez les grands singes. Alors était-il malade ou non ? L'absence de menton, l'épaisseur des os, la ressemblance des membres avec ceux des australopithèques... Comme le note Zeitoun (2006), « *le nanisme hypophysaire est une pathologie récessive rare qui s'exprime d'autant plus que la population est endogame et isolée, comme sur une île. La caractéristique de cette maladie est que tout le squelette est réduit harmonieusement. Donc la multiplicité des individus ne permet pas de trancher entre pathologie et nouvelle espèce. C'est le grand paradoxe de ce cas : d'habitude, la découverte de plusieurs individus différents renforce l'hypothèse d'une nouvelle espèce* ».

Tout récemment, Richards (2006) a développé des arguments en faveur de l'hypothèse que *H. floresiensis* représente un variant d'*H. sapiens* possédant une modification de l'axe de l'HILGF (facteur de croissance I de l'hormone semblable à l'insuline) combinée à une mutation du gène de la famille MCPH (microcéphaline : un gène dont la mutation entraîne une microcéphalie dans l'espèce humaine).

En définitive chaque chercheur semble avoir sa théorie sur la question. Les tenants d'un individu malade voient en lui un *H. sapiens*. D'autant plus que, dans la région, certains individus, sont beaucoup plus petits que la moyenne, avec une taille comprise entre 1,30 m et 1,40 m ; aujourd'hui, les estimations de la taille du Hobbit sont proches de 1,15 m à 1,30 m. Les objets lithiques compris dans la couche géologique fouillée pourraient avoir été façonnés par des populations humaines modernes, qui à l'époque avaient colonisé une large partie du globe - y compris l'île de Flores ; l'Australie, par exemple, était déjà colonisée il y a 60 000 ans. Et personne n'a encore précisément daté le crâne au carbone 14, ce qui permettrait de savoir si le Hobbit vivait à Florès il y a 12 000 ans.

Pour les tenants de son appartenance à une nouvelle espèce, il faut écrire son histoire et son évolution. Il y a 20 000 ans, *H. sapiens* était sur l'île de Bornéo. *H. erectus* aurait disparu de l'île de Java il y a 25 000 ans.... L'équipe de Morwood (2006), le paléontologue qui a dirigé les fouilles, a longtemps supposé qu'il avait évolué à partir d'*Homo erectus*. Aujourd'hui, une origine plus ancienne semble être privilégiée. « *Compte tenu de l'avancée des travaux actuels sur les fossiles, la pathologie reste possible mais ce peut être aussi une autre espèce qui a évolué dans son coin* ». Pour Zeitoun (2006), tout est possible. « *On peut penser aux hommes de Solo, décrits par certains comme des erectus évolués et par d'autres comme une nouvelle espèce ou des sapiens archaïques. On a des entités biologiques différentes, des créneaux chronologiques différents, que seule relie la zone géographique. La question qui se pose est donc celle-ci : l'homme de Flores était-il une troisième émanation de processus évolutifs locaux ? Est-ce un descendant direct des hommes les plus anciens ou des plus récents ? A voir.* »

D'où vient *H. floresiensis* ?

Pour l'heure, si l'on ne sait pas de qui dérive *H. floresiensis*, une hypothèse retenue quant à sa petite taille est celle du nanisme insulaire. Chez certaines espèces de mammifères ayant colonisé des îles, on a observé une tendance à rapetisser. Pourquoi un hominidé n'aurait-il pu faire de même ? Si tel est le cas, un concept clé de notre évolution est remis en cause : le genre *Homo* n'aurait donc pas toujours vu la taille de son cerveau grandir au cours du temps...

Quant à la question de la colonisation de l'île, elle passe au second plan des préoccupations scientifiques car toutes sortes d'espèces animales ont réussi à coloniser les îles et aucune ne savait construire de bateaux. « *D'après les géologues conventionnels, Flores aurait toujours été une île, explique Zeitoun (2006). Mais elle est sur un arc volcanique. Si vous rajoutez une période de glaciation qui fait baisser le niveau de la mer et des mouvements tectoniques verticaux importants qui, par ailleurs, engendrent une érosion forte générant une grande quantité de sédiments, alors des ponts temporaires ont pu exister. Ce qui compte c'est peut-être davantage la fréquence des changements de ligne de côte que leur amplitude. Le tsunami de décembre 2004 a fait reculer les côtes d'une dizaine de mètres. C'est instantané à l'échelle géologique. Mais on peut très bien imaginer que ces populations puissent aussi naviguer. Qui sait ?* »

Alors l'homme de Flores est-il une découverte scientifique majeure ou une erreur ? L'avenir nous le dira.

ANNEXE 15 :

LES GRANDS SINGES FOSSILES, LES HOMINOIDAE DU PLIOCENE ET LA DICHOTOMIE D'UNE DIVERGENCE (Senut, 1998).

a) Les grands singes fossiles oligo-miocènes.

1. Oligocène supérieur (Tableau 9)

« Les plus vieux Hominoidea attestés aujourd'hui proviennent de niveaux de l'Oligocène supérieur découverts à Lothidok Hills dans l'ouest Turkana. En 1948, une expédition de l'Université de Berkeley y découvrait un fragment de maxillaire droit et une canine supérieure gauche qui furent attribués à *Proconsul (Xenopithecus) hamiltoni* par Madden, en 1980. Une ré-étude des pièces anciennes et une comparaison avec des pièces nouvellement découvertes par Leakey et al. (1995), ont montré que la morphologie des pièces de Lothidok est différente de celle de *Proconsul* et des pièces provenant de Koru (Kenya), attribuées par Hopwood à *Xenopithecus* en 1933 (Hopwood, 1933 a et b). Ceci a conduit les auteurs à proposer le genre nouveau, *Kamoyapithecus*, dans la combinaison nouvelle *Kamoyapithecus hamiltoni*. Une datation a été possible sur des basaltes encaissant les niveaux fossilifères et ont donné un âge compris entre 27,5±0,3 Ma et 24,2±0,3 Ma (Boschetto et al. 1992).

2. Miocène inférieur (-21 à -17,5 Ma) (Tableau 9)

Dès la base du Miocène inférieur (vers 21 à 23 millions d'années environ), les grands singes sont connus à Meswa Bridge, au Kenya, où ils sont représentés par *Proconsul major*. C'est ce même genre que l'on retrouve entre 20 et 18 millions d'années en Ouganda, à Napak (Bishop, 1958, 1963, 1964 ; Pickford et al., 1986a), et au Kenya dans des gisements de la Nyanza Rift Valley, comme Koru, Songhor et Legetet (Pickford, 1991). Au début des années 90, Simons (1994) découvrait au Wadi el Mogharà, en Egypte, les restes du premier primate Hominoïde connu sur le site et, plus récemment, des travaux de la Palaeontology Expedition to South Africa ont conduit à la découverte du premier Hominoidea de la zone sub-équatoriale (Senut et al. 1997). Classiquement décrits exclusivement en Afrique orientale, il apparaît bien que les Hominoidea étaient largement répandus au Miocène inférieur et qu'ils avaient, déjà à l'époque, une répartition panafricaine. A la fin du Miocène inférieur (vers 17,5 millions d'années environ), les grands singes semblent se diversifier assez rapidement car ils sont largement répandus sur le continent africain (Afrique orientale, Egypte et Afrique du Sud)».

Tableau 9. Chronologie des gisements à Hominoidea du Miocène d'Afrique orientale (Senut, 1998).

Age	Assemblages	Gisement	Taxon représenté
en Ma	fauniques		
7,5 - 6,0	P VII	Lukeino	<i>Australopithecus</i> [?]
11,0 - 7,5	P VI	Lothagam	<i>Australopithecus</i>
		Samburu	<i>Samburupithecus</i>
12,5 -	P V	Ngorora	<i>Kenyapithecus?</i>
14,5 -	P IV	Fort Ternan	<i>Kenyapithecus</i>
16,0 -	P III b	Aka-Aiteputh	<i>Kenyapithecus</i>
		Maboko	<i>Kenyapithecus</i>
17,5 -	P III a	Moroto	<i>Morotopithecus</i>
		Kalodirr	<i>Afropithecus</i>
19,0 -	P II	Rusinga	<i>Proconsul</i>
21,0 -	P I	Koru	<i>Proconsul</i>
		Legetet	<i>Proconsul</i>
		Songhor	<i>Proconsul</i>
		Napak	<i>Proconsul</i>
23,0-21,0	PRE-I	Meswa Bridge	<i>Proconsul</i>
25,0	Oligocène	Lothidok Hills	<i>Kamoyapithecus</i>

« Plusieurs genres ont été reconnus, mais c'est le genre *Proconsul* qui est le mieux représenté (Andrews, 1978 ; Andrews et al., 1981 ; Pickford, 1983 ; Pickford et al., 1986a ; Harrison, 1982 ; Gommery et al.).

Proconsul. Découvert en 1928 sur le-site de Koru, le genre *Proconsul* fut créé par Hopwood en 1933 (Hopwood, 1933a) et décrit plus précisément la même année par le même auteur (Hopwood, 1933b). On en connaît aujourd'hui 3 ou 4 espèces, selon les auteurs : *Proconsul africanus* (Hopwood 1933), *Proconsul nyanzae* (Le Gros Clark et Leakey 1950, *Proconsul heseloni* (Walker et al. 1993), *Proconsul major* (Le Gros Clark et Leakey, 1950). Les différentes espèces correspondraient à des variations de taille et de poids, mais aussi à des proportions relatives différentes des dents antérieures. Toutefois, les opinions concernant la systématique des *Proconsul* divergent parmi les spécialistes. En effet si, pour certains, seul *Proconsul nyanzae* aurait vécu à Rusinga (Pickford, 1986a) et *Proconsul heseloni* en serait la femelle, pour d'autres, les différences observées ne relèvent pas du dimorphisme sexuel, mais bien d'une différence spécifique (Walker et al., 1993).

La pièce du Wadi el Moghara. L'extrémité distale d'humérus provenant du Wadi Moghara (Simons, 1994) est, sans conteste, un grand singe dont la morphologie cranio-dentaire nous est encore inconnue. Elle n'a encore été attribuée à aucun taxon, mais il fait peu de doute qu'il s'agisse d'un genre nouveau en raison de ses nombreuses différences avec *Aegyptopithecus* et *Proconsul*. La diaphyse est assez courte, massive et présente encore un foramen entépicondylien. Toutefois, la morphologie de sa palette humérale, avec une articulation en forme de bobine, rappelle *Proconsul* d'Afrique orientale et les Hominoïdes ultérieurs.

L'Hominoidea de Ryskop (Afrique du Sud). C'est sur la mine de diamants d'Avontuur que fut découverte à l'automne 96 une dent d'un grand singe fossile (M¹ ou M²) (Senut et al., 1997). Cette molaire fragmentaire se caractérise par sa taille assez grande et son émail épaissi, des tubercules dentaires bas et émoussés qui rappellent la morphologie observée chez *Samburupithecus* du Miocène supérieur du Kenya.

3. Miocène moyen (-17,5 à -11 Ma) (Tableau 9)

Dans les niveaux les plus anciens (17,5 à 17 Ma environ), on trouve *Afropithecus* à Kalodirri au Kenya (Leakey et Leakey, 1986 ; Leakey et al., 1988), *Morotopithecus* à Moroto en Ouganda (Gebo et al., 1997 ; Pickford et al.) et *Heliopithecus* à Ad Dabtiyah en Arabie Saoudite (Andrews et Martin, 1987).

Dans les niveaux de 15 à 11 Ma, c'est en Afrique orientale que les gisements à grands singes fossiles sont les plus nombreux (Maboko, Fort Ternan, Alca Aiteputh, Ngorora au Kenya) ; mais on les connaît aussi en Afrique australe (Berg Aukas en Namibie). Ils sont représentés par le genre kenyan *Kenyapithecus*, présent vers 14-15 millions d'années, et le genre namibien *Otavipithecus*, vieux de 12 à 13 millions d'années.

En ce qui concerne *Morotopithecus*, nous n'adoptons pas ici l'hypothèse d'un âge ancien de plus de 20 millions d'années publié par Gebo et al. (1997) et, ce, pour plusieurs raisons : les basaltes de Moroto sont très altérés et l'analyse peut avoir été biaisée de ce fait ; de plus, l'association faunique donne un âge plus jeune et plus proche de 17 millions d'années que de 20 millions d'années (Pickford et al. 1986b).

Afropithecus. Représenté par une seule espèce en Afrique orientale, *Afropithecus turkanensis* est connu par un museau très bien conservé (Leakey et al., 1988). Pour certains auteurs, l'espèce *Heliopithecus leakeyi* décrite par Andrews et Martin (1987) sur un fragment de maxillaire trouvé à Ab Dabtiyah en Arabie Saoudite en 1978 (Andrews et al., 1978) pourrait en être synonyme. Jusqu'à l'année dernière, il y avait une sorte de consensus pour rapporter à ce même genre le fameux palais de Moroto en Ouganda et certains auteurs y voyaient même une variation spécifique par rapport à la pièce arabe (Andrews et Martin, 1987 ; Andrews et al., 1997). Il semble aujourd'hui qu'on ne puisse pas laisser dans ce genre les grands singes fossiles de Moroto.

Morotopithecus. Sur un des sites de Moroto, en Ouganda, Bishop découvrait entre les années 1961 et 1965 des restes de grands singes fossiles (Bishop, 1963, 1964). Ces derniers furent attribués à *Proconsul major* par Pilbeam (1969), mais cette hypothèse fut débattue et leur statut devint moins clair. Plus récemment, ils furent rapportés à *Afropithecus* (Leakey et al., 1988), hypothèse qui a été suivie par de nombreux chercheurs jusqu'à ces dernières années. En 1994, une équipe américaine annonçait la découverte de nouveaux fragments sur le même site et c'est sur le matériel ancien récolté par Bishop, augmenté de quelques fragments (qui se recollent avec les spécimens trouvés dans les années 60), que Gebo et al. (1997) proposèrent de créer un nouveau genre et une nouvelle espèce, *Morotopithecus bishopi*.

Malgré le grand tapage médiatique fait lors de la publication de *Morotopithecus*, considéré par ses inventeurs comme le plus ancien ancêtre commun aux grands singes africains et à l'homme, l'âge de ce dernier est encore discutable et ses adaptations locomotrices, liées à l'origine du redressement, ne sont pas aussi claires. Dans l'état actuel de nos données, *Proconsul* reste probablement le grand singe fossile le plus généraliste.

Kenyapithecus. On connaît deux espèces de *Kenyapithecus* : *K. wickeri* et *K. africanus*. *Kenyapithecus wickeri*, découvert sur le site de Fort Ternan par Leakey en 1960, fut décrit par le même auteur en 1961 (1962) : l'hypodigme de l'espèce était composé de deux fragments de maxillaires (un maxillaire gauche sur lequel fut recollée ultérieurement une canine, les racines de la P³, P⁴, M¹, M² et un maxillaire droit portant M¹⁻²) et d'une M2 isolée. Plus tard, des dents isolées furent décrites par Leakey (1967, 1968) et Andrews (1971). *Kenyapithecus africanus* regroupe des pièces provenant de Rusinga (mais plus probablement de Maboko, Pickford, comm. pers.) qui furent attribuées à *Sivapithecus africanus* par Le Gros Clark et Leakey en 1950 ; des pièces découvertes à Maboko et Majiwa au Kenya (Pickford, 1985,

1986b, 1986d ; Benefit et McCrossin, 1989 ; McCrossin et Benefit, 1993, 1997). Des restes dentaires kenyans provenant de Muruyur (Pickford, 1988 ; Brown et al., 1991) et de Aka-Aiteputh près de Nachola (Ishida et al., 1984 ; Pickford, 1985) pourraient également appartenir à cette dernière espèce, comme celles de Nyakach, et de Kaloma dans l'ouest kenyan (Pickford, 1982, 1986c). De plus, le genre *Kenyapithecus* pourrait aussi être présent à Ngorora au Kenya. Enfin, des grands singes fossiles découverts à Pasalar et Çandir en Turquie, attribués à des Kenyapithèques, (Tekkaya, 1974 ; Alpagut et al., 1990) pourraient peut-être appartenir à des formes de Sivapithèques ou de Griphopithèques. Plus récemment, les travaux de McCrossin et Benefit (1997) suggèrent que les deux espèces kenyanes pourraient être synonymes, car la variation mise en évidence dans les caractères crâniens et postcrâniens n'est pas plus importante que celle observée chez les hominoïdes actuels. Toutefois, ces auteurs ne valident pas la synonymie en raison du faible échantillon fossile provenant de Fort Ternan (Senut, 1998).

Otavipithecus. Dans le nord de la Namibie, s'étend une ceinture de dolomites protérozoïques, les dolomites d'Otavi, entaillées de fissures remplies secondairement de restes animaux et végétaux (qui forment aujourd'hui des brèches fossilifères) et où a cristallisé du minerai de vanadium. Lors de l'exploitation de ce dernier, les restes dolomitiques et les brèches fossilifères ont été rejetés (Pickford, 1993). Les restes d' *Otavipithecus namibiensis* récoltés dans des dépôts du Miocène moyen à Berg Aukas consistent en une demi-mandibule (Conroy et al., 1992 ; Pickford et al., 1994), un frontal (Pickford et al., 1997) et des restes du squelette (Conroy et al., 1996 ; Senut et Gommery, 1997).

4. Le Miocène supérieur (-11 et -5,5 Ma)

Samburupithecus kiptalami. Un fragment de maxillaire gauche portant l'alvéole de la canine, les P³⁻⁴, et les M¹⁻³, découvert par Ishida et son équipe en 1984 au Kenya (Ishida et al., 1984 ; Pickford, 1985), vient d'être attribué à un nouveau genre et nouvelle espèce d'Hominoidea, *Samburupithecus kiptalami* (Ishida et Pickford, 1998). Cette pièce a été médiatisée sous le nom de *Motopithecus* qui est invalide, car utilisé sans diagnose et sans espèce-type. Par sa taille et la pneumatisation de la racine antérieure de l'arcade zygomatique, le fossile se rapproche du gorille actuel mais en est différent par la plupart de ses caractères.

Hominoidea indet. de Lothagam. Un fragment de mandibule, où l'alvéole de la P₄, la M₁ et la racine distale de la M₃ étaient conservées, fut découvert en 1967 et publié par Patterson en 1970 (Patterson et al., 1970) sous le nom *Australopithecus cf. africanus* en raison de sa taille et de sa morphologie. Une ré-étude du spécimen par Eckardt, en 1977, conduisait ce dernier à rapprocher la pièce des Dryopithèques. Puis White (1986) précisait les nombreuses ressemblances avec *Australopithecus afarensis*, notamment sur la morphologie du torus transverse inférieur et la dépression de la surface latérale de la mandibule. Il précisait également que la morphologie générale était très primitive. La même attribution a été proposée par Hill et al. (1992). Mais, en l'absence d'éléments plus complets, il est raisonnable de rapporter le spécimen à un Hominoidea *indet.*

Hominoidea indet. de Lukeino. Une molaire inférieure (M₁ ou M₂) fut découverte en 1975 sur le site de Lukeino au Kenya et fut rapprochée des Hominidae par Andrews (dans Pickford, 1975). Corruccini et McHenry (1980) mettaient en évidence des ressemblances avec le chimpanzé. Dans un article plus récent, Hill et Ward (1988) attribuaient le spécimen à un Hominidae très ancien et en faisaient un ancêtre commun aux hommes et aux chimpanzés. Cette dent, isolée, ne peut raisonnablement pas être attribuée systématiquement ».

Tableau 10. Chronologie des gisements à Hominoidea pliocènes d'Afrique orientale.

Age en Ma	Gisement	Taxon
2,8 - 3,2	Hadar	<i>Australopithecus antiquus</i> + <i>Praeanthropus</i>
3,6 - 3,8	Laetoli	<i>Praeanthropus</i>
3,2 - 4,1	Kanapoi, Allia Bay	<i>Praeanthropus</i>
3,6 - 4,4	Fejej	<i>Australopithecus antiquus</i> ?
4,4	Aramis	<i>Ardipithecus ramidus</i>
4,5	Tabarin	<i>Ardipithecus ramidus</i> ?
5,1	Chemeron N ext.	Hominoidea indet.

« La Formation de Chemeron, dans le Bassin du lac Baringo au Kenya, comprend deux niveaux fossilifères dont chacun a livré des restes d'hominoïdes fossiles : un niveau inférieur daté de 5,1 millions d'années environ où les restes d'un hominoïde indéterminé ont été découverts et un deuxième plus récent vieux de moins de 2 millions d'années, qui a livré un temporal droit fragmentaire d'un Hominidae dont l'attribution systématique n'est pas encore éclaircie. Les hominoïdes plus anciens consistent en une extrémité proximale d'humérus découverte en 1980 à Chemeron Extension Nord (Pickford et al., 1983 ; Senut, 1983) et une mandibule mise au jour en 1984, plus connue sous le nom de mandibule de Tabarin (Hill, 1985). L'humérus a été rapproché des Hominidés et en particulier d'*Australopithecus afarensis* (Pickford et al., 1983 ; Hill & Ward, 1988), mais l'aspect fragmentaire de la pièce suggère qu'elle pourrait tout aussi bien appartenir à un Hominoidea non-humain (Senut, 1983). Quant à la mandibule, elle a été attribuée à plusieurs reprises à *Australopithecus afarensis* (Hill, 1985 ; Hill et Ward, 1988), en particulier sur la base du corps mandibulaire large, mais bas et la morphologie de sa surface linguale. Toutefois, la pièce est plus petite que celles classiquement attribuées à *Australopithecus afarensis* ; en outre, ses rapports métriques semblent rapprocher la M₂ de *Proconsul africanus* (Hill, 1994). Plus récemment, Hill (1998) souligne, sur la base d'un émail fin et de molaires étroites, la proximité de cette même pièce d'*Ardipithecus ramidus*. Pour cet auteur, le spécimen serait le plus ancien Hominidé, car légèrement plus vieux que les pièces provenant d'Aramis en Ethiopie. Mais il paraît encore bien délicat de statuer sur son attribution systématique et sa position phylogénétique » (Tableau 10).

Nous entrons, maintenant, dans la période des plus anciens Hominidae africains s'étendant de 4,5 à 3 millions d'années.

D'après Senut « Les pièces dont la morphologie est la plus proche de celle des hominidés classiques sont présentes vers 4 à 5 millions en Afrique orientale avec les Australopithèques dont on reconnaît classiquement plusieurs espèces : *Australopithecus anamensis*, *A. afarensis* et peut-être *Ardipithecus ramidus* (Asfaw, 1987 ; Asfaw et al., 1991 ; Fleagle et al., 1991 ; Leakey et al., 1995 ; Johanson et al., 1978 ; White et al., 1994, 1995).

Le cas d'Ardipithecus ramidus : Hominidae ou pas ? En 1992, Tim White et son équipe découvraient dans le Middle Awash en Ethiopie des fragments de mâchoires rapportés à un Hominidae (White et al., 1994, 1995). Les restes fossiles proviennent de plusieurs niveaux stratigraphiques, dont seul un, à la base, a fourni une date radiométrique nette. Les principaux caractères qui isolent *Ardipithecus* des autres espèces sont la morphologie du temporal et la morphologie des dents qui, en outre, portent un émail fin relativement et absolument aux molaires et aux canines. Les mesures effectuées sur les dents sont très proches, voire incluses,

dans la variation des chimpanzés nains actuels (White et al., 1994). L'Ardipithèque est-il donc un vrai Hominidae possédant de nombreuses convergences avec les grands singes non-humains ? Est-il un grand singe qui a développé parallèlement des caractères plus humains ? Pourquoi l'Ardipithèque ne serait-il pas un ancêtre des chimpanzés et des gorilles ? Le débat est largement ouvert, surtout que les pièces sont très fragmentaires. Il faut préciser que, si l'homme et les grands singes africains ont un ancêtre commun, il est évident que plus on se rapproche de la souche, plus il est difficile d'isoler les caractères simiesques des humains. D'où le débat scientifique intense. Les auteurs ont annoncé à plusieurs reprises qu'ils avaient un squelette pratiquement complet d'*Ardipithecus* mais, depuis l'annonce en 1994, rien n'a été publié. Nous attendons avec impatience la description des caractères du squelette qui permettront peut-être de lever le voile sur cette énigme ».

« En 1966, Patterson découvrait sur le site de Kanapoi (Kenya), vieux de 4 à 4,5 millions d'années environ, une extrémité distale humérale qu'il publiait l'année suivante comme *Australopithecus cf africanus* (Patterson et Howells, 1967). Une ré-étude de la pièce (Senut, 1979) montrait que ce fragment n'appartenait probablement pas à un Australopithèque, mais bien à un Homme ancien. De nouvelles fouilles étaient effectuées sur le gisement de Kanapoi et sur d'autres dépôts situés plus au nord du Kenya à Allia Bay et les nouvelles découvertes qui y furent réalisées permirent à Leakey et al. (1995) de définir une nouvelle espèce, *Australopithecus anamensis*. Toutefois, la validité de cette espèce mérite d'être discutée. En effet, cette nouvelle espèce érigée en 1995 serait synonyme de *Praeanthropus africanus*, créée par Weinert en 1950 sur du matériel découvert à Laetoli en Tanzanie dans les années 48 (Senut, 1995, 1996). Lorsque le matériel de Hadar fut découvert, les pièces de Garusi (Laetoli) ont été incluses dans l'hypodigme ; puis, quand le nouveau matériel de Kanapoi et d'Allia Bay fut trouvé, les mêmes pièces tanzaniennes ont été regroupées dans ce nouvel hypodigme. De plus, les auteurs d'*Australopithecus anamensis* ont reconnu dans leur article que les pièces maxillaires de Kanapoi, d'Allia Bay et de Garusi ressemblaient à une partie des pièces de Hadar, différentes de Lucy, et que leurs restes post-crâniens étaient très humains. Il semble donc clair aujourd'hui que l'espèce *afarensis* regroupe en fait plusieurs espèces dont une est plus bipède et l'autre plus adaptée à une vie arboricole. Mais alors, si l'espèce *Australopithecus afarensis* est composée de *Praeanthropus africanus pro parte*, comment nommer les spécimens ressemblant à Lucy ? Ferguson en 1984 a désigné le squelette AL 288.1 (Lucy) comme holotype de l'espèce *Homo antiquus*. Si nous suivons le Code de Nomenclature Zoologique Internationale, nous n'avons pas d'autre solution que de rapporter Lucy et les spécimens qui lui sont proches à *Australopithecus antiquus* (en effet, nous n'acceptons pas de les ranger dans le genre *Homo* à la vue de leurs caractères dentaires et post-crâniens).

Malgré toutes les données recueillies par Leakey et Walker, ces derniers ne semblent pas libérés d'un dogmatisme de pensée puisqu'ils reconnaissent qu'*Ardipithecus ramidus* a précédé *Australopithecus anamensis* qui, à son tour, a précédé *Australopithecus afarensis* (Leakey et Walker, 1997 ; Leakey et al., 1998). Cette lignée semble acceptée par une majorité de paléoanthropologues mais, si on y adhère, on doit reconnaître que la bipédie redressée est apparue il y a 4 millions d'années, pour se transformer dans une bipédie associée à un grimper arboricole, pour revenir à une bipédie plus humaine ! » Comme le souligne Senut, cette évolution paradoxale semble difficilement crédible.

- Origine africaine de l'homme

Elle écrit : « La diversité des grands singes a largement diminué en Afrique orientale

entre le Miocène inférieur et le Miocène moyen. On admet généralement que cette disparition progressive des grands singes africains est liée à la compétition forte avec les Cercopithécoïdes qui auraient envahi les niches écologiques des premiers. Toutefois, leur disparition n'est pas liée à l'essor des cercopithèques, car leur déclin avait débuté avant que n'apparaissent les cercopithèques ; de plus, étant adaptés à des niches écologiques différentes, les grands singes et les cercopithèques ne sont donc pas directement en compétition. Enfin, si les grands singes ont diminué en nombre en Afrique orientale à la fin du Miocène moyen, ils n'ont pas pour autant disparu de la surface du globe, car ils semblent avoir émigré vers l'Eurasie où ils se diversifient au Miocène supérieur avec les Sivapithèques, les Dryopithèques, les Oréopithèques et les Ouranopithèques. Pourquoi, cette émigration ? Probablement pour des raisons climatiques : à l'époque, le sud de l'Eurasie était beaucoup plus tropical qu'il ne l'est aujourd'hui et les conditions étaient probablement proches de celles que connaissent actuellement les grands singes dans les régions tropicales de l'Asie et de l'Afrique. C'est précisément cette époque à laquelle les grands singes ont survécu à Lothagam, Lukeino et Samburu Hills.

Mais alors, comment expliquer le passage d'un grand singe non-humain vers la lignée humaine ? Depuis plusieurs années, plusieurs auteurs se sont penchés sur ce problème. Il semble bien que Kortlandt (1972) ait été le premier à proposer l'idée d'une origine par isolement géographique des grands singes liée à une formation du grand rift est-africain entraînant la formation d'une barrière aquatique naturelle, le Nil-Rukwa, au Pliocène supérieur. Son argument majeur était de considérer que les grands singes ne nagent pas naturellement et qu'une barrière aquatique assez importante pourrait avoir conduit à une spéciation géographique. Mais à l'époque, il n'y avait aucune preuve paléontologique tangible : les seuls restes d'hominoïdes connus alors étaient ceux de Ngorora et de Lothagam. Plus tard, Coppens (1983) proposait une hypothèse, aujourd'hui classique, à partir des données récoltées dans la basse vallée de l'Omo en Ethiopie (Coppens, 1975) au cours des expéditions de la Mission Internationale de l'Omo. L'homme serait né d'une suite d'événements climatiques liés à la formation des rifts est-africains et ce, vers 7 à 8 millions d'années. Les travaux récents de l'Uganda Palaeontology Expedition ont permis d'affiner certains aspects de ce scénario (Pickford, 1990 ; Pickford et al., 1993) : il y a environ 17 millions d'années, dans une région située à l'emplacement du futur Rift Gregory, un bombement de la croûte terrestre témoigne d'un début d'activité tectonique ; les grands singes étaient largement répandus en Afrique : de l'Afrique orientale jusqu'en Arabie saoudite à l'est et jusqu'à l'Afrique du Sud au sud. Vers 8 millions d'années, après une période de calme relatif, il y a réactivation du Rift Gregory : les épaulements du rift se forment et vont entraîner la création d'une première barrière de pluie et un assèchement vers l'est du rift ; un effondrement à l'emplacement du futur Rift occidental se forme à cette époque. Les descendants des *Kenyapithecus* largement répandus à travers l'Afrique orientale vont se trouver divisés : vont s'établir à l'est des animaux dont le régime alimentaire nécessite un émail plus épais, orientés vers une alimentation plus coriace (ce sont probablement les Samburupithèques), et vers l'ouest, ceux qui vont probablement s'adapter à une nourriture plus tendre, de forêt, les ancêtres des gorilles et des chimpanzés. C'est la fameuse "East Side Story" de Coppens : les grands singes à l'ouest du rift dans des milieux humides et les hominidés à l'est dans des milieux plus secs. Entre 2,3 et 2,6 millions d'années environ, le Rift oriental continue à jouer et ses épaulements à gagner en hauteur, la première barrière de pluie croît en sévérité -; mais en même temps, il y a effondrement, basculement dans le Rift occidental et surrection des épaulements à des altitudes assez fortes pour créer une deuxième barrière de pluie : c'est ce que Coppens (1991) appelle l' "(H)Omo event" ».

Par conséquent, deux barrières de pluie, liées à des événements climatiques et à la formation des rifts est africains, il y a 17 et 2,5 Ma, seraient à l'origine, par isolement géographique, de la spéciation des ancêtres des gorilles et des chimpanzés d'une part, et des ancêtres de l'homme, d'autre part.

Avec Toumai, on recule de 2 millions d'années la date de divergence des humains et des chimpanzés, estimée jusqu'ici par les études moléculaires entre 4 à 5 millions d'années.

Cette hypothèse qui est restée plausible pendant près de 20 ans, est réfutée d'une part aujourd'hui par Toumaï, et d'autre part par les découvertes de fossiles de singes dans les régions de l'est (McBrearty et Jablonski, 2005).

Senut poursuit : « Entre 18 millions et 15 millions d'années, l'assèchement en Afrique orientale aurait favorisé l'apparition de *Morotopithecus* et de *Kenyapithecus*, ancêtre probable de tous les grands singes africains, asiatiques et des hominidés. Entre 15 et 8 millions d'années, l'assèchement gagnant en sévérité a probablement entraîné la migration vers l'Eurasie des descendants des *Kenyapithecus*, représentés par *Dryopithecus* et *Sivapithecus*. Le seul témoignage que nous ayons en Afrique orientale pour ces dates anciennes est le spécimen de Samburu Hills au Kenya. Entre 8 et 2,5 millions d'années environ, apparaissent probablement deux lignées d'Hominidae sans que nous puissions en préciser la date exacte : celle des Australopithèques bipèdes terrestres et arboricoles (dont les plus anciens représentants sont connus vers 4,4 Ma), et celle des hommes, bipèdes terrestres, peut-être déjà présents vers 4 millions d'années avec *Praeanthropus*, le genre *Homo* n'apparaissant probablement que vers 2,5 à 3 millions d'années. Quant à l'Ardipithèque, ou bien il faut le considérer comme un ancêtre des Australopithèques, ou bien il pourrait être considéré comme un ancêtre des Gorillidae (chimpanzés et gorilles). Toutefois, en l'absence de description des restes post-crâniens, il paraît difficile de trancher pour le moment ».

Ainsi, pour Senut, entre 8 et 2,5 Ma seraient apparus deux lignées d'Hominidés, celle des Australopithèques et celle des hommes dont l'ancêtre serait *Praeanthropus*.

Senut pose maintenant la question de l'origine eurasiatique possible de l'homme car la découverte de fossiles de grands singes a été rapportée en Eurasie.

Une origine eurasiatique ?

« Les grands singes sont connus dans le Miocène moyen de Turquie avec le genre *Griphopithecus* (Andrews et Tobien, 1977, Andrews et al., 1996), dont les ressemblances avec le genre africain *Kenyapithecus* suggèrent qu'il peut en être le descendant. Avec la découverte en Eurasie de très nombreux spécimens d'hominoïdes provenant de niveaux vieux de 8 à 11 millions d'années, un important débat est ouvert depuis un demi-siècle au moins sur la possible origine eurasiatique de l'homme, par opposition à un berceau africain : Begun et Kordos (1997) soutiennent Dryopithèque comme bon candidat et de Bonis et Koufos sont partisans de l'Ouranopithèque ; quant à Harrison et Rook, ils relancent (1997) l'hypothèse qu'Oréopithèque pourrait être un ancêtre valable ».

Senut décrit alors *Ouranopithecus*, *Dryopithecus* et *Oreopithecus*.

« *Graecopithecus freybergi* (*Ouranopithecus macedoniensis*) fut mis au jour dans le Ravin de la Pluie en Macédoine (Grèce) dans les années 1970 (de Bonis et al., 1974 ; de Bonis et Melentis, 1977, 1978). Hominoidea à fort dimorphisme sexuel, sa position phylogénétique est loin d'être claire : longtemps rapproché des Sivapithèques asiatiques et donc des orangs-outans (Martin et Andrews, 1984) ou bien des grands singes africains (Dean et Delson, 1992), de Bonis et ses co-auteurs ont longtemps défendu une proche parenté avec *Australopithecus afarensis* de Hadar (de Bonis et al., 1981 ; de Bonis et Koufos, 1994a) en

soulignant les grandes différences d'avec les chimpanzés et les gorilles. Récemment, la découverte d'une face quasi-complète sur le site de Xirochiri est venue clarifier le débat (de Bonis et al., 1991 ; de Bonis et Koufos, 1993, 1994b).....

En conclusion, si certains auteurs ont voulu voir dans l'ouranopithèque un ancêtre des australopithèques de Hadar (notamment à partir de la facette aiguisoir, la morphologie du museau et l'épaississement de l'émail), il faut toutefois préciser que ces caractères ne sont pas typiques des Hominidae : *Gigantopithecus* a perdu la facette aiguisoir ; *Sivapithecus* présente un épaississement de l'émail, et la morphologie du museau ne nous semble pas si différente de celle des Sivapithèques et des Orangs-outans. De plus, les sinus frontaux d'Ouranopithèque ne sont pas connus ; mais même s'ils étaient présents, ils ne devaient pas avoir l'extension connue chez les grands singes africains fossiles et actuels et les hominidés puisque, même au niveau des cassures où ils pourraient être observés, ils ne sont pas présents (Pickford et al., 1997). L'affirmation qu' "*Ouranopithecus* est directement lié aux hominidés plio-pléistocènes et qu'il peut être considéré comme l'ancêtre le plus ancien des humains" (de Bonis et Koufos, 1994b, 1997) semble donc difficile à accepter ; surtout qu'avec les découvertes récentes africaines, *Samburupithecus* pourrait être en bonne place sur notre lignée (Pickford et Ishida, 1998). *Ankarapithecus*, dont le crâne a été décrit récemment (Alpagut et al., 1996), rappelle *Ouranopithecus* par plusieurs caractères. On peut penser qu'au Miocène supérieur, en Eurasie, il y a eu un grand buissonnement de formes dont ces hominoïdes font partie. Ils ne seraient reliés directement ni aux orangs-outans ultérieurs (dont les *Sivapithecus* seraient les ancêtres), ni aux grands singes africains et à l'homme ».

Senut rejette *Ouranopithecus* comme ancêtre de l'homme. Elle le considère comme une forme antérieure à la dichotomie des grands singes asiatiques.

« *Dryopithecus* : Les premiers Dryopithèques furent découverts en France en 1856 par Fontan (Lartet, 1856). Ils sont représentés par plusieurs espèces largement répandues en Europe : *Dryopithecus fontani* (France), *Dryopithecus laeitanus* (Espagne), *Dryopithecus brancoi* (Hongrie) et peut-être *Udabnopithecus* de Géorgie. Leurs caractères les rattachent à la fois aux grands singes asiatiques et aux grands singes africains. L'émail de leurs dents est fin, les canines sont graciles, les cuspidés dentaires sont arrondies, le prémaxillaire est court, l'anatomie naso-palatine est proche de celle des grands singes africains, et la glabelle proéminente. De plus, bien que plusieurs auteurs décrivent classiquement une morphologie frontale proche de celle des grands singes africains, la barre sus-orbitaire n'est pas continue chez le Dryopithèque et la morphologie des sinus frontaux est proche de celle des orangs-outans (Moya-Sola et Kihler, 1993 ; Pickford et al., 1997) ».

Senut rejette également *Dryopithecus* en considérant qu'il a probablement plus de liens de parenté avec les grands singes asiatiques qu'il n'en a avec les grands singes africains et les hominidés anciens.

Oreopithecus bambolii. En 1872, Gervais publiait une nouvelle espèce de grand singe, découvert sur le Monte Bamboli en Toscane (Italie), *Oreopithecus bambolii*, dont le premier squelette complet était publié en 1958 par Hürzeler. Plus récemment (Cordy et Ginesu, 1994), il a été signalé en Sardaigne. La position phylogénétique de l'Oréopithèque a beaucoup varié au cours des temps : considéré d'abord comme un Hominidé (Straus, 1963 ; Hürzeler, 1968), puis comme un Cercopithécoïde à partir de ses caractères cranio-dentaires (Delson, 1979), certains auteurs ont montré sur les caractères post-crâniens que c'était un vrai Hominoïde (Harrison, 1987 ; Senut, 1989) et, plus récemment, Harrison et Rook (1997) en font "the best-known Eurasian hominid", qui prend une signification particulière en tant que "pivotal taxon for future studies of hominid evolution" (rappelons que, selon Harrison et Rook, le terme Hominidae recouvre Ponginae, Homininae). Les caractères crâniens

classiquement considérés comme primitifs et rapprochés de ceux des Cercopithecoidea, ou des "Oréopithécidés" africains (en raison d'un tubercule supplémentaire sur ses molaires), ou même de certains primates connus dans l'Oligocène du Fayoum, ne peuvent plus être considérés comme tels. Il apparaît que ces mêmes caractères sont présents chez *Proconsul* ou *Dryopithecus* et qu'ils sont classiques pour des grands singes miocènes. Quant à son mode de déplacement, il est très particulier et probablement en relation avec son environnement de type insulaire (Köhler et Moya-Sola, 1997). Une ré-étude du squelette montre qu'*Oreopithecus* aurait pu pratiquer une forme de bipédie occasionnelle, différente de celle de l'homme et des Australopithèques. Toutefois, ses adaptations à une vie dans les arbres reflétées par le membre supérieur restent claires. En milieu insulaire, l'absence de grands prédateurs, et la limitation des ressources trophiques jouent un rôle important dans l'évolution des mammifères. La morphologie particulière de l'Oréopithèque pourrait être directement liée à sa vie dans ce type de milieu. De plus, la morphologie de son squelette et ses proportions montrent un lien certain avec les Dryopithèques qui, par ailleurs, présentent des caractères crâniens exclusifs à ces deux grands singes. Il est donc proposé par certains auteurs que *Dryopithecus* serait l'ancêtre d'*Oreopithecus* et qu'ils appartiendraient tous deux à la famille des Pongidae (Moya Sola et Köhler, 1997). Cette hypothèse conforterait la position récente de Harrison et Rook (1997) selon laquelle *Nyanzapithecus pickfordi* du Miocène moyen de Maboko au Kenya, décrit par Harrison en 1986, ne serait pas un Oréopithécidé primitif. Ces auteurs considèrent en effet que les nombreux caractères dentaires communs seraient des homoplasies ». Senut rejette également *Oreopithecus* comme ancêtre des hominidés, car il a des liens avec les Dryopithèques.

« L'histoire de l'homme est intimement liée à celle des grands singes, et dans l'état actuel de nos connaissances, toutes les données moléculaires et chromosomiques montrent une parenté très proche de l'homme et des grands singes africains : en fait, l'homme peut être considéré comme un grand singe africain modifié. On souligne souvent le fait que l'homme partage plus de 99% de ses gènes codants avec le chimpanzé ; mais cela ne veut pas dire que l'homme est un chimpanzé et vice et versa : c'est justement dans ce 1% restant que réside la différence ! Depuis plusieurs décennies, de nombreuses molécules sont testées (immunoglobulines, bêta-globines, ADN mitochondrial, parmi les plus en vogue) pour tenter de démêler les liens phylogénétiques entre les grands singes africains et l'homme. La tendance actuelle est de considérer que le chimpanzé est le plus proche parent de l'homme (et dans certains cas, le chimpanzé-nain), mais il ressort des différents travaux que le consensus n'est pas aussi clair (voir synthèse dans Bailey, 1993). La biologie moléculaire balbutie encore dans la compréhension des polymorphismes et il est probablement encore prématuré de conclure sur les relations de parenté entre les Hominoidea actuels. De plus, on peut se poser comme Conroy (1998) la question de savoir pourquoi les restes cranio-dentaires et post-crâniens ne reflètent pas ces liens de parenté.

Comme le dit très judicieusement Senut (1998) : « Parler des origines des Hominidae nécessite de définir le terme "Hominidae" : en effet, il n'y a pas d'accord sur ce terme. Pour certains auteurs, ce terme est exclusif aux hommes et à leurs ancêtres fossiles (les chimpanzés et les gorilles étant regroupés dans les Panidae) ; pour d'autres, il faut y inclure les grands singes (voir synthèses dans Bailey, 1993 ; Goodman et al. 1994). Ces derniers seraient alors considérés comme des Paninae et les hommes, des Homininae* Certains auteurs n'ont même pas hésité à regrouper *Pan*, *Gorilla*, *Pongo* et *Homo* dans les Homininae, les orangs-outans étant les seuls représentants vivants de la tribu des Pongini, et

* ¹ Rappelons, toutefois, que les termes de Panidae ou Paninae sont impropres puisque, selon le Code International de Nomenclature Zoologique, le terme de Gorillinae, ayant été utilisé le premier (Hürzeler, 1968), a priorité

les grands singes africains et l'homme dans la tribu des Hominini ! Plus récemment, les chimpanzés et l'homme ont été regroupés dans le genre Homo (Czelusniak et Goodman, 1998). Il n'y a donc pas de réel consensus chez les molécularistes !

Pour comprendre anatomiquement la dichotomie grands singes africains – hommes, il ne faut pas se limiter à une étude purement anatomique des restes cranio-dentaires (comme il est courant aujourd'hui), mais considérer également les os du squelette post-crânien. Les dents ne sont pas plus pertinentes que les os longs qui, en fait, ont trop longtemps été mis de côté dans les reconstitutions phylogénétiques. Il est vrai que les restes post-crâniens se conservent en général moins bien que les restes dentaires ; mais il est assez surprenant que, lorsque les données sur le postcrânien sont disponibles, elles sont en général balayées par celles obtenues sur les dents, trop souvent considérées comme meilleures. En fait, les caractères dentaires sont probablement les moins utiles pour reconstituer la phylogénie des grands singes, car ils reflètent le plus souvent des homoplasies. Pour ces éléments, les primates se comportent comme les Rhinocerotidae : il est illusoire de vouloir reconstituer les liens de parenté entre certains groupes si nous n'avons pas les éléments postcrâniens.

Enfin, un problème de taille est la reconnaissance du caractère : en effet, plus on est proche de la dichotomie, plus les caractères sont indifférenciés et, bien évidemment, moins aisément identifiables. Comment allons-nous trancher en faveur de la lignée Hominidae ou de celle des Hominoidea non-humains ? En fait, il n'existe pas de caractère magique permettant de séparer les grands singes du Miocène des tout premiers ancêtres des hommes.

Pour comprendre les modalités du passage des grands singes à l'homme, les données anatomiques des Hominoidea si elles sont nécessaires, ne sont pas suffisantes. La connaissance du contexte de la découverte d'un fossile est primordiale : il faut donc prendre en compte les données de la stratigraphie, de la chronologie, de la géographie et de l'environnement ».

En ce qui concerne la chronologie des événements, Senut écrit :

« Depuis plusieurs décennies, les biologistes molécularistes ont tenté de dater les différentes dichotomies de la phylogénie des Hominoidea, notamment grâce à la fameuse "horloge moléculaire", mais il faut bien réaliser que cette horloge ne marche pas toujours à la même vitesse selon les groupes considérés (Britten, 1986 ; Pickford, 1987) et qu'elle ne peut, par elle-même, calibrer le temps. Seule, la paléontologie permet d'appréhender la quatrième dimension, celle du *temps*. Le fossile reste le test des scénarios évolutifs

Selon Senut (1998) : « Depuis les années 30, les travaux de terrain ont été focalisés sur l'Afrique et plus spécialement sur l'Afrique orientale (la fameuse "Ruée vers l'os" de la fin des années soixante est bien présente dans nos esprits). Si nous connaissons aujourd'hui en Afrique des centaines de restes d'Hominidae anciens rapportés au genre *Australopithecus* peut-être dès 5 ou 6 millions d'années et des centaines de restes d'Hominoidea non-humains africains entre 25 et 10 millions d'années, il faut bien nous rendre à l'évidence, une lacune énorme dans nos connaissances persiste pour la période-clé comprise entre 10 et 5 millions d'années environ. Cette lacune est due à plusieurs causes : facteurs climatiques qui ont entraîné une émigration des grands singes vers d'autres régions comme l'Eurasie (où les grands singes sont bien représentés) ou même d'autres pays africains (qui restent à découvrir) ; et facteur de prospective qui fait que les plus anciens Hominoidea étant largement représentés en Afrique orientale, les travaux de terrain ont été concentrés sur cette partie du monde. Toutefois, plusieurs découvertes réalisées à la fois en Afrique, mais aussi sur d'autres continents, relancent le débat. Aujourd'hui, un peu plus d'un pour cent du continent africain est prospecté, mais les scénarios évolutifs sont basés

pratiquement exclusivement sur l'Afrique orientale. Il ne fait aucun doute que ces scénarios sont destinés à être largement modifiés dans les années à venir ».

Senut (1998) se livre ensuite à une critique de l'utilisation du cladisme et elle nomme son analyse "cladisme ou dogmatisme".

« L'hyper-utilisation des concepts du cladisme* et en particulier de la parcimonie, ne vient pas clarifier la situation, loin de là ! La méthodologie cladistique utilisant le principe de parcimonie est devenue une mode ; mais c'est une approche réductionniste de l'évolution car elle ne prend pas en compte la variabilité de l'espèce et sa diversité, qui sont deux réalités biologiques ! La parcimonie est un principe utilisé par de très nombreux chercheurs, mais la nature est-elle parcimonieuse ? Sommes-nous plus près d'une réalité biologique lorsqu'on applique ce concept ? Certainement pas, puisque l'entropie croît et, avec elle, la variation. De plus, il ne faut pas oublier que les méthodes cladistiques informatisées ne sont pas plus que des méthodes statistiques : on bâtit un idéal théorique mathématique, mais ce n'est qu'une approximation de la réalité biologique (Trinkaus, 1990). Leur application pour reconstituer la phylogénie des grands singes et de l'homme est assez discutable : on calibre des caractères qui sont présents chez l'homme actuel, mais très peu de travaux prennent en considération la variation au sein des populations de grands singes. On n'hésite pas à consulter quelques crânes, on vérifie (ou non) les caractères ; mais la variation sur des populations d'une taille statistiquement correcte est oubliée. L'évolution n'est pas seulement l'étude d'individus moyens d'une population. La variation est la base de l'évolution !

Par ailleurs, l'établissement de la polarité des caractères (souvent aléatoire) reste un problème important. Celle-ci est généralement définie sur des animaux actuels, qui sont le résultat d'une longue évolution. Cette approche néontologique s'oppose à une approche temporelle, essentielle en paléontologie pour comprendre les changements. Les caractères se sont transformés, ont évolué au cours du temps.

De plus, *per se*, un caractère n'est pas dérivé ou primitif : il est l'un et l'autre, car ce sont des notions relatives. Un caractère est dérivé par rapport à un état archaïque et ce même caractère est primitif par rapport à un état plus évolué. De très nombreux chercheurs admettent et, ce, sans aucune démonstration, que les caractères de grands singes africains sont *a priori* primitifs et ceux de l'homme dérivés. Cette affirmation est complètement fautive et relève plus du dogme que de la démonstration scientifique : les grands singes comme les autres animaux, homme compris, présentent des associations de caractères dérivés et primitifs. Ce biais est particulièrement marqué dans le débat sur la locomotion des premiers hominidés : les caractères locomoteurs des Australopithèques sont considérés comme primitifs par certains auteurs (White, 1982 ; Leakey et Walker, 1997), car ils ressemblent à ceux des chimpanzés ; or, ces mêmes caractères sont très certainement dérivés par rapport à l'homme moderne !

Un autre aspect délicat de la cladistique est la mise en évidence des homoplasies et ceci est loin d'être un exercice facile. Quand on travaille sur des groupes très proches, notamment au niveau de l'espèce ou de la sous-espèce, les homoplasies sont nombreuses et isoler certains caractères convergents ou hérités d'un ancêtre commun n'est pas toujours aisé.

N'utiliser que des caractères isolés les uns des autres peut biaiser les résultats, car ce sont les associations de caractères, les complexes anatomiques qui permettent de définir les différents taxons. En définitive, tous les caractères pourraient être reliés dans un complexe unique qui fait qu'un grand singe n'est pas un homme et vice-versa ! Ce n'est pas parce qu'on ne sait pas, aujourd'hui, comment les caractères sont liés, qu'ils ne le sont pas réellement et

* voir annexe 16

on peut ainsi donner plus de poids à un complexe sans le savoir. Dans ce débat, les travaux développés aujourd'hui sur les gènes homéobox apporteront certainement quelques éclaircissements.

Enfin, il faut savoir que la meilleure compréhension du dimorphisme sexuel chez les espèces fossiles, la prise en compte des variations dues à la croissance, permettent de mieux appréhender aujourd'hui la définition des espèces fossiles. Toutefois, il y a probablement encore un énorme travail à réaliser au fur et à mesure que les découvertes avancent et que les pièces anciennes sont ré-étudiées à la lueur de nos données actuelles.

La technique cladistique étant déjà discutée sur l'actuel, on comprend bien pourquoi elle est d'autant plus aléatoire chez les fossiles, pour lesquels on ne possède le plus souvent que des fragments isolés. En conclusion, même si l'on veut nous faire croire que le cladisme est un concept nouveau, il ne faut pas oublier que la recherche des caractères archaïques (= primitifs) et évolués (= apomorphes) a été une approche classique pour les paléontologues depuis plus d'un siècle. Pour toutes ces raisons, et malgré le fait que le cladisme a permis de remettre un peu d'ordre dans l'établissement des phylogénies des grands singes et de l'homme qui étaient, dans le passé, souvent construites sur des *a priori*, il ne faut pas oublier que ce n'est qu'une méthodologie, et que ses développements informatiques actuels montrent bien qu'elle est devenue une approche statistique de probabilités, basée sur d'autres *a priori* ».

ANNEXE 16 : CLADISME

Le cladisme qui s'est développé autour des années 1970, a remis en cause les idées sur la construction phylogénétique. Pour les tenants du cladisme, seul le partage des caractères évolués entre espèces permet de retracer l'histoire du développement des êtres vivants. Les modèles utilisés par le cladisme sont basés sur un arbre généalogique économique, le plus court possible, celui qui comporte le plus petit nombre de maillons évolutifs.

Vers les années 1970, de vives critiques sur la construction des arbres généalogiques sont apparues, reprochant à cette construction qu'elle n'était pas basée sur les méthodes hypothético-déductives. La construction phylogénétique, appelée initialement généalogie, a pour but de retracer l'ascendance des êtres vivants. Elle est devenue une science.

La phylogénie ou parenté entre espèces n'est pas toujours facile à établir. Elle a toujours suscité des controverses. Simpson (1961) et Mayr (1969) en ont établi les règles vers les années 1950-1960. Selon eux, la recherche de l'ancêtre doit guider toute reconstruction phylogénétique, sachant que toute espèce fossile est potentiellement l'ancêtre d'une autre, voire d'une espèce actuelle. Ils regroupent les espèces en groupes ancestraux (un groupe ancestral rassemble des espèces partageant un même niveau évolutif) sur la base du partage de caractères primitifs. Le cladisme, lui, a pour but d'apparenter deux espèces ou groupes d'espèces (des groupes frères) en se basant sur la reconnaissance des états évolués des caractères, hérités de l'espèce ancestrale la plus proche et non pas à partir des états primitifs, hérités d'une espèce ancestrale plus lointaine. Il s'oppose ainsi également à la méthode phénétique qui classe les espèces en se basant sur leur ressemblance globale, leur phénotype, exprimé au moyen de différents indices mathématiques.

Le cladisme est né dans les années 1950 des réflexions d'un entomologiste allemand, Willi Hennig, auteur de deux ouvrages sur les principes de construction phylogénétique. Selon ce grand connaisseur de mouches et moustiques, mais aussi exceptionnel esprit de logique analytique, la question des parentés entre les espèces est restée longtemps obscurcie par ce que l'on pourrait appeler la pensée dichotomique : l'opposition entre ce qui est et ce qui n'est pas, entre ce qui a et ce qui n'a pas. En avoir ou pas, telle est la question que le scientifique s'est posée en tentant d'organiser la diversité biologique, autrement dit depuis Aristote. Cette façon d'observer la nature a abouti, au XXe siècle, aux constructions d'arbres généalogiques où les espèces sont regroupées sur la base du partage (ou du non-partage) des caractères, sans distinguer leur état d'évolution. Ainsi, la méthode phylogénétique dite phénétique, utilisée par de nombreux biologistes moléculaires, est fondée sur l'analyse des distances entre espèces, distances calculées à partir de leur ressemblance globale.

Certes, il y a des êtres qui sont pourvus de sang et d'autres qui en sont dépourvus, des êtres qui ont des vertèbres et d'autres qui n'en ont pas, des êtres munis de mâchoires, les « gnathostomes », et d'autres qui en sont privés, les « agnathes ». Ces derniers ont-ils pour autant une dimension phylogénétique au sens de Hennig ? Ont-ils véritablement le même degré de parenté, la même équidistance vis-à-vis des autres organismes au regard du caractère « absence de mâchoire » ?

La théorie de l'évolution et la systématique (l'étude de la diversité biologique) nous ont appris qu'en matière de biologie tout se transforme, à commencer par les caractères. Revenons au cas des gnathostomes : la présence de mâchoires (c'est-à-dire une transformation du squelette liée aux arcs branchiaux du crâne) est un caractère évolué partagé par tous les membres du groupe — les traditionnels poissons, amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères. On peut donc supposer que ces cinq classes d'animaux ont une origine phylogénétique commune (un ancêtre

commun exclusif) et qu'elles forment en cela un groupe «monophylétique», identifié par au moins un caractère évolué commun —ici, la présence de mâchoires. Mais un organisme, quel qu'il soit, n'est jamais entièrement primitif ou entièrement évolué et les caractères appartenant à différents organes peuvent montrer des niveaux d'évolution différents (Tassy 1997).

Le partage d'un caractère resté à l'état primitif n'est pas un signe de proche parenté, tandis qu'au contraire le partage de l'état transformé — évolué — d'un caractère permet d'identifier les parentés et, par voie de conséquence, les groupes monophylétiques. Telle est l'analyse cladistique : identifier les relations phylogénétiques des espèces à partir de la reconnaissance des seuls états évolués des caractères.

La figure qui montre la répartition de ces états dérivés, l'arbre cladistique, s'appelle le cladogramme. On peut adjoindre aux points de branchement, aux noeuds du cladogramme, la liste des caractères évolués partagés par les groupes frères : l'information est alors claire, nette, précise et testable.

Simple dans son principe, la construction du cladogramme impose toutefois au phylogénéticien de faire une hypothèse *a priori*, sur le modèle évolutif car le partage des caractères évolués hérités d'un ancêtre commun exclusif — les synapomorphies — ne se reconnaît pas de façon immédiate. On ne peut en effet ignorer le fait qu'un caractère primitif peut évoluer vers un état dérivé et ce, de façon indépendante au sein de différents groupes d'organismes.

Ce phénomène, appelé convergence, est souvent associé à une pression environnementale. Inversement, un caractère évolué peut revenir, en apparence, vers un stade plus primitif : c'est la réversion. Les cas de convergences ou de réversions sont plus fréquents qu'on ne l'imagine.

Les tests employés en cladistique pour établir les cladogrammes, sont tout d'abord le test de ressemblance. Ce test va comparer en détails, les traits anatomiques des espèces étudiées pour les caractères disponibles. Le deuxième test est celui de la parcimonie, ou congruence dont le principe repose sur la réduction du nombre de transformations indépendantes (convergences ou réversions) dans l'établissement du cladogramme. Le principe de parcimonie vise à réduire les hypothèses de non-descendance, les homoplasies (les ressemblances dues à des convergences ou à des réversions). Ce principe ne pourrait être rigoureusement utilisé que si on examinait l'ensemble des caractères des groupes à étudier. Ceci n'est habituellement pas possible. Toutefois, étant donné que l'on étudie un grand nombre de caractères, l'informatique est venue au secours de la cladistique pour essayer de régler ces problèmes. Ces algorithmes permettent maintenant de faire des analyses de parcimonie, mais il y a des limites au calcul, restreignant ce dernier à des matrices inférieures à 30 espèces. Au-delà de 30 espèces, on peut recourir aux procédures heuristiques qui n'examinent qu'une partie des arbres possibles.

Etant donné qu'une séquence nucléotidique peut être considérée comme un caractère, on peut analyser les données de séquences en utilisant différentes méthodes de construction phylogénétique dont la méthode cladistique, de parcimonie. Toutefois, cela nécessite que l'on se fixe d'abord un modèle d'évolution. Toutefois, malgré les progrès accomplis par l'informatisation des procédures, la place du spécialiste demeure fondamentale, en amont de l'analyse, dans l'élaboration de la matrice de données, que ce soit pour les caractères anatomiques, relevant du morphologiste, ou pour les alignements de séquences, du domaine du biologiste moléculaire.

Voir les critiques du cladisme par Senut (1988) p.799 et p.800.

ANNEXE 17 : DESCRIPTION DES ANTENEANDERTHALIENS ET NEANDERTHALIENS (H. et M.A. de LUMLEY 1985)

Il est évident que ces Anténéanderthaliens, qui ont vécu pendant plus d'un million d'années, ne peuvent être tous à un même stade morphologique, et il existe forcément de grandes différences entre les formes les plus anciennes et les plus récentes.

De nombreux caractères communs permettent de les attribuer à un *Homo erectus* européen, qui a évolué comme les *Homo erectus* des autres continents. Au cours du temps, certains caractères ont progressivement disparu, d'autres sont apparus, et l'aboutissement ultime de cette lente transformation sera, au début du Pléistocène supérieur, la forme néandertalienne, que nous classons déjà parmi les *Homo sapiens*, en raison de leur capacité crânienne comparable à celle des hommes modernes.

Le crâne des Anténéanderthaliens :

- Capacité crânienne faible, inférieure à 1200 cc (Arago, Petralona, Steinheim) ,
- voûte crânienne basse (Arago, Petralona, Steinheim, Fontéchevade, La Chaise),
- largeur maximum du crâne située très bas (Arago, néanmoins sur Steinheim elle est située assez haut) ;
- fort rétrécissement postorbitaire (Arago, Petralona, Steinheim) ;
- présence d'un torus sus-orbitaire saillant avec une dépression glabellaire (Arago, Petralona, Steinheim) ;
- sulcus supratentorial bien marqué avec dépression supraglabellaire (Arago, Petralona, Steinheim)
- présence d'un torus angularis sur le pariétal (Arago, Petralona, absent sur les formes plus tardives de Steinheim et Cova Negra) ;
- crêtes temporales du pariétal marquées donnant un aspect anguleux au crâne, en vue postérieure (Arago, Petralona, aspect plus arrondi sur la forme plus récente de Steinheim) ;
- présence d'un torus occipital (Vertesszöllös, Petralona, il disparaît sur les formes plus évoluées, Swanscombe, Steinheim, Biache).

La face des Anténéanderthaliens :

- Prognathisme marqué (Arago, il devient progressivement moins marqué sur Petralona et sur Steinheim) ;
- absence de fosse canine (Arago, Petralona, néanmoins Steinheim présente une dépression verticale) ;
- grand espace interorbitaire (Arago, Petralona, il est étroit sur Steinheim) ;
- palais de grandes dimensions et convexe en avant (Arago, Petralona, il est plus réduit sur Steinheim) ;
- os malaies massifs et en position frontale (Arago, Petralona, plus graciles sur Steinheim).

Les mandibules des Anténéanderthaliens :

- Grande longueur (Arago, Mauer, Montmaurin, Bariolas) ;
- grande épaisseur (Arago, Mauer, Atapuerca, Montmaurin, Bariolas) ;
- branche montante verticale et large (Arago, Mauer, Montmaurin, Bariolas) ;
- présence d'un planum alvéolaire (Arago, Mauer, Atapuerca, Montmaurin, il est absent sur les mandibules plus récentes d'Ehringsdorf, La Chaise, Bariolas) ;
- symphyse très fuyante (Arago, Atapuerca, Mauer, Montmaurin, Bariolas) ;
- convexité antérieure de l'arcade alvéolaire (Arago, Atapuerca, Mauer, Montmaurin, Bariolas).

Les dents des Anténéanderthaliens :

- Grandes dimensions (exceptionnellement grandes sur Arago, Atapuerca, grandes sur Mauer, Montmaurin, plus graciles sur Bariolas) ;
- prémolaires avec un grand diamètre vestibulo-lingual (Arago, Atapuerca) ;
- M2 est la dent la plus grande ;
- schéma des surfaces occlusales très compliqué.

Le squelette post-crânien des antinéanderthaliens

- Os coxal
- épais et robuste (Arago),
- présence d'un pilier vertical ilio-acétabulaire (Arago, grotte du Prince),
- acetabulum ovalaire (Arago, grotte du Prince)

- Fémur :

- aplatissement antéro-postérieur de la diaphyse (Arago),
- corticale très épaisse (Arago).

Taille :

Est estimée à 1,65 m d'après les péronés découverts à Arago.

Il est évident qu'un fossile ne peut être attribué à un groupe phylétique en ne tenant compte que d'un seul critère. En effet, un individu est constitué d'une mosaïque de caractères et c'est l'association d'un certain nombre d'entre eux qui permet de préciser son appartenance à un groupe humain.

Les *Homo erectus*, qui paraissent dériver des *Homo habilis*, il y a plus d'1,5 M.A., se caractérisent par l'association, relativement constante, d'un certain nombre de caractères que l'on retrouve sur la plupart d'entre eux. Par exemple :

- capacité crânienne comprise entre 800 et 1200 cc,
- voûte crânienne basse et front fuyant,
- largeur maximum du crâne située très bas, dans la région temporale,
- fort torus sus-orbitaire surmonté d'un large sulcus avec une dépression glabellaire,
- présence d'un torus angularis,
- présence d'un torus occipital,
- fort prognathisme au niveau de la face,
- absence de fosse canine,
- mandibule longue, robuste,
- dents de grandes dimensions et compliquées.

Tous ces caractères se retrouvent chez la plupart des Anténéanderthaliens européens ».

H et M.A.de Lumley pensent que les Anténéanderthaliens ont appartenu au genre *Homo erectus* qui a occupé tout l'Ancien Monde (Afrique, Asie et Europe) à la fin du Pléistocène inférieur et pendant le Pléistocène moyen. Il leur paraît logique de penser que le passage d'*Homo erectus* à *Homo sapiens* a été graduel, tout comme l'a été le passage d'*Homo habilis* à *Homo erectus*. Aussi distinguent-ils, dans l'évolution des *Homo erectus* européens, les stades suivants :

***Homo erectus* archaïques européens :**

Ils sont encore inconnus physiquement. Le petit fragment crânien recueilli en Espagne à Venta Micena (Orce) ne peut être ici pris en considération. Sa détermination est actuellement en cours de révision et de précision.

De ce groupe *d'Homo erectus*, qui a quitté le berceau africain de l'Humanité et qui a envahi le premier les rivages méridionaux de l'Europe, nous ne connaissons actuellement que les industries lithiques.

***Homo erectus* classiques européens :**

Ils appartiennent à la première partie du Pléistocène moyen : Arago, Petralona, Vertesszöllös, Mauer. Ils présentent de nombreux caractères communs avec les *Homo erectus* de Java : Pithécanthropes, qui sont à peu près contemporains. Chez ces formes, on retrouve, en particulier, une capacité crânienne faible, un torus sus-orbitaire développé, un front fuyant, un torus angularis et un torus occipitalis, une mandibule robuste avec de grandes dents.

Néanmoins, ces *Homo erectus* classiques européens présentent des caractères originaux qui permettent de les individualiser de ceux d'Afrique et d'Asie, par exemple, l'existence d'un planum alvéolaire très développé sur les mandibules européennes.

***Homo erectus* évolués européens :**

Sur certains d'entre eux, quelques caractères *d'Homo erectus* s'estompent et disparaissent et ils sont alors remplacés par des caractères qui annoncent *l'Homo sapiens* :

- dépression du maxillaire constituant une fosse canine sur le crâne de Steinheim, par exemple,
- allègement et renflement de la région occipitale avec disparition du torus occipitalis (Swanscombe, Steinheim, Biache),
- réduction du prognathisme de la face (Steinheim),
- réduction de la longueur de la mandibule et fuite du menton moins forte (Bariolas, La Chaise),
- réduction des dimensions des dents

Le développement de la région frontale est intermédiaire entre celui de *Homo erectus* et celui des *Homo sapiens sapiens*.

Chez les *Homo erectus* européens, l'évolution crânienne se caractérise par un développement précoce de la portion moyenne du crâne dans la région pariétale. L'hominisation de cette région est achevée bien avant celle de la région antérieure. Sur le crâne de Arago et Petralona, le développement de la région pariétale a presque atteint celui de l'Homme moderne, alors que la région frontale est encore fortement réduite.

« C'est seulement chez les *Homo sapiens sapiens*, vers 32.000 ans B.C. (Cro-Magnon, Combe-Capelle, Grimaldi) que le développement du frontal est achevé. Il marque l'épanouissement morphologique de l'Homme moderne.

Il semble donc que l'ensemble des Anténéanderthaliens appartient à l'espèce *Homo erectus*, qui a occupé tout l'Ancien Monde à la fin du Pléistocène inférieur et pendant toute la durée du Pléistocène moyen.

Néanmoins, les groupes humains, peu nombreux et isolés sur les différents continents, ont acquis des caractères qui leur sont propres. C'est ainsi que les *Homo erectus* européens possèdent des caractères originaux qui permettent de les individualiser, sans être assez importants pour en faire une espèce indépendante.

L'évolution graduelle des *Homo erectus* sur les différents continents est marquée par une acquisition progressive de certains caractères des *Homo sapiens*. Il est cependant difficile d'appeler *Homo sapiens* les formes évoluées d'*Homo erectus*, sans changer la définition linnéenne de l'*Homo sapiens*. Il faut réserver le terme de *sapiens* pour les hommes qui ont acquis la capacité crânienne des hommes modernes, qui ont perdu les caractéristiques d'*Homo erectus*, et chez lesquels la plupart des caractères d'*Homo sapiens* sont réunis.

ANNEXE 18 : ORIGINE ET EPANOUISSEMENT DES HOMMES DE NEANDERTHAL (BOULE 1911-1913)

C'est très vraisemblablement à partir de formes antérieures à la glaciation de Mindel que la lignée dont font partie les Hommes de Néanderthal prit naissance il y a environ 400 ou 500.000 ans, pour disparaître avec eux juste avant le Paléolithique supérieur, soit il y a 40.000 ans. Les anthropologues n'ont jusqu'à présent pu se mettre d'accord pour définir la séparation anatomique et la limite chronologique entre les Archanthropiens (*Homo erectus*) et les représentants de la lignée Néanderthaliennne (Paléanthropiens), car une telle séparation, avec tout son caractère arbitraire et purement théorique, ne saurait interrompre l'enchaînement d'un phylum dont on peut suivre les maillons sur plus d'un demi-million d'années. (Ce n'est certes pas dans une simple querelle d'écoles que réside la cause d'une telle incertitude, mais bien dans la nature même des restes humains). C'est en Europe, où les documents fossiles sont les plus nombreux, qu'apparaît le mieux actuellement la transformation graduelle du genre *Homo*, s'accompagnant de la différenciation progressive d'un *Homo erectus* encore peu spécialisé, dont l'avenir génétique laisse entrevoir une certaine ambivalence évolutive qui l'acheminera vers l'*Homo sapiens* fossile, ancêtre des Hommes actuels, et vers l'Homme de Néanderthal, éteint sans descendance directe.

Si l'origine de la lignée Néanderthaliennne demeure encore un peu floue, elle semble donc avoir pris naissance en Europe avec les seuls restes connus d'*Homo erectus* (Archanthropiens), contemporains des Pithécantropes de Java et des Sinanthropes de Chine. Ces restes remontent à la période mindélienne (entre 500.000 et 300.000 ans) ou peut-être günzienne (la glaciation de Günz se termina il y a 800.000 ans). Ils sont représentés essentiellement par les fragments du crâne de BilZingsleben découverts tout récemment, et par la mandibule de Mauer (Allemagne). Sur cette dernière, on a pu notamment relever quelques traits qui annoncent les Néanderthaliens, forme la plus récente et la plus spécialisée de la lignée, qui atteindra son complet épanouissement au cours des deux premiers stades de la glaciation de Würm (-70.000 à -40.000 ans).

Cette nappe paléanthropienne qui comble la lacune chronologique et anatomique séparant *Homo erectus* et *Homo sapiens*, était assimilée durant le premier quart du XXème siècle au type fossile primitivement désigné par *Homo neandertalensis*. Sous cette appellation, on classait sans discernement tous les restes humains postérieurs aux Archanthropiens dont ils étaient supposés descendre et antérieurs à l'éclosion d'*Homo sapiens*. Ce dernier apparaissait subitement à l'aurore du Paléolithique supérieur telle Vénus sortie des Eaux ou né de la baguette d'un magicien, déjà pourvu de toutes ses possibilités techniques et en possession de sa forme définitive. La découverte des crânes de Steinheim (1933) et de Swanscombe (1935), devait modifier l'idée un peu trop simpliste que l'on se faisait de la genèse humaine. On avançait volontiers l'hypothèse selon laquelle les Paléanthropiens formaient un groupe génétiquement stable et en parfaite condition d'équilibre. Ainsi pour les anthropologues de la première moitié du siècle, la position systématique et les particularités anatomiques des Vieux Paléanthropiens ne différaient pas ou presque de celles des Hommes de Néanderthal d'Europe pour qu'il fut nécessaire de les en distinguer. C'est à la suite des travaux de Morant et surtout de Weidenreich que l'on dût reconnaître l'étendue de leurs variations, leurs affinités bien souvent opposées traduisant une ambivalence évolutive : c'est alors que l'on tenta de les différencier. Les Néanderthaliens, tels que M. Boule les avait décrits dans sa monographie de l'Homme de La Chapelle-aux-Saints (1911-1913) n'étaient plus les seuls représentants de cette longue période de l'histoire de l'humanité qui précédait l'apparition des ancêtres directs des Hommes modernes.

La genèse de la lignée Néanderthaliennne a conduit à subdiviser les Paléanthropiens d'Europe en plusieurs groupes que l'on peut schématiquement résumer à deux grandes formes : les premières, en voie d'évolution, étaient antérieures à la fin de l'interglaciaire Riss-Würm. Elles étaient à la fois empreintes de survivances archanthropiennes et pourvues d'un potentiel évolutif encore largement ouvert. Les secondes, parvenues à leur terme, avaient acquis leur spécialisation définitive autant sous l'effet du milieu qu'en raison de leur isolement géographique. De ce fait, elles ne pouvaient évoluer qu'en vase clos, c'est-à-dire en accélérant le processus par lequel s'accroissaient leurs particularités anatomiques. Ces formes auxquelles on donne le nom de Néanderthaliens classiques sont caractéristiques des deux premières phases du Würm. Elles apparaissent alors sous leurs traits les plus typiques compte tenu de leurs variations individuelles et géographiques et ne subiront plus de transformations majeures jusqu'à leur extinction à la fin du Würm II.

Les Paléanthropiens se distinguent de *Homo erectus* par un squelette céphalique plus grêle; leur capacité crânienne dénote une augmentation graduelle qui atteindra sa valeur la plus forte en fin de lignée, chez les Néanderthaliens et les Hommes modernes. La voûte crânienne s'élève en même temps que le front se redresse. D'une manière générale, les Paléanthropiens accusent une diminution du volume facial par rapport aux formes précédentes, une réduction du bourrelet sus-orbitaire, un arrondissement du contour de l'arrière-crâne qui tend peu à peu à s'étirer chez les Néanderthaliens classiques en même temps que les dimensions crâniennes augmentent et que le volume des sinus s'accroît. Les dents, volumineuses et fortement ridulées chez les formes ancestrales, montrent très tôt une structure et des dimensions nettement voisines des nôtres sur les mandibules de Mauer, de Montmaurin, d'Ehringsdorf et de La Chaise (grotte Bourgeois-Delaunay). Les mandibules paléanthropiennes offrent des dimensions plus réduites, une branche montante moins trapue et un menton un peu moins fuyant. L'Homme de Néanderthal et *Homo sapiens* proprement dit représentent chacun l'aboutissement de deux lignées dont les caractères spécialisés respectifs auraient peu à peu fait leur apparition à partir d'une souche commune aux possibilités évolutives bivalentes, elle-même issue du stock ancestral archanthropien.

Si les caractères annonçant les Hommes de Néanderthal sont largement ébauchés sur les formes mindeliennes (mandibule de Montmaurin, Haute-Garonne; occipital de Verteszöllös, Hongrie), c'est au cours de l'interglaciaire Mindel/Riss (-300 à -200.000 ans) qu'apparaissent, semble-t-il pour la première fois les dispositions anatomiques préfigurant *Homo sapiens*. A côté de caractères archaïques hérités du stade ancestral *Homo erectus*, on relève sur les crânes de Steinheim (Allemagne) et de Swanscombe (Kent, Angleterre) plusieurs particularités annonçant *Homo sapiens* et faisant défaut chez les Néanderthaliens classiques. C'est ainsi que les dimensions générales du crâne sont plutôt faibles et que l'arrière crâne offre un profil arrondi et régulièrement convexe. En vue postérieure, la voûte crânienne s'inscrit dans un contour pentagonal dit "en maison", contrairement aux Néanderthaliens chez lesquels le contour est plutôt sub-circulaire. La face est relativement étroite et basse, les orbites sont quadrangulaires et petites, particularités que l'on retrouvera sur la race de Cro-Magnon. Le massif facial est peu volumineux comparativement à la boîte crânienne et la dépression sous-orbitaire est indiquée ce qui corrobore l'existence de sinus maxillaires de dimensions assez réduites comme chez *Homo sapiens*. La dent de sagesse accuse une réduction marquée par rapport aux premières molaires.

Au cours de la glaciation de Riss, les tendances amorcées chez les types précédents semblent s'inscrire dans le sens de la "Néanderthalisation". C'est ainsi que les fragments de

voûte crânienne découverts à la grotte Suard (La Chaise, Charente) et dans la grotte du Lazaret (Nice) offrent des courbures très voisines de celles des crânes Néanderthaliens, avec une topographie vasculaire méningée peu différente de celle de *Homo sapiens*. Si le crâne de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées orientales) évoque encore celui de Steinheim par son bourrelet sus-orbitaire peu sinueux, par une face assez basse et par des orbites petites et rectangulaires, la spécialisation vers les Néanderthaliens classiques semble y avoir été un peu plus poussée.

L'individualisation d'une lignée Néanderthalienne et d'une lignée *sapiens* s'accroît au cours de l'interglaciaire Riss/Würm, période tempérée et humide qui s'étend entre -100.000 et -70.000 ans.

L'arrière crâne s'étire alors que le contour postérieur de la boîte crânienne tend vers la forme semi-circulaire. Les sinus frontal et maxillaires augmentent de volume donnant un aspect globuleux au bourrelet sus-orbitaire.

Les hommes du Néanderthal classique ont vécu au cours de Würm I et II ou interstade Würm I/II -70.000-75.000, mais les plus nombreux au Würm II-50.000 à-35.000. Il n'y a pas de stade intermédiaire entre l'animal qui fut notre lointain ancêtre et l'homme actuel.

La carrure était forte et le thorax large et épais. Les proportions des segments corporels s'accordaient avec des individus plutôt trapus et pourvus d'un tronc allongé. La jambe, l'avant-bras et les doigts étaient relativement courts par rapport à la cuisse, au bras, à la paume de la main et à la plante du pied. Cependant, les variations individuelles et le dimorphisme sexuel n'étaient pas négligeables si l'on en juge d'après la tendance longiforme et la stature qui pouvait osciller entre 1,50 et 1,70 m dans la seule région du Périgord.

Les caractères les plus frappants des Hommes de Néanderthal siègent au crâne dont la structure générale repose sur l'interdépendance de plusieurs traits fondamentaux.

Le crâne des Hommes de Néanderthal répond à une architecture assez particulière qui dépend principalement de ses grandes dimensions d'ensemble et à quelques caractères qui y sont intimement liés et relèvent d'une spécialisation poussée dont les causes profondes sont inconnues. En effet, le crâne des Hommes de Néanderthal est plus volumineux que les crânes modernes, principalement dans le sens de la longueur et de la largeur. Mais à l'aspect massif de la tête osseuse, répond une tendance à un certain allègement qui s'exerce par un hyper-développement des sinus (pneumatisation) siégeant principalement au niveau du bourrelet sus-orbitaire et de part et d'autre de l'ouverture nasale. Ces cavités aériennes "gonflent" en quelque sorte les surfaces osseuses et provoquent respectivement l'apparition du torus sus-orbitaire et l'aspect boursoufflé du maxillaire supérieur. Ainsi, le crâne Néanderthalien apparaît compartimenté par des régions robustes qui assurent le soutien mécanique et permettent la propagation des forces de pression vers le crâne cérébral exercées par la mandibule et la mastication. Entre ces zones osseuses robustes qui jouent le rôle de piliers et d'arc-boutants, siègent des zones de moindre résistance mécanique répondant aux régions creuses de la tête osseuse. C'est sur une telle interprétation mécanique de l'architecture du crâne Néanderthalien que semble reposer le développement relativement important de la région faciale par rapport à la boîte crânienne, expression la plus représentative de la spécialisation de ce type humain fossile.

La répartition des masses continentales, de la calotte glaciaire et des mers, qui donnèrent à l'Europe de l'époque würmienne une structure géographique quelque peu différente de l'Europe d'aujourd'hui, peut expliquer dans une certaine mesure la distribution des sites préhistoriques ayant livré des restes d'Hommes de Néanderthal. La plus grande partie des découvertes se situent en France du Sud-Ouest (Périgord, Charente), sur le littoral et les plaines côtières Méditerranéennes de France, d'Espagne et d'Italie, dans les Balkans et en

Europe centrale. Au Nord, les Néanderthaliens classiques atteignaient la Belgique et les limites des moraines glaciaires d'Allemagne septentrionale. A l'Est, leur zone de distribution s'étendait jusqu'en Crimée et même jusqu'en Ouzbékistan en passant par les régions de la Méditerranée orientale et l'Irak.

Les Néanderthaliens connurent un environnement assez varié en raison de la distribution géographique et des oscillations climatiques successives de l'époque würmienne. A la fin de l'interglaciaire Riss-Würm, l'Europe devait offrir une physionomie climatique assez voisine de celle que nous connaissons, exception faite de la Scandinavie et de la Mer Baltique qui étaient recouvertes d'une épaisse calotte glaciaire.

ANNEXE 19 :

EVOLUTION DES CHROMOSOMES DES MAMMIFERES :

L'évolution chromosomique a été étudiée par trois approches : tout d'abord l'analyse du caryotype des espèces, ensuite par les données de cartographie et, en troisième lieu, par les techniques de peinture chromosomique.

Avant de les envisager, il convient de rappeler que l'évolution chromosomique n'a vraiment pu être étudiée qu'à partir du moment où l'on disposait de techniques permettant de marquer les chromosomes pour pouvoir non seulement les reconnaître les uns des autres, mais aussi distinguer, avec suffisamment de précisions et de résolution, les différentes parties de chaque chromosome. C'est pourquoi, nous allons d'abord voir les techniques de marquage des chromosomes et ce qu'elles ont immédiatement apporté à l'étude de l'évolution chromosomique des primates.

IV.1.1. Les techniques de marquage chromosomique

Avant les techniques de marquage des chromosomes apparues vers les années 1970, il n'était guère possible d'étudier l'évolution en utilisant les études chromosomiques (caryotype), car sans marquage des chromosomes, on ne pouvait pas distinguer les diverses parties d'un chromosome ; seule l'étude du nombre, de l'aspect global et des longueurs relatives (position du centromère avec indice centromérique – rapport de la longueur du bras court sur la longueur du bras long, présence ou non de satellites, région hétérochromatique localisée chez l'Homme, au début du bras long des chromosomes 1, 9 et 16) était possible, mais cela ne donnait guère d'indication sur l'évolution des espèces. L'étude de l'évolution du caryotype des vertébrés prit une grande ampleur lorsque les techniques de marquage chromosomique devinrent disponibles. La similarité étonnante des modalités du marquage chromosomique entre l'homme et les autres primates, permit à Dutrillaux (1975) de proposer une reconstruction phylogénétique des primates basée sur la similarité caryotypique.

Comme le dit Lejeune (in présentation au lecteur p. 1 de Dutrillaux, 1975) : « La découverte de la structure fine des chromosomes de *Vicia faba* et de *Trillium erectum*, grâce à l'étude en fluorescence après coloration à la moutarde de quinacrine, passa presque inaperçue en 1968. Il fallut qu'une seconde publication de Caspersson et Zech en 1970 vint démontrer la reconnaissance individuelle de chacun des chromosomes humains, pour que la routine établie fût, tout d'un coup, secouée.

Dès lors la diversité des tortures auxquelles les chromosomes furent soumis pour les forcer à révéler leurs secrets fut proprement étonnante. Sous les mauvais traitements les plus variés, ébouillantés, digérés, brûlés à l'alcali ou vitriolés, voire intoxiqués au BUDR, les chromatides révélèrent une immuable image, celle des bandes spécifiques qui les constituent.

Le rôle personnel du Docteur Bernard Dutrillaux dans ce déchiffrement du caryotype est si largement connu qu'il est presque superflu de rappeler qu'on lui doit, entre autres, la dénaturation thermique (bandes R), la digestion enzymatique (bandes G), les bandes T et la différenciation colorée des chromatides soeurs après traitement au BUDR.

Pour le généticien chevronné cette mise en évidence de chromatides bicolores est particulièrement réconfortante puisqu'elle confère soudain aux préparations chromosomiques

l'aspect familial des schémas colorés qui ornaient depuis si longtemps les cours de mécanique chromosomique.

Utilisant aussi bien ses données personnelles que celles de la littérature, le Dr Dutrillaux a tenté et réussi une heureuse synthèse des progrès techniques d'une part et des conséquences scientifiques de leurs applications de l'autre.

Tout particulièrement, ses travaux sur le caryotype comparé des primates, complétant l'oeuvre de pionnier de Jean de Grouchy, apportent une contribution majeure à l'étude des mécanismes évolutifs. »

Lejeune, non seulement introduit les travaux de Dutrillaux, mais il parle également des techniques (bandes R,G, T) qui font apparaître des bandes transversales sur les bras chromosomiques, permettant de les reconnaître.

Dutrillaux (1975) conclut la première partie de sa monographie consacrée aux nouvelles techniques de marquage, à la structure des chromosomes humains et au caryotype humain normal et à ses variantes physiologiques en disant : « Il existe de nombreuses variations individuelles et familiales du caryotype humain. Celles-ci portent essentiellement sur les segments hétérochromatiques, et semblent sans traduction phénotypique. Par leur nombre, ces variations constituent un système de marquage précieux qui permet, presque à coup sûr d'individualiser le caryotype de chacun. Ainsi la notion que tous les hommes possèdent le même caryotype se révèle fautive si l'on considère l'hétérochromatine. Par contre, comme nous le verrons au chapitre V, l'euchromatine paraît remarquablement stable ».

Dutrillaux consacre la deuxième partie de sa monographie (1975 p. 40 à 95) à l'étude phylogénétique du caryotype humain. Après avoir rappelé ceux qui ont consacré des travaux à ce sujet avant lui, Dutrillaux indique les techniques qu'il a utilisées :

« Depuis longtemps déjà, de nombreuses études ont porté sur l'analyse du caryotype des Primates Hominiens (Chiarelli, 1962 ; Hamerton et al., 1963 ; Ruffié et al., 1970). Avec l'apparition des nouvelles techniques, ces études ont connu un regain d'intérêt, puisque l'analyse chromosomique devenait beaucoup plus précise. Ainsi, de Grouchy et al. (1972) et Turleau et al. (1972) ont analysé les caryotypes des différents Pongidae, en utilisant la méthode de dénaturation thermique ménagée (Dutrillaux et Lejeune, 1971). De son côté, Pearson (1971, 1973) se livrait au même travail, mais avec la technique de coloration à la moutarde de quinacrine (Caspersson et al., 1970). Enfin, Bobrow et Madan (1973) analysaient le caryotype de *Pan troglodytes* en utilisant conjointement une technique de digestion enzymatique (Dutrillaux et al., 1971) et de coloration par le Giemsa pH 11 (Bobrow et al.; 1972). Ces auteurs ont ainsi pu montrer qu'il existe des analogies chromosomiques entre l'Homme et les Pongidae, et Turleau et al. (1972), ont tenté d'établir la phylogénie de ces espèces, montrant le rôle primordial des inversions péricentriques. C'est donc indiscutablement à de Grouchy et Turleau que revient le travail de pionnier.

Si la comparaison entre *Homo* et *Pan* est relativement aisée, du fait de la forte ressemblance entre les caryotypes, celle d'*Homo* et des autres Pongidae s'avère beaucoup plus difficile. Afin d'analyser au mieux les différentes espèces, nous avons effectué leur étude en utilisant toutes les techniques de marquage actuellement disponibles : bandes R, Q, T, G11, G et marquage au BUDR, sur des chromosomes prométaphasiques. L'emploi simultané de ces techniques nous a permis de comprendre pourquoi les interprétations des travaux antérieurs différaient si largement, puisque selon la technique utilisée, les informations peuvent être plus ou moins complémentaires, et sembler parfois contradictoires ». Puis, Dutrillaux décrit ses résultats :

« Une partie des résultats portant sur *Pan troglodytes* et *Gorilla gorilla* a déjà été publiée (Lejeune et al, 1973, Dutrillaux et al., 1973c). A cette étude, nous adjoindrons celle de *Pan paniscus* et de *Pongo pygmaeus*. Dans un premier temps, nous allons analyser chaque chromosome, afin de rechercher les correspondances entre espèces. Dans un second temps, nous essaierons de reconstituer les différents phylums, ce qui permettra de proposer un modèle de caryotype pour différentes formes ancestrales. Enfin, nous analyserons dans un dernier temps quels sont les mécanismes qui peuvent intervenir dans l'évolution chromosomique, et leurs relations éventuelles avec l'évolution en général. Un exemple des caryotypes des différentes espèces analysées est représenté sur la figure ci-dessous, celui du caryotype de l'homme et du chimpanzé.

Dutrillaux (1975) évoque les hypothèses qui peuvent être proposées pour expliquer l'évolution chromosomique :

« La période où se sont individualisés les phylums de *Gorilla*, *Pan* et *Homo* semble donc particulière, et nous allons envisager quelles hypothèses sont en accord avec les informations venant d'être décrites.

La première serait que les ancêtres communs à ces trois genres soient passés par une période d'hétérozygotie, pour les 5, 12 et peut-être 17. Cette possibilité ne peut être exclue, a priori, mais le fait que d'autres remaniements, tels l'inversion du 2p et du 7, se soient fixés à l'état homozygote pendant cette même période, la rend très peu probable.

La seconde hypothèse serait que les mêmes inversions des 5, 12 et 17 se soient produites indépendamment, dans les phylums de *Pan* et *Gorilla*. Certes, une telle éventualité n'a pas une probabilité nulle, et l'on sait qu'un même accident peut être intervenu au cours de l'évolution d'un genre, et se retrouver, accidentellement, à l'état hétérozygote, chez un autre genre (Dutrillaux et al., 1973b). Cependant, la probabilité pour que plusieurs accidents identiques se produisent indépendamment et se fixent à l'état homozygote, paraît extraordinairement faible.

Une troisième hypothèse, semblable à la précédente, serait d'admettre que les inversions des 5, 12 et 17, et l'apparition des bandes Q terminales seraient survenues chez un ancêtre commun à *Pan* et *Gorilla*. Dans ce cas, les mêmes accidents des 2p et des 7 seraient survenus indépendamment dans les phylums de *Pan* et *Homo*. Il faudrait admettre alors que la bande Q terminale supplémentaire du 2p de *Pan* est apparue tardivement, alors que nous avons établi que ces structures sont très probablement apparues toutes ensemble.

Ces trois hypothèses, qui tentent de conserver le modèle d'évolution dichotomique apparaissent finalement peu probables, et correspondent mal avec l'argumentation logique que nous avons développée plus haut, à propos des bandes Q terminales en particulier ».

Par conséquent, Dutrillaux rejette une évolution dichotomique et il propose une autre hypothèse qui permet d'admettre que chaque remaniement chromosomique ne s'est produit qu'une seule fois, chez un seul individu. Ceci peut se produire s'il y a eu une hybridation entre ancêtres de caryotypes différents, à une ou plusieurs reprises.

« L'évolution chromosomique paraît fort complexe, par la multitude des mécanismes qui peuvent intervenir. Si l'on étudie des espèces relativement proches, comme les Pongidae, on voit que le nombre chromosomique est stable. Il n'y a donc ni perte ni gain de centromères. L'évolution chromosomique a procédé par petites retouches, pour en arriver à l'aspect actuel du caryotype de chaque espèce. Il est nécessaire de faire appel aux techniques cytologiques les plus précises pour voir que ce sont produits de nombreux réarrangements structuraux équilibrés, et que parfois, de petites structures, comme les bandes Q terminales, présentes

chez certains, font défaut chez d'autres. Si l'on compare maintenant les caryotypes des Pongidae à celui de l'Homme, le nombre chromosomique diffère, et nous avons établi qu'il s'était vraisemblablement produit une inhibition de la fonction d'un centromère, après une fusion télomérique de deux éléments (voir chapitre précédent). Dans d'autres groupes d'animaux, la diminution du nombre chromosomique peut résulter de la fusion centrique de chromosomes acrocentriques (Robertson, 1916).

Il est cependant indiscutable que l'évolution chromosomique ne se fait pas uniquement dans le sens d'une diminution du nombre chromosomique, mais aussi souvent dans le sens inverse, et le gain de centromères nouveaux reste encore un phénomène mystérieux.

De nombreux faits d'observation laissent supposer que tous ces mécanismes que nous venons d'évoquer ne se produisent pas au hasard, mais dépendent étroitement de la structure des chromosomes sur lesquels ils opèrent. Mieux, ce sont peut-être les structures chromosomiques qui les induisent ».

Selon Dutrillaux, les mécanismes possibles induisant la modification des structures chromosomiques sont tout d'abord l'apparition de structures nouvelles et l'accroissement de structures préexistantes. Ce mécanisme, lui-même, a plusieurs composantes que Dutrillaux décrit ainsi :

« a) Lors de l'étude comparée des caryotypes de l'Homme et des Pongidae, nous avons signalé d'une part, l'apparition des bandes Q terminales sur les bras chromosomiques les plus courts, d'autre part, la variation des régions hétérochromatiques, qui peuvent s'accroître considérablement, et enfin, l'apparition des bandes Q juxta-centromériques. Nous avons également discuté de l'hypothétique formation des bandes T sur certaines régions télomériques dans le caryotype d'un ancêtre commun.

En résumé, deux régions chromosomiques semblent être le siège de ces modifications structurales : l'hétérochromatine, et les régions télomériques. Par ailleurs, il est indéniable que les modifications de ces segments dépendent étroitement de leur position par rapport au centromère. Par exemple, les bandes Q terminales ne sont apparues dans le phylum des Chimpanzés et dans celui du Gorille, que sur les bras chromosomiques les plus courts.

Si l'on se rappelle que les régions des centromères et des télomères semblent jouer un rôle déterminant dans la réplication chromosomique normale (Lima de Faria et Jaworska, 1972), il est tentant d'imaginer que l'apparition des bandes Q terminales témoigne réellement d'un mécanisme de synthèse de matériel chromosomique nouveau, qui s'effectuerait à partir des télomères, sous contrôle centromérique.

b) Les échanges de chromatides correspondent à un processus normal de la prophase méiotique. Ils surviennent en des points identiques sur les chromatides des chromosomes homologues. En 1957, Taylor et al., montraient que, chez *Vicia faba*, ces échanges surviennent également souvent entre les deux chromatides sœurs d'un même chromosome, dans les cellules somatiques. Une observation semblable a été faite chez le Hamster (Zakharov et Egolina, 1972) et chez l'Homme (Zakharov et al. 1974).

Très récemment, nous mettions au point un procédé mettant en évidence ces échanges de façon beaucoup plus nette (Dutrillaux et al. 1974), et nous avons pu dénombrer jusqu'à près de 100 échanges dans une même cellule humaine.

Il est évident, comme l'a proposé Ohno (1970), que si ces échanges ne sont pas rigoureusement équitables, il s'ensuit une duplication sur l'un des chromosomes fils, et une déficience sur l'autre. Ce mécanisme peut donc accroître le matériel génétique sans synthèse de nouveau matériel ».

Si l'apparition de matériel chromosomique aux extrémités terminales (télomères), aux centromères et dans les régions hétérochromatiques semble pouvoir jouer un rôle dans l'évolution, il n'en est pas de même des duplications par échanges de chromatides car si ce mécanisme avait joué un rôle dans l'évolution, on devrait constater la duplication de certaines structures chromosomiques. Or exception faite de la variation de l'hétérochromatine, sur le caryotype des Pongidae et d'Homo, il n'existe pas d'observation que de telles duplications se soient produites. Cependant, le segment qui correspond à une bande chromosomique équivaut généralement à une centaine de gènes, si bien qu'une duplication portant sur deux ou trois bandes aurait un effet aussi délétère que la trisomie d'un petit chromosome. Par conséquent, il n'est pas surprenant de ne pas avoir observé ce mécanisme. Par contre, rien n'indique que la duplication de segments beaucoup plus courts ne se soit pas produite.

Le deuxième processus évoqué par Dutrillaux est une modification de la formule chromosomique par mal ségrégation ou par fusion centrique ou télomérique. Dutrillaux le décrit ainsi :

« Chez les Mammifères supérieurs, la majorité des espèces possède entre 40 et 56 chromosomes (Matthey, 1972). Ce fait indiquerait que la souche originelle possédait un nombre chromosomique compris entre ces deux extrêmes. Pour certains auteurs, la formule chromosomique de cette souche serait $2n=48$ (Ohno, 1970).

Cependant, on peut observer des formules chromosomiques très différentes, à l'intérieur d'un même genre. Par exemple, les différentes espèces de *Montiacus* possèdent entre 6 et 46 chromosomes, et chez *Otomys*, on en dénombre de 28 à 56. Nul doute alors qu'il existe une modification importante de la formule chromosomique chez des espèces voisines, et que cette modification puisse s'effectuer aussi bien dans le sens d'une perte ou d'un gain de chromosomes.

Deux processus permettent a priori cette variation : la mal ségrégation et la fusion chromosomiques :

α) Les mal ségrégations : si l'on considère une espèce diploïde, la perte d'un chromosome (monosomie) semble avoir un effet délétère très important. Ainsi, les seuls exemples connus, aussi bien chez l'Homme que chez l'Animal, portent sur les chromosomes sexuels.

β) Les fusions centriques : la fusion entre chromosomes acrocentriques représente le premier mécanisme présumé de l'évolution chromosomique. En effet, dès 1916, Robertson montrait que le nombre des chromosomes, chez les *Acridae* (Insectes, Orthoptères), variait d'une espèce à l'autre, vraisemblablement en raison de la fusion d'éléments acrocentriques par leur région centromérique. Un mécanisme comparable a été décrit chez d'autres Insectes (*Cerambycidae*, *Coléoptères*) (Dutrillaux, 1970) et chez les Reptiles *Sauropsidae* (Cohen et Gans, 1970).

Chez les Mammifères, les fusions centriques, ou translocations Robertsoniennes pourraient aussi expliquer le passage aux formules chromosomiques les plus faibles. Par exemple, une étude en bandes G d'espèces du genre *Rattus* montre que ce mécanisme peut expliquer l'éventail de formules compris entre 32 et 42 (Yosida et Sagai, 1973).

γ) Les fusions télomériques : peu différentes en apparence du type précédent, avec lequel elles ont été confondues, les fusions télomériques représentent peut-être un mécanisme important de la "spéciation" chromosomique. Nous avons vu plus haut que la fusion centrique présumée séparant l'Homme des Pongidae, (de Grouchy et Turleau, 1972), s'est révélée être en fait une fusion télomérique (Lejeune et al., 1973). Dans ce type de remaniement, la structure des deux centromères est préservée, mais l'un d'eux semble inactivé, au moins

partiellement. Cette "mise en réserve" d'un centromère permettrait peut-être sa réutilisation, lors d'un accident chromosomique ultérieur. Une étude plus précise des différents cas de translocations "spécifiantes", supposées par fusion Robertsonienne, montrerait peut-être qu'il s'agit souvent d'une fusion télomérique avec conservation des deux centromères ».

Ainsi, si la diminution du nombre de chromosomes est un moteur puissant de l'évolution chromosomique, qu'en est-il de l'augmentation du nombre de chromosomes ? Pour Dutrillaux, il n'en est pas de même, même si « les faits démontrent qu'il s'est produit une synthèse de matériel chromosomique nouveau depuis l'anneau d'ADN pur et unique constituant le chromosome bactérien jusqu'aux multiples chromosomes élaborés des animaux et des végétaux supérieurs ». Ici, Dutrillaux propose un modèle de formation de chromosomes nouveaux, soit par synthèse de novo, soit par d'autres processus que Dutrillaux décrit ensuite, en commençant par la formation de chromosomes nouveaux par synthèse de matériel centromérique.

« L'augmentation du nombre des chromosomes, par synthèse de matériel nouveau se heurte à plusieurs difficultés, dont la principale semble être la nécessité de fabriquer un centromère.

La connaissance de la structure et de la composition chimique des centromères étant très limitée, il est en effet difficile d'imaginer un modèle reposant sur des faits établis. Parmi les seules informations à notre disposition, on sait qu'il existe, au niveau de ces structures, des constituants aux propriétés particulières : les bandes C, qui témoignent souvent de la présence d'ADN répétitif (Saunders et al., 1972). On ignore toutefois si ces bandes C caractérisent les centromères eux-mêmes, ou des structures avoisinantes.

Postulons donc qu'un centromère est constitué d'un segment d'ADN répétitif, de composition bien définie. Celle-ci entraînerait deux spécificités, l'une attribuant la fonction de centromère, l'autre permettant la distinction entre les centromères appartenant aux différentes paires chromosomiques. Nous avons vu plus haut que la présence d'ADN répétitif induisait peut-être des inéquités dans les échanges de chromatides, faisant survenir des duplications – déficiences. Ainsi, un remaniement pourrait entraîner le clivage d'un centromère précédemment dupliqué, de telle sorte que deux acrocentriques pourraient être formés à partir d'un seul métacentrique ».

Un autre processus est l'acquisition de la fonction de centromère par des structures intra-chromatidiennes. Pour cela, Dutrillaux dit qu' « on peut aussi imaginer qu'il existe, dans les chromatides, des structures dont la composition est voisine de celle des centromères.

Par exemple, certains chromosomes pourraient être constitués de la fusion de plusieurs autres et les centromères incorporés à l'intérieur des chromatides seraient capables de retrouver leur fonction première à la suite d'un remaniement de structure ».

L'analyse du caryotype de quelques 200 espèces et sous-espèces de mammifères, y compris les primates, par Dutrillaux (1996, 1997) démontre que les remaniements chromosomiques sont fréquents mais ne s'accroissent pas au même rythme selon les groupes. Chez les espèces possédant le plus grand nombre de chromosomes, comme les cercopithèques par exemple, le modèle classique de l'évolution par bipartition, issu des études chez la drosophile, notamment par Dobzanski, ne peut pas s'appliquer. Dutrillaux préconise de lui substituer un modèle par réseau.

Dutrillaux résume ainsi ses travaux : il parle d'abord de la distinction à faire entre phénotype et caryotype car des espèces morphologiquement proches peuvent avoir des caryotypes différents et inversement.

« Les remaniements chromosomiques sont des phénomènes fréquents. Chez les mammifères, leur analyse a beaucoup progressé ces dernières années. Dans notre laboratoire, nous avons comparé les chromosomes de plus de deux cents espèces et sous-espèces de mammifères : primates, carnivores et rongeurs.

On a cru longtemps que chaque espèce avait son propre caryotype. Ce n'est pas totalement exact. La comparaison de nombreuses espèces montre que, dans certains groupes, des espèces pourtant proches morphologiquement ont des caryotypes très différents, alors que dans d'autres groupes, des espèces bien distinctes morphologiquement possèdent des caryotypes proches ou identiques. J'entends par même caryotype un même nombre de chromosomes, avec les mêmes bandes et, aussi loin qu'on aille dans l'analyse de localisation des gènes, les mêmes gènes situés au même endroit. La carte génétique ne montre donc pas de différence. Toutefois, on trouverait des différences au niveau des gènes, à la suite des mutations qui ont pu survenir.

L'existence de ces situations surprenantes montre que dans certains groupes les modifications des chromosomes s'accumulent vite par rapport au rythme d'accumulation des mutations ponctuelles à l'intérieur des gènes. De ce fait, le phénotype, en particulier la morphologie, évolue peu et le caryotype beaucoup, tandis que dans d'autres groupes c'est l'inverse, le caryotype reste relativement stable, mais la morphologie varie beaucoup, en raison d'un taux de mutations géniques élevé. Cela relativise la signification de l'horloge biologique, dont on parle beaucoup : elle marche à des vitesses différentes selon les groupes et les paramètres choisis. Une horloge qui marche à des vitesses différentes n'est donc pas une bonne horloge ! ».

Dutrillaux traite ensuite du mythe d'Adam et Eve, c'est-à-dire des hétérozygotes et de la différence entre chromosomes et gènes.

« Concernant le rôle des modifications chromosomiques, les scientifiques ne se sont guère intéressés, jusqu'à présent, qu'à l'effet immédiat des remaniements chromosomiques : le rôle de barrière gamétique. Pourquoi ? Parce qu'on sait, notamment à partir de la pathologie humaine, qu'un hétérozygote porteur d'un tel remaniement a une descendance qui tend à être plus anormale que celle de la moyenne de la population. La reproduction de l'hétérozygote étant défavorisée, on en conclut que l'évolution devait fonctionner de façon très particulière pour expliquer l'acquisition d'un remaniement : le passage par une toute petite population, voire par un couple unique, comme le conçoit le mythe d'Adam et Eve. On n'imagine pas d'autre solution qu'un croisement entre hétérozygotes, même si cela entraîne des difficultés de procréation, pour qu'au hasard des ségrégations chromosomiques se forme une population homozygote pour ce remaniement.

L'idée qu'une nouvelle espèce puisse émerger par un tel processus est paradoxale puisqu'il a toujours été admis que l'évolution privilégie des situations favorables, dans le cadre de la sélection naturelle. Comment alors expliquer la survenue fréquente des remaniements chromosomiques, au cours de l'évolution, alors qu'être porteur hétérozygote d'un tel remaniement défavorise la procréation ? En réalité, on a entretenu une confusion entre l'effet d'un remaniement du caryotype sur le phénotype et l'effet de ce même remaniement sur la reproduction. Un individu peut être porteur d'une particularité génétique ou chromosomique et, en raison d'une dérive dans la fabrication des gamètes, fabriquer plus de gamètes d'un type que d'un autre. Qu'une telle dérive existe et il est alors possible d'avoir plus de descendants porteurs de la particularité génétique, bien que celle-ci entraîne un certain nombre de difficultés de procréation ».

A l'échelle de l'évolution, les individus ne sont que les vecteurs d'une information génétique, et il ne faut pas confondre les difficultés qu'ils ont éventuellement à vivre avec leur

information génétique, et la difficulté, qui peut être bien moindre, de transmettre cette information. Une translocation susceptible de créer une descendance à problèmes, si elle est associée à un gène favorable à la reproduction, peut finalement se transmettre au point de créer une population nouvelle. Un désavantage génétique immédiat peut donc être largement compensé, sur le long terme, par un avantage associé ».

Puis Dutrillaux attire l'attention sur les préjugés qui existent dans l'étude de l'évolution chromosomique. Un premier préjugé est le transfert sur les autres espèces de ce que l'on sait de l'espèce humaine et un second préjugé est un biais d'analyse dû à un biais de recrutement par la médecine.

« On a aussi beaucoup exagéré le rôle défavorable des remaniements chromosomiques pour la descendance, en raison d'un double préjugé. D'abord, nous avons transféré sur les autres espèces ce que nous savions de la nôtre. Il est vrai qu'il n'existe pas de population humaine, plus ou moins isolée, porteuse d'un remaniement chromosomique particulier. Notre espèce est essentiellement monomorphe : les translocations ou inversions récurrentes ont des fréquences inférieures à 1 ‰. De ce fait, chaque variant, chaque porteur d'un remaniement, est considéré comme potentiellement pathologique. Cette situation ne s'applique manifestement pas à beaucoup d'autres espèces, où l'on observe un polymorphisme chromosomique. Dans ces espèces, le fait d'être porteur d'un remaniement chromosomique ne peut pas être considéré comme pathologique.

Le second préjugé résulte d'un biais d'analyse. On ne fait pas l'examen chromosomique de tout le monde. Il faut un motif, et ce motif est le plus souvent l'existence d'une anomalie visible. C'est le biais de recrutement des individus, par la médecine, qui a amené à exagérer le rôle défavorable des remaniements. Or, il existe dans la population des individus porteurs de translocations ou d'inversions chromosomiques, qui pourtant se reproduisent parfaitement bien, sans difficulté apparente.

On sait même que dans certains cas des inversions portées par des hommes normaux reconstituent des chromosomes de chimpanzé ou de gorille. Elles n'ont donc pas d'effet sur le phénotype. Cela montre aussi que ces inversions ne se produisent pas tout à fait au hasard. Elles se font en des points privilégiés, probablement en raison d'homologies de séquences favorisant la recombinaison de l'ADN ».

L'immense majorité de notre génome est fait de séquences dont on ne connaît pas la fonction, qui ne codent pas pour des protéines. On peut ainsi avoir une infinité de ruptures possibles de chromosomes sans rupture de l'information génétique. On a des raisons de penser qu'il existe beaucoup plus de remaniements entre séquences non codantes qu'entre séquences codantes.

Dutrillaux précise d'ailleurs « que ce que nous observons dans la population est le résultat d'une forte sélection *in utero*. Beaucoup d'embryons sont éliminés très tôt en raison de déséquilibres chromosomiques, qui peuvent être induits par des remaniements ».

Dutrillaux expose ensuite son idée d'une évolution en réseau due au fait qu'il existe un polymorphisme chromosomique dans les populations, source de l'apparition de sujets porteurs homozygotes de remaniements chromosomiques, créant une barrière génétique. De plus, des espèces proches ont souvent un même chromosome impliqué dans des remaniements différents chez l'une et l'autre de ces espèces :

« A partir du moment où l'on admet qu'un remaniement chromosomique peut être à l'origine d'une spéciation, il est tentant, on l'a vu, d'admettre l'idée d'un goulot d'étranglement originel, couple unique ou micropopulation. L'étude des mammifères, en particulier des primates et surtout des rongeurs, montre qu'il existe des populations polymorphes. Ce

polymorphisme semble très bien supporté, avec des hétérozygotes et des homozygotes pour diverses formules chromosomiques.

On ne peut donc ni affirmer que le caryotype de la plupart des espèces soit homogène, ni supposer que ce polymorphisme pénalise fortement la reproduction des hétérozygotes. En fait, il ne faut pas considérer l'effet d'un seul remaniement chromosomique, mais de plusieurs. Le polymorphisme chromosomique permet une accumulation progressive de remaniements dans une population. Par le biais des croisements entre individus, il est envisageable de voir apparaître, au bout d'un temps plus ou moins long, des individus porteurs homozygotes de plusieurs remaniements chromosomiques susceptibles de générer une barrière gamétique.

Ce processus peut être comparé à la survenue des maladies récessives : une mutation génétique se transmet de manière neutre dans la population, jusqu'au jour où deux personnes porteuses de la même mutation se rencontrent et procréent. Dès lors, des homozygotes peuvent naître porteurs du caractère anormal ou nouveau.

L'évolution chromosomique procède à mes yeux de cette façon, créant une sorte de réseau. Des remaniements chromosomiques s'installent dans la population, s'il n'y a pas de forte contre-sélection, permettant l'instauration d'un polymorphisme chromosomique. Cela ne suffit pas, bien sûr, à créer une espèce nouvelle. Mais l'effet des remaniements peut être comparé à celui d'un isolement géographique. Ils individualisent une micro-population qui a de plus en plus de mal à se reproduire facilement avec le reste de la population d'origine.

Autre fait important : deux espèces proches possèdent souvent un même chromosome impliqué dans deux remaniements différents chez l'une et l'autre. Ce point nous a longtemps échappé, mais c'est probablement un élément important du cloisonnement qui se crée entre les descendants. En effet, le polymorphisme qu'on observe dans les populations montre que des individus peuvent être hétérozygotes pour plus d'un remaniement et se reproduire quand même. En revanche aucun exemple n'est connu de reproduction d'individu porteur de deux remaniements affectant deux chromosomes homologues. Cela semble entraîner des troubles considérables de la méiose ».

Puis, Dutrillaux parle de sa croyance d'une évolution à tiroirs, c'est-à-dire qu'une première mutation chromosomique rend l'individu qui en est porteur sensible à de nouveaux remaniements chromosomiques :

« Quittons maintenant l'effet immédiat pour aborder un point qui a été jusqu'ici complètement négligé : les remaniements des chromosomes peuvent avoir un effet à long terme, sur la spéciation, sur des durées significatives à l'échelle de l'évolution.

Si l'on considère l'arbre évolutif des primates, tel qu'il a pu être reconstitué, on s'aperçoit que chez les prosimiens (les lémurs) la grande majorité des remaniements, environ neuf sur dix, sont des translocations par fusion de deux chromosomes. Au cours de l'évolution des pongidés et de l'homme, neuf fois sur dix ce sont des inversions qui surviennent, alors que chez les cercopithèques ce sont le plus souvent des fissions, entraînant une augmentation du nombre des chromosomes. Cette accumulation de modifications chromosomiques n'est donc pas aléatoire. Pourquoi ? Il n'existe encore aucune explication satisfaisante, mais une interprétation semble s'imposer dans certains cas au moins. Je pense que l'évolution, d'une façon générale, procède par étapes et que chaque étape prédétermine les suivantes. Cela signifie simplement que les mutations orientent la réponse à la sélection, et que par la suite la sélection orientera le succès des autres mutations.

Je crois à une évolution à tiroirs, où une première mutation rend le génome, et donc l'individu, ouvert à de nouvelles modifications, qui auparavant étaient délétères.

Force est, en tout cas, de constater que du fait de cette accumulation non aléatoire des remaniements, les formules chromosomiques changent considérablement. Chez les lémurs, l'accumulation de translocations aboutit à une réduction progressive du nombre de chromosomes, jusqu'à seulement 20 chromosomes chez certains *Indridae*. Les fissions qui surviennent chez les cercopithèques aboutissent au résultat inverse : les ancêtres des cercopithèques avaient autour de 44 chromosomes, tandis que certaines espèces en ont aujourd'hui jusqu'à 72. » Ainsi, chez les lémuriens, les remaniements chromosomiques sont surtout des translocations, chez les pongidés et l'homme, ce sont des inversions, alors que chez les cercopithèques, ce sont des fissions avec augmentation du nombre de chromosomes.

Dutrillaux (1986) a reconstitué le caryotype ancestral des primates qui est formé d'une soixantaine de chromosomes, tous composés d'un bras et d'un centromère à une extrémité (acrocentrique), hormis l'X. L'accumulation d'inversions va déplacer le centromère vers le centre, de sorte que chaque chromosome porte deux bras de part et d'autre du centromère. Par conséquent, le nombre de bras peut doubler sans que le nombre de chromosomes augmente.

Pour résumer, dit Dutrillaux « le caractère non aléatoire des remaniements chromosomiques fait que certains types s'accumulent. De ce fait, le nombre de chromosomes et le nombre de bras chromosomiques d'un groupe donné devient très différent de ceux du groupe voisin.

Sauf exception, une espèce ne se forme pas à partir d'une seule modification génétique. En général, la comparaison de deux espèces voisines montre qu'elles sont séparées par quelques pour-cent de différences géniques. Evidemment, on ne sait pas exactement ce qui s'est passé au départ, mais l'on suppose qu'il faut plus d'une mutation pour instaurer un phénotype correspondant à une nouvelle espèce. Supposons, pour simplifier, qu'il faille trois mutations pour que des individus porteurs se reconnaissent à la fois semblables entre eux et différents des autres. Si ces trois mutations sont proches les unes des autres sur un même chromosome, elles vont se transmettre souvent comme un seul gène, tout en codant chacune pour un caractère précis. A l'inverse, si elles sont portées par trois chromosomes différents, du fait de la ségrégation indépendante des chromosomes à la méiose, elles vont être redistribuées à chaque génération avec les divers chromosomes. Le groupe de caractères ne pourra donc se maintenir. Dans ce cas, la spéciation ne pourra se faire d'emblée. Un polymorphisme se développera dans la population, et c'est seulement au hasard de croisements plus ou moins éloignés dans le temps que les trois mutations pourront devenir plus fréquentes dans une sous-population, et finalement se retrouver ensemble dans un groupe d'individus ».

C'est ainsi que le nombre de chromosomes constituant le caryotype d'une espèce va jouer un rôle considérable. Une espèce ayant un nombre très bas de chromosomes aura une probabilité forte de transmettre ensemble les trois mutations. Très vite, à l'échelle de l'évolution, un rameau pourra se détacher et former une spéciation par bipartition, c'est-à-dire par dichotomie.

Par contre, une évolution de ce type n'est pas possible pour une espèce avec un nombre élevé de chromosomes car les mutations sont continuellement redistribuées au hasard des ségrégations chromosomiques. Celles-ci, selon Dutrillaux, peuvent être simplement évaluées par la formule $S = 2^N$ où N est le nombre haploïde (en une seule copie) de chromosomes

Ainsi, dans la famille des *Cercopithecidae*, le nombre de combinaisons possibles est infiniment plus grand chez certains mones (cercopithèques d'Afrique-Equatoriale), où $N = 36$, que chez les babouins et macaques où $N = 21$ ».

Dutrillaux considère maintenant ce qui se passe s'il y a recombinaisons entre chromosomes homologues.

« Jusqu'ici, nous avons fait abstraction des recombinaisons entre chromosomes homologues, qui surviennent au stade prophase de la méiose. Ces recombinaisons font que chaque chromosome transmis dans les gamètes est une mosaïque de la paire de chromosomes homologues d'origine : c'est le brassage génique par recombinaison ou crossing-over. Ces crossing-over laissent une trace : les chiasmata, dénombrables au microscope au stade métaphase de la première division méiotique. Il est donc possible de comparer leur nombre chez des espèces à caryotypes différents. Ce décompte nous a permis de montrer qu'il existe au moins un chiasma par bras chromosomique, donc au moins un par chromosome acrocentrique (le centromère étant à une extrémité, il n'y a qu'un seul bras) et deux par chromosome métacentrique, quelle que soit leur taille. En conséquence, il existe une forte relation entre le nombre de chromosomes, et, mieux encore, de bras chromosomiques, et le taux de recombinaison méiotique. En d'autres termes, deux gènes situés à même distance physique sur un même segment chromosomique auront d'autant moins de chances d'être recombinés que ce segment est situé sur un grand chromosome ».

Dutrillaux insiste sur les différences entre évolution dichotomique (la *Drosophile* qui n'a que 8 chromosomes) et l'évolution en réseau (les mammifères qui ont 40 à 60 chromosomes).

« L'évolution chromosomique non aléatoire, qui a progressivement entraîné des fragmentations dans certains taxons, ou inversement des fissions de chromosomes dans d'autres, a donc considérablement modifié les probabilités de transmission de groupes de mutations. Il en résulte que les taxons à nombre réduit de chromosomes pourront évoluer sur un mode dichotomique, alors que ceux possédant un grand nombre de chromosomes ne pourront évoluer qu'en réseau. Les dynamiques d'apparition de nouvelles espèces s'en trouveront changées.

Dans l'évolution dichotomique, le phénomène de spéciation pourra être relativement régulier. A l'opposé, dans l'évolution en réseau, ou populationnelle, elle se fera par à-coups. Il faudra attendre que les mutations se disséminent, entraînant un polymorphisme intraspécifique, qu'elles se répartissent diversement dans la population, et qu'enfin apparaissent des homozygotes pour des mutations différentes en des points séparés de la dite population. A une période de latence succédera donc une période d'explosion où plusieurs espèces s'individualiseront à partir d'une même population d'origine.

Un exemple typique est fourni par les cercopithèques arboricoles. Issus d'une même population ancestrale, des groupes plurispécifiques se forment encore aujourd'hui et des éthologues ont même remarqué l'existence d'un mâle dominant à phénotype hybride, ce qui peut contribuer fortement à redistribuer les mutations, donc à une dynamique en réseau ». Ce schéma évolutif est, en quelque sorte, basé sur la notion d'équilibres ponctués que nous avons vu par ailleurs. Toutefois, comme le dit Dutrillaux : « Ce schéma évolutif n'est pas admis classiquement. N'oublions pas que les théories modernes de l'évolution et de la génétique des populations sont en partie basées sur les travaux de l'école de Dobzhansky qui décrivent de belles évolutions dichotomiques chez les *Drosophiles*. Or les *Drosophiles* sont des diptères possédant 8 chromosomes (4 paires) seulement. De plus, il n'y a pas de recombinaison méiotique chez le mâle. Toutes les conditions sont donc réunies pour faciliter la transmission en bloc de groupes de mutation, et donc une évolution dichotomique. Ce modèle ne peut donc être généralisé, et s'applique mal aux mammifères, dont la très grande majorité des espèces possède entre 40 et 60 chromosomes ». Ainsi le schéma de l'évolution dichotomique décrit par Dobzhanski, s'il s'applique à la *Drosophile*, ne peut pas être transposé aux mammifères.

Dutrillaux souligne ensuite la nature non aléatoire des mutations géniques :

« Le dernier point que je souhaite souligner est la nature non aléatoire des mutations géniques. Là encore, une école de pensée dogmatique a introduit la notion que les mutations

étaient aléatoires, et conféré du coup un rôle quasi exclusif à la sélection qui ne retient que les bonnes mutations.

Avec l'accumulation des données sur la nature des mutations, cette vision paraît simpliste. Les notions de dominance (la mutation d'un allèle sur deux s'exprime) et de récessivité (les deux allèles doivent être mutés pour que le caractère mutant s'exprime) gardent une forte signification. Il apparaît que la grande majorité des mutations induites par les mutagènes, environnementaux ou autres, sont récessives, et qu'elles entraînent une perte de fonction de l'allèle touché, l'autre allèle s'exprimant seul. De telles mutations peuvent s'accumuler, mais ne sont peut-être pas très intéressantes pour la dynamique de l'évolution, puisqu'elles orientent vers des pertes de fonction. Elles entraîneraient plutôt le vieillissement d'une population en alourdissant son fardeau génétique. Ce processus est peut-être l'explication du grand mystère qu'est la disparition quasi-systématique des espèces ancestrales.

Les mutations dominantes semblent plus intéressantes, puisqu'elles créent une nouvelle fonction. Elles semblent survenir rarement et sont peu induites par les mutagènes. Deux cas de figure existent.

Dans le premier cas, une fonction se substitue à une autre, en passant par la phase hétérozygote. Le plus souvent, un phénotype remplacera un autre, mais il n'y aura pas de grand changement, en particulier de gain de fonction. Ces mutations jouent vraisemblablement un rôle dans le polymorphisme du phénotype, comme la variation de la pigmentation et de caractères morphologiques ou immunologiques mineurs.

Le second cas de figure aboutirait au gain de fonction. Dans la mesure où tout laisse supposer que les gènes en place ont leur utilité, il paraît intéressant de créer de nouveaux gènes vecteurs de nouvelles fonctions. L'existence de la duplication de certains gènes a été suspectée depuis longtemps, elle est maintenant démontrée. Les remaniements chromosomiques semblent bien jouer, là aussi, un rôle en permettant la transposition d'un gène d'un chromosome à l'autre, ou d'une position à l'autre d'un même chromosome. Ainsi apparaît une structure nouvelle, directement dérivée d'un gène existant qui reste en place. Il peut s'agir d'une simple duplication, qui aura l'intérêt de permettre par une mutation ultérieure l'acquisition d'une nouvelle fonction, sans perte de la fonction originelle. Il peut s'agir encore de la formation d'un gène tronqué, qui formera un pseudogène non transcrit, mais qui constituera un réservoir de matériel génétique, pour d'éventuelles mutations futures ».

Pour résumer les travaux de Dutrillaux, on peut dire que les réarrangements chromosomiques peuvent jouer plusieurs rôles importants dans l'évolution. Ils peuvent constituer des barrières gamétiques, comme l'isolement géographique, mais aussi entraîner une évolution dichotomique chez les espèces à nombre faible de chromosomes (*Drosophile*) ou en réseau chez les espèces à nombre élevé de chromosomes (mammifères) à l'échelle des populations et être un moteur dans l'acquisition de nouvelles fonctions potentielles.

Dutrillaux propose donc un mécanisme de l'évolution basé sur les réarrangements chromosomiques. Comme il le dit lui-même, il est regrettable que ce mécanisme de l'évolution ne soit pas plus souvent pris en compte.

Dutrillaux conclut que l'évolution chromosomique pourrait ainsi se schématiser en trois étapes. Lors de la première étape, le chromosome n'a pas commencé le processus de synthèse et d'incorporation de structures sensibles.

Au cours de la deuxième étape, ce processus est amorcé avec la synthèse de structures sensibles et l'évolution chromosomique va devenir de plus en plus rapide, jusqu'à modifier profondément sa structure avec incorporation des structures sensibles.

Survient alors la troisième étape au cours de laquelle ces modifications structurales profondes vont entraîner un deuxième type de remaniement dont les conséquences pourront être très différentes avec une pathologie chromosomique.

Dutrillaux considère qu'« ainsi, la première étape permettrait de comprendre pourquoi certaines espèces, n'ayant pas amorcé le processus de l'évolution chromosomique, sont restées inchangées depuis des centaines de millions d'années (espèces panchroniques).

La seconde étape serait celle de l'évolution chromosomique. La modification ou l'apparition de certaines structures permettrait le déclenchement d'un certain nombre de remaniements chromosomiques, dont l'effet "cloisonnant" pourrait intervenir dans la spéciation. D'autres remaniements, "modifiants", pourraient jouer un rôle plus large.

La troisième étape serait celle de la pathologie chromosomique. La structure chromosomique, profondément modifiée, va permettre de nombreuses variations, mais d'un type le plus souvent différent, comme les translocations. Celles-ci, qui jouent un rôle important dans la pathologie à la suite des mal-ségrégations qu'elles entraînent dépendraient donc du stade évolutif des chromosomes ».

Ainsi, la comparaison du caryotype avec marquage des chromosomes a permis à Dutrillaux (1975) de proposer une phylogénie des Pongidae et de l'Homme. Toutefois, quand les espèces de différents ordres de mammifères furent comparées avec ces techniques, les similarités de marquage chromosomique furent limitées à très peu de régions chromosomiques comme cela fut démontré dans les études chat-homme (O'Brien et Nash 1982, von Kiel et al. 1985) et chat-souris (Sawyer et Hozier 1986) par exemple

Durant les 20 années qui ont suivi le travail initial de Dutrillaux, des progrès dans ce domaine ont été effectués grâce à d'autres techniques comme la cartographie et la peinture chromosomique.

IV.1.2. Les données de cartographie

La longue histoire informative de la cartographie comparative génique homme-souris, a dominé cette partie. Dans un travail initial qui a eu une grande influence, Nadeau et Taylor (1984) étudient 83 loci orthologues chez l'homme et chez la souris. Sur cette base, ils prédisent un nombre total de 178 + 398 segments avec synténie et ordre génique conservés entre ces deux espèces. Nadeau et Taylor utilisent les études de liaison des loci homologues chez l'homme et la souris pour estimer la longueur moyenne des segments conservés pendant l'évolution. Cette étude est possible car des progrès récents en génétique des mammifères a permis la localisation chromosomique de nombreux loci définis biochimiquement et le développement de cartes de liaison pour une variété d'espèces. L'analyse de ces cartes de liaison est un outil utile pour étudier l'organisation génomique et l'évolution. Par exemple, la liaison des loci homologues sur le chromosome X est rigoureusement conservée chez les mammifères, suggérant que les réarrangements impliquant le chromosome X ont été rejetés par la sélection naturelle. Par contre, les analyses de liaisons de chromosomes autosomiques ont démontré que des liaisons qui sont fortes dans une espèce, tendent à être conservées dans d'autres espèces alors que des loci qui ne sont pas étroitement liés dans une espèce tendent à ne pas être liés dans une autre espèce. Cependant, on ne sait pas si des segments conservés sont protégés des réarrangements chromosomiques et représentent ainsi des combinaisons adaptatives de loci ou bien si ces segments conservés reflètent une distribution au hasard des réarrangements chromosomiques dans le génome.

Les cartes de liaison de l'homme et de la souris étant maintenant suffisamment complétées, il est devenu possible de pratiquer des analyses quantitatives de l'étendue de la conservation des liaisons et d'étudier l'organisation génomique et l'évolution, d'où cette étude.

83 loci homologues ont été localisés sur des autosomes spécifiques chez l'homme et chez la souris, comprenant par exemple, des oncogènes comme *c-abl*, *c-mos*, *c-myc*, des enzymes comme la catalase 1, l' α -L-fucosidase, l' α -1-antitrypsine et des protéines de structure comme le procollagène de type 1 et 2 et la γ -cristalline. La comparaison de ces 83 loci homologues révèle 13 segments conservés.

Ces 13 segments conservés sont situés sur les chromosomes 2, 4 et 5 (2 segments), 7, 8, 9 (4 segments), 12 et 17. Les distances génétiques entre les marqueurs extrêmes de ces 13 segments sont connus pour la souris et varient de 1 à 24 centimorgans. Les auteurs ont développé des méthodes utilisant leur échantillon pour estimer la longueur moyenne de tous les segments autosomiques conservés du génome (cette longueur moyenne est de $8,1 \pm 1,6$ centimorgans), et pour estimer que les réarrangements chromosomiques qui déterminent la longueur de ces segments sont distribués au hasard sur le génome.

La longueur des segments conservés peut être utilisée pour calculer le taux auquel les homologies de liaison sont détruites pendant l'évolution. Approximativement, 180 ruptures d'homologies de liaisons sont survenues depuis la divergence homme-souris avec 1,3 ruptures par Ma, soit l'équivalent de 0,63 translocations réciproques par Ma. Ce taux bas est comparable avec les taux basés sur les changements du nombre des chromosomes et des bras chromosomiques et suggèrent que les réarrangements chromosomiques n'ont pas contribué significativement aux différences anatomiques, physiologiques et comportementales entre l'homme et la souris. Toutefois, il faut noter une limitation à ces méthodes car le calcul ne s'adresse pas aux lignées individuelles. L'exactitude de ce calcul demeura valable les 20 années suivantes.

Des études similaires avec le génome humain comme référence, furent rapportées pour le poisson-zèbre (Amores et al. 1998 ; Woods et al. 2000). Les chordés invertébrés ont un cluster Hox, mais les mammifères en ont quatre, suggérant qu'une duplication du cluster facilite l'évolution des plans d'organisation des vertébrés. Cette étude démontre que le poisson-zèbre a 7 clusters Hox. Des analyses phylogénétiques et la cartographie génétique suggèrent un événement chromosomique de doublement, probablement par duplication du génome entier, après la divergence poissons raie et sarcoptérygiens mais avant la radiation des téléostes. Ainsi, les téléostes ont plus de copies de ces gènes régulateurs du développement que les mammifères, malgré moins de complexité de l'axe antéro-postérieur. A nouveau, un génome très réarrangé est observé. Une estimation grossière aboutit à 260 à 420 segments de synténie conservée (Woods et al. 2000).

Si ces études démontrent qu'il y a des différences en ce qui concerne la cartographie des gènes entre l'homme et la souris ou les poissons, elles ne permettent guère d'aller plus loin.

IV.1.3. Les techniques de peinture chromosomique (analyse Zoo-FISH)

Cette technique repose sur la similarité de séquence de l'ADN, qui est révélée par les techniques d'hybridation in situ fluorescentes (FISH). De préférence, des sondes de chromosomes isolés sont utilisées qui, après hybridation prolongée, indiquent les segments chromosomiques orthologues des autres espèces (Schertan et al, 1994). La peinture chromosomique comparative, appelée ZOO-FISH, utilisant des bibliothèques de chromosomes humains 1,16,17 et X et de chromosome 11 de souris, démontre la présence de groupes synténiques des ordres de mammifères apparentés de loin, allant des primates (*Homo*

sapiens), muridés (*Mus musculus*), ongulés à nombre pair (*Nuntiacus muntjak vaginalis* et *Nuntiacus reeves*) et baleines (*Balaenoptera physalus*). Ces ordres de mammifères ont évolué séparément il y a 55-80 Ma.

Ces études de ZOO-FISH peuvent être utilisées pour générer des cartes chromosomiques comparatives d'un grand nombre d'espèces de mammifères. Elles ont démontré qu'avec le chromosome 1 humain, on trouve des homologies chez la souris des chromosome 1 et Xq et Y, qu'avec le chromosome 17 humain, on trouve des homologies chez la souris du chromosome 11 B-E et qu'avec le chromosome 16 humain, on trouve des homologies chez la souris du segment distal du chromosome 8.

Cette technique révèle les segments avec synténie conservée, mais elle ne fournit pas d'indication sur l'ordre des gènes.

Avec des sondes d'ADN humain, cette technique fonctionne avec toutes les espèces de mammifères. En dehors des euthériens cette technique a été appliquée avec succès uniquement avec une sonde du chromosome X chez les marsupiaux (Colas et al. 1999).

Les caractéristiques de chromosome ancestral commun sous forme d'associations et de fissions ont été observées dès que plus d'espèces furent analysées (Rettenberger et al. 1995). Il est des espèces avec un taux relativement élevé de réarrangement (souris, chien et gibbon) et d'autres espèces avec peu de réarrangements (tubulidentité, phoque et chat). Ces espèces sont porteuses d'un caryotype conservé et ainsi, elles sont informatives pour les reconstructions caryotypiques (Yang et al. 2003). Les auteurs ont hybridé des bibliothèques d'ADN humain chromosomique spécifique avec des métaphases étalées de porc pour examiner l'ampleur de la conservation de la synténie entre les deux espèces. Une synténie marquée fut constatée pour tous les segments chromosomiques des autosomes humains homologues avec le caryotype du porc. Une importante conservation de la synténie fut observée avec 47 segments de synténie conservée, communs au caryotype humain et de porc. Des réarrangements intra chromosomiques par inversion à l'intérieur et entre ces segments furent observés. Ces analyses démontrent que la synténie entre homme et porc est trois fois plus conservée qu'entre homme et souris et est caractérisée par des segments conservés moins nombreux mais plus grands.

On peut en donner quelques exemples : HSA 19 bibliothèque spécifique est homologue de SSC 2q 11 – q21 et 6q11-q21. (HSA= *Homo sapiens*, SSC = *Sus scrofa* (porc)).

Les gènes INSR (récepteur d'insuline) et Ley-IL (Leydig insulin-like hormone) sont localisés sur le chromosome HSA 19p et SSC 2q11-q21.

RYR1(récepteur ryanodine) est localisé sur HSA 19q13.1 et SSC 6q11-q21.

Yang et al (2003) ont utilisé des sondes de chromosomes d'humains, de *Tubulidentata* et d'éléphant Africa et appliqué des schémas de peinture réciproque sur des représentants de deux ordres d'Afrothériens, le *Tubulidentata* et les *Proboscidea* (éléphants). Ils ont trouvé un caryotype ancestral de mammifère comprenant $2n = 44$ chromosomes dont 9 chromosomes ont une synténie complètement conservée par rapport à l'homme, 6 chromosomes ont une synténie conservée comme chromosome isolé ou blocs chromosomiques dans le caryotype humain mais qui surviennent sur 2 chromosomes différents chez l'ancêtre et 7 combinaisons voisines jointives (i.e. la synténie est maintenue dans la majorité des espèces des ordres étudiés jusqu'à présent, mais qui correspondent à 2 chromosomes chez les humains).

Plusieurs études ont ainsi pu proposer un protocaryotype euthérien de 21-22 chromosomes (Chowdhary et al. 1998 ; Murphy et al. 2001 ; Yang et al. 2003 ; Richard et al. 2003 ; Froenicke, 2005) qui est similaire au caryotype humain actuel.

Ferguson-Smith et al. (2005) ont produit des sondes pour peinture chromosomique par extraction de chromosomes par cytométrie de flux. Ils ont utilisé ces sondes pour des hybridations in situ inter-espèces pour construire des cartes comparatives, pour étudier l'évolution et la phylogénétique du caryotype, pour préciser les territoires nucléaires des noyaux interphasiques et pour analyser les points de cassure.

La peinture chromosomique entre l'homme et les grands singes confirme que, à deux exceptions près, chaque chromosome humain est homologue à un seul chromosome de singe. Les exceptions sont la fusion de deux chromosomes de singe pour former le chromosome 2 de l'homme et la translocation réciproque de deux chromosomes du gorille homologues aux chromosomes humains 5 et 17.

La majorité des inversions chromosomiques sont retrouvées, elles concernent les chromosomes 5, 9 et 17 du chimpanzé ; 8, 9, 10, 12, 14 et 18 du gorille ; 3, 7, 9, 11, 12 et 20 de l'orang-outan.

ANNEXE 20 : GENOMIQUE COMPARATIVE

Annexe 20.1.

IV.2.1. Les comparaisons *in silico* des bases de données génomiques.

Nous avons vu que la reconstruction du caryotype de l'ancêtre euthérien fondateur de 100 Ma a été faite. De même, des études ont été réalisées chez les poissons (Amores et al, 1998 ; Woods et al. 2000 ; 2005 ; Jaillon et al. 2004). Avec la publication du génome du poulet (International Chicken Genome Sequencing Consortium, 2004), comme lien de connexion entre mammifères et poissons, il est devenu possible de reconstruire le protocaryotype de l'ancêtre commun des vertébrés qui vécut il y a 450 Ma. A cause du taux élevé de divergence de l'ADN, les techniques de peinture chromosomique ne sont pas applicables lorsque l'on compare différents génomes de vertébrés. Pour cela, il faut utiliser les méthodes *in silico* et rechercher les synténies ancestrales. C'est ce qu'ont fait Kohn et al (2006) qui ont établi une base de données de gènes orthologues contenant 3300 gènes avec une densité d'un gène par mégabase, le long de tous les chromosomes humains (Homo sapiens, HSA). Cette base de données contient les gènes humains et leurs gènes orthologues de poulet (*Gallus gallus*, GGA) avec leur localisation chromosomique, le poisson Tétrahodon (*Tetraodon nigrovirides* TNI), le poisson-zèbre (*Danio rerio*, DRE) et un autre poisson, medaka (*Oryzias latipes*, OLA). Pour Kohn et al (2006) : « Les gènes de poulet et de poisson furent considérés comme orthologues aux gènes respectifs humains si les recherches réciproques les mieux ciblées dans BLAST les identifie comme tels dans la base de données Ensemble (<http://www.ensemble.org/>) »...

La reconstruction du protocaryotype ancestral de tétrapode est basée sur les données des génomes du poulet, de l'homme, incluant les caractéristiques chromosomiques conservées qui ont guidé la reconstruction du caryotype ancestral d'euthérien (Chowdhary et al. 1998 ; Froenicke 2005), le poisson *Tetraodon* servant de groupe externe.

Tableau 14 :

Reconstruction du protocaryotype de tétrapode (TET)				
protochromosome de tétrapode	chromosome de poulet	chromosome Euthérien	chromosome humain	chromosome de Tetrahodon
1	2, 9, 16	3, 4, 5, 7, 8, 13, 17	3, 5, 6, 7, 8q, 10, 18	6, 15, 8, 21
2	1, 24	3, 6, 9, 12, 15, X	2p, 3, 21, 11, 13, 15, X	7, 16, 2, 3
3	3, 14	1, 2, 5, 12, 19, 20	1, 2p, 6, 8, 7, 16p, 20	2, 3, 10, 14, 17
4	5, 10	6, 9	11, 14, 15	5, 13, 10, 14
5	4q, 22	2	4, 8p	12, 18
6	1	7, 8	7, 12pq, 22	13, 19
7	17, Z	4, 11, 17	5, 9, 18	4, 12, 18
8	7	10	2q	2, 3
9	8, 28	1	1, 19p	1, 15
10	6	14	10q	2, 17, 18
11	18, 19, 27	16	17	2, 3, 7, 16
12	4p	Xq	Xq	1, 7
13	12	1, 3, X	1, 3, X	9, 11
14	11	18	16q, 19q	5, 13
15	21, 23, 26, 32	1	1	8, 21, 9, 11
16	13	4	5	1, 7
17	20	19	20	9, 11
18	15	21	12q, 22q	12

Les associations synténiques suivantes de segments voisins du caryotype ancestral d'euthérien sont également présentes dans le génome de poulet : 1/19p, 3/21, 4/8p, 7/16p, 12/22 (2 chromosomes), 14/15, 16q/19q. Par conséquent, ces associations et la fusion chromosomique bien connue établissant le chromosome 2 HSA, furent intégrées dans la reconstruction du caryotype du tétrapode (TET) de 310 Ma. (Voir Tableau 14 ci-contre).

La reconstruction réduit le protocaryotype de tétrapode à 18 chromosomes. Ce protocaryotype inclut de grands chromosomes, tels que TET 9 (HSA1 et 19p) et de petits chromosomes, par exemple, TET 18 qui est fait des petits fragments de HSA 12q et 22q (EUT21).

Ensuite, les auteurs déduisirent le protocaryotype d'un poisson ancestral téléoste (TEL) qui vécut avant le tertiaire et l'événement supplémentaire de la duplication génome entier (Jaillon et al. 2004). Ce protocaryotype a 12 chromosomes. Par exemple, le protochromosome TEL 1 consiste en les grands chromosomes TNI 2 et 3 qui sont inclus dans les chromosomes TET 2, 3, 8 et 11, ce qui implique que TEL1 est un grand chromosome. Au contraire, le protochromosome TEL 12 consiste en les segments de TNI 6 et 15 et correspond au petit chromosome OLA 20.

Pour la reconstruction du protocaryotype ancestral de vertébré de 450 Ma (VER), aucun groupe externe n'est disponible d'où deux procédés différents, non indépendants, furent utilisés. Dans le premier, la position sur la carte chromosomique de 1500 gènes de l'homme, du poulet, du poisson *Tetraodon* et du poisson-zèbre étant disponible, la reconstruction est basée sur ces données. Ces gènes furent ordonnés par E-peinture selon leur localisation chromosomique. Dans le second, la reconstruction est faite par pure inspection, lorsque les protochromosomes de téléostes et de tétrapodes sont apposés. Seuls trois segments contenant 12 gènes n'ont pas pu être assignés à une localisation. Ainsi, un protocaryotype de 11 paires de chromosomes peut être proposé.

Une approche similaire à celle proposée par Kohn et al. (2006) a été utilisée par Jaillon et al. (2004). Les données de 6684 gènes avec une orthologie prouvée chez le poisson *Tetraodon* et l'homme, furent combinées pour reconstruire un protocaryotype avec 12 paires de chromosomes. Comme dans l'étude de Kohn et al (2006), les gènes furent assemblés en segments synténiques, et seulement 110 segments avec la synténie la plus complètement conservée furent utilisés pour la reconstruction. Cependant, 20 de ces 110 segments furent laissés sans attribution.

Ainsi, dans une première étape les protocaryotypes ancestraux de tétrapode et de téléoste furent reconstruits. Ils servirent d'intermédiaire pour la reconstruction ultérieure du protocaryotype ancestral de vertébré avec 11 protochromosomes.

Sur la base des segments conservés considérés dans leur base de données, Kohn et al. (2006) calculent le nombre de réarrangements inter chromosomiques (fusions, fissions et translocation) avec le logiciel GRIMM (<http://www.cse.ucsd.edu/groups/bioinformatics>) (GRIMM). La transition du protocaryotype ancestral de vertébré à tétrapode exige beaucoup plus de réarrangements que la transition vers le protocaryotype téléoste. Beaucoup plus de réarrangements sont nécessaires pour la transition du tétrapode au caryotype humain. Le nombre de réarrangements de VER à TEL est de 4, de VER à TET de 41, de TEL à DRE 90 et de TEL à TNI 15, de TET à GGA 15, de TET à HSA 40, de VER à HSA 65, de VER à GGA 47, de VER à TNI 18 et de VER à DRE 92. Ainsi le caryotype humain ne peut plus être considéré comme étant le plus conservé, comme il a été dit lorsque le caryotype fondateur euthérien a été reconstruit (Chowddharvey et al. 1998 ; Yan et al 2003 ; Richard et al. 2003 ; Froenike 2005). Bien sûr, des trois espèces étudiées par Kohn et al (2006) : poulet, poisson *Tetraodon* et homme, c'est le caryotype humain qui est le plus réarrangé. Cependant, quatre chromosomes humains (9, 11, 14, et 18) représentent chacun un seul segment de protochromosome de vertébré. Ces synténies ont été conservées pour plus de 450 Ma. On ne connaît pas les conséquences et la signification de cette conservation.

Chez les poissons et les oiseaux, les synténies ancestrales sont les mieux conservées et les moins interrompues par des translocations. Suivant l'événement supplémentaire de

duplication du génome entier chez les poissons téléostes, un processus de délétion, sous-fonctionnalisation et néo-fonctionnalisation des compléments des gènes dupliqués prit place, un processus appelé résolution divergente (Woods et al, 2005) qui a facilité la spéciation. Aujourd'hui, les poissons téléostes ont divergé en 20.000 espèces différentes, faisant d'eux l'ordre le plus riche en espèces parmi les vertébrés. Cependant, ils ont un caryotype hautement conservé avec un nombre haploïde uniforme de chromosomes $n = 25$. Chez les oiseaux, il y a eu de nombreuses fissions en segments plus petits, connus sous le nom de micro chromosomes. Mais le caryotype des oiseaux est hautement conservé. De par leur caryotype, le poisson Tetrahodon et le poulet sont des fossiles vivants (Froenicke, 2005) et ceci a été très utile pour la reconstruction du caryotype faite par Kohn et al (2006). Une évolution caryotypique typique est démontrée par les vertébrés terrestres chez lesquels les nombres de chromosomes diploïdes varient de 6 chez le hamster indien (Wurster et Benirschke, 1970) à 102 chez le rat rouge viscacha (Contreras et al, 1990) et il y a eu beaucoup d'échanges inter chromosomiques par translocations. Seuls les vertébrés terrestres peuvent être effectivement isolés quand ils vivent sur différents continents ou sont séparés par des barrières géographiques (e.g. le hamster indien et chinois avec, respectivement, 6 et 42 chromosomes qui sont séparés par les montagnes de l'Himalaya). Il est suggéré que l'évolution caryotypique est plus importante pendant la spéciation allopatrique lorsque les espèces divergent avec isolement local.

L'utilisation d'informations de séquence pour chaque région de point de cassures, donne une résolution bien supérieure à celle de la peinture chromosomique pour la construction d'arbres phylogénétiques. Il est impressionnant de constater que les deux approches aboutissent aux mêmes conclusions.

Murphy et al. (2005) utilisent leurs données pour calculer le taux probable des cassures chromosomiques au cours de l'histoire de l'évolution des mammifères et ils démontrent qu'il y a eu un accroissement du nombre des cassures dans les dernières 75 Ma (depuis la frontière entre le Crétacé et le Tertiaire). Cependant, ces taux varient selon les espèces, étant comparativement bas chez le chat et élevés chez le chien et chez la souris. La peinture chromosomique a mis en évidence que les singes inférieurs ont des taux élevés qui surprennent, en comparaison des autres primates et une comparaison de quatre espèces de gibbons démontre qu'aucune n'a un seul autosome avec des modalités de peinture identiques. Il est maintenant clair que les régions de points de cassures évolutifs sont associées avec des duplications chromosomiques segmentaires, qu'elles contiennent beaucoup de gènes et qu'elles semblent être situées là où les télomères et les centromères tendent à se concentrer. Parmi les 84 centromères étudiés par Murphy et al (2005), 38 sont localisés dans des segments homologues et 74 % d'entre eux surviennent aux frontières des points de cassures. La plupart des frontières des points de cassures définies par le génome humain sont associées avec la formation de chromosomes acrocentriques dans d'autres espèces. Cette observation aide à expliquer pourquoi les fusions et les fissions chromosomiques qui surviennent proches des centromères sont des mécanismes communs de l'évolution. Tous les télomères classés surviennent aux frontières des points de cassure ou à la fin des chromosomes non humains. Les centromères, mais pas les télomères, sont associés avec les points de cassure réutilisés. Ceci implique que les points de cassure réutilisés surviennent préférentiellement aux sites des centromères ancestraux, ou que ces régions ancestrales sont instables et ont tendance à former de nouveaux centromères.

Ces nouvelles observations de Murphy et al (2005) sont à placer dans le contexte des connaissances qui indiquent que les génomes de toutes les espèces sont hautement conservés. Cette conservation inclut l'homologie des séquences transcrites, les groupes de liaison génétique et souvent de grands segments chromosomiques. Les différences du nombre et de la

structure des chromosomes sont en grande partie le résultat de recombinaison méiotique illégitime entre des répétitions d'ADN à l'intérieur et entre les régions chromosomiques non homologues. La plupart des réarrangements inter chromosomiques sont le résultat d'échanges entre segments homologues de chromosomes non homologues et ces événements sont souvent facilités par une inversion chromosomique à l'intérieur d'un des segments. Le nombre de réarrangements qui sont devenus fixés dans l'histoire de l'évolution des mammifères semble comparativement faible, de sorte que l'on trouve que beaucoup d'espèces ayant des relations de parenté distantes, ont des chromosomes entiers ou des bras chromosomiques communs. Lorsqu'on les compare aux humains, la plupart des mammifères ont 20 à 40 blocs d'homologies avec le génome humain, les chiens et les gibbons en ont deux fois plus et la souris en a au moins 217 (Mouse Genome Sequencing Consortium, 2002). De tels segments homologues sont arrangés en ordre différent sur les chromosomes de différentes espèces et les sites de réarrangements tendent à survenir dans les régions contenant des séquences dupliquées ou des membres de familles de gènes.

On ne sait pas pourquoi certains de ces réarrangements et pas d'autres, sont devenus fixés au cours de l'évolution et pourquoi certains sont prédisposés à des réarrangements évolutifs ultérieurs. La réponse à ces questions sera peut être donnée par l'étude comparative d'espèces supplémentaires en utilisant les données des analyses de séquence.

Maintenant que l'on dispose de la séquence d'espèces autres que l'homme et la souris, des études comparatives de séquences pourraient fournir des informations nouvelles sur l'évolution.

Ces nouvelles observations doivent être situées dans le contexte connu que les génomes des espèces sont hautement conservés. Cette conservation inclut l'homologie de grands segments de chromosomes, de groupes de liaisons et de séquences transcrites.

Comme indiqué ci-dessus, les différences de nombre et de structure des chromosomes entre espèce sont généralement le résultat de recombinaison méiotique illégitime entre des parties répétitives d'ADN à l'intérieur et entre des régions chromosomiques non homologues. Le nombre de réarrangements qui sont devenus fixés lors de l'histoire évolutive des mammifères, semble comparativement petit, si bien que beaucoup d'espèces apparentées de manière lointaine ont en commun des bras chromosomiques ou des chromosomes entiers, comme indiqué ci-dessus.

Annexe 20.2.

IV.2.2. La génomique comparative de génomes entiers

Nous n'insisterons pas ici sur le côté technique de la génomique comparative. On peut résumer ces techniques ainsi : une fois les régions d'intérêt séquencées, on effectue l'analyse informatique des données et on laisse les découvertes effectuées diriger l'aspect empirique de la recherche. Cette stratégie forme la base du projet ENCODE (ENCyclopedia Of DNA Elements) dans lequel, pour comprendre la logique du génome humain, un séquençage génomique ciblé a été appliqué pour sélectionner des régions de la taille de 1 % du génome humain (ce qui correspond à 30 mégabases du génome humain) d'un grand nombre de vertébrés, afin de caractériser entièrement ces régions (en particulier leurs composantes conservées non-codantes). Les mêmes approches générales peuvent être utilisées pour comprendre les génomes d'autres espèces d'intérêt. Nous ne décrivons pas ici les diverses méthodes et les différents algorithmes utilisés pour ce faire.

L'évolution a produit une diversité remarquable de phénotypes. Le séquençage de génomes eucaryotes a révélé une remarquable similarité des gènes d'espèces très différentes, ce qui est en faveur de l'hypothèse que les différences inhérentes entre et parmi les espèces, sont grandement inscrites dans l'ADN, en particulier dans ses éléments non-codants qui régulent l'aspect et la fonction (Davidson, 2001). Ces régions, qui ont été appelées la « matière noire » du génome, comprennent en particulier les éléments cis-régulateurs qui influencent l'expression des gènes voisins, contrôlant certains gènes-clés, comme les facteurs de transcription, dont un exemple est les gènes HOX.

La démarche générale utilisée en génomique comparative a été résumée par Amemiya et Gomes-Chiarri (2006). Cette démarche comprend six étapes qui sont les suivantes :

1. Construction d'une librairie de BAC¹
2. Isolement de BAC ciblés
3. Cartographie des BAC
4. Obtention des séquences
5. Alignements globaux et diagramme
6. Expériences fonctionnelles.

Les deux premières étapes sont destinées à produire et à tester les bibliothèques génomiques. A la place des BAC, on peut utiliser des bibliothèques de phages lambda ou de cosmids.

La troisième étape est nécessaire pour caractériser le contenu génomique des clones respectifs et pour les ordonner en contigs² qui seront cartographiés. Ces contigs pourront alors être séquencés entièrement (étape 4).

Les séquences annotées peuvent maintenant être utilisées pour effectuer des comparaisons avec les régions orthologues d'autres taxa (étape 5). Il est conseillé ici, de masquer les éléments répétés de la séquence en utilisant un algorithme masquant les éléments répétés, comme [http:// RepeatMasker.org](http://RepeatMasker.org).

Les alignements globaux sont plus difficiles à établir que les alignements locaux dus à de grandes régions avec peu (ou aucune) similarité nucléotidique et des variations de longueur intra et intergénique. Ce qui est plus informatif que l'alignement global *per se*, est sa visualisation sous forme de graphique. Des "outils de visualisation" sont disponibles pour cela comme Pipmaker et VISTA qui sont utilisés avec leurs programmes respectifs d'alignement Blast Z et AVID (Bray et al, 2003).

En général, les régions qui ont un degré élevé de conservation sont importantes au plan fonctionnel. Avant de s'engager dans une expérimentation empirique, on peut faire différentes expérimentations *in silico* pour valider un élément à activité potentiellement cis-régulatrice par exemple.

L'étape finale (6) est celle des investigations empiriques. Elle sera effectuée selon les résultats des analyses informatiques. Ces expérimentations pourront se faire *in vitro* ou *in vivo*. Cette étape est destinée à vérifier qu'une séquence est fonctionnelle et si oui, à étudier sa fonction comme, par exemple, dans le cas où l'on pense qu'une séquence d'intérêt est un facteur de transcription.

¹ Chromosome bactérien artificiel. Ici les BAC contiennent un fragment du génome étudié. Même dans les cas où les séquences génomiques sont disponibles, les BAC sont utiles pour vérifier la continuité des séquences génomiques.

² Un segment d'ADN génomique que l'on a pu reconstituer à partir de 2 clones génomiques (en général des BAC) partiellement identiques, chevauchants.

Ainsi, la génomique comparative, en-dehors de son rôle dans l'étude de l'évolution que nous allons envisager ci-dessous, a tiré profit de la conservation de caractères marquants, par exemple, d'hormones connues, de récepteurs et de molécules de signalisation intracellulaire, pour identifier et prédire les fonctions de nouvelles molécules, de découvrir comment ces molécules sont régulées et de formuler des hypothèses sur leur rôle dans l'adaptation et la spéciation. On peut illustrer cela par un exemple. L'analyse par génomique comparative de la carte génique du poisson zèbre et de l'homme, indique que 20 % ou plus des gènes dupliqués qui sont issus d'une duplication du génome entier survenue il y a 300 Ma, ont été conservés comme paires de gènes chez les poissons. Il a été suggéré que cette importante proportion de gènes conservés résulte non seulement de l'acquisition de nouvelles fonctions par un des gènes de la paire, mais aussi par la partition de fonctions ancestrales dans les duplications conservées.

Le premier génome entier à avoir été entièrement séquencé dès 1995, est celui d'*Hémophilus influenza*. Beaucoup d'autres l'ont été par la suite, chez des eucaryotes, des poissons, des oiseaux, et des mammifères. Parmi ces derniers, on compte, par exemple, la souris, le rat, le chat, la vache, le chien, le porc, le cheval, l'homme (2001), le chimpanzé (2005) et le macaque (2007).

La séquence de ces génomes étant disponible, des auteurs ont comparé ces séquences génomiques entre elles. Murphy et al (2005) ont comparé les génomes de huit espèces de cinq ordres de mammifères : la souris, le rat, le chat, la vache, le chien, le porc, le cheval et l'homme. Ils reconnaissent 1159 blocs génomiques homologues entre l'homme et six espèces non-primates et confirment la présence de duplications aux sites des points de cassure. Ils notent que les régions des points de cassure sont riches en gènes et sont associées avec des télomères et des centromères ancestraux. Un total de 20 % des régions de points de cassure ont été ré-utilisés dans d'autres espèces, ce qui indique que ces régions sont des points chauds pour les réarrangements chromosomiques s'effectuant au cours de l'évolution. Les auteurs notent que certains de ces mêmes sites sont également des points chauds pour les réarrangements chromosomiques des cellules cancéreuses.

Nous avons vu plus haut que les caractéristiques d'homologie chromosomique fournissent des indices pour les relations phylogénétiques. Les espèces étroitement apparentées tendent à avoir les mêmes caractéristiques et certaines de ces caractéristiques sont ancestrales pour des espèces apparentées de manière lointaine (voir, plus haut, les travaux de Dutrillaux et les peintures chromosomiques ci-dessus). Les peintures chromosomiques croisées ont révélé le caryotype ancestral probable d'un certain nombre d'ordres de mammifères et ont suggéré le caryotype ancestral le plus probable de tous les mammifères (Yang et al, 2003). Les peintures chromosomiques ne révèlent pas l'orientation de chaque segment chromosomique homologue, à moins d'être complétées par des études de cartographie de FISH avec des copies de séquences uniques de chaque régions des points de cassure. Murphy et al (2005) utilisent pour chaque région des points de cassure, une information de séquence qui donne même une plus haute résolution que les peintures chromosomiques pour la construction d'arbres phylogénétiques, mais les deux approches donnent les mêmes résultats.

Nous avons vu ci-dessus les travaux de Murphy et al (2005) concluant que des centromères, mais pas des télomères sont associés à des points de cassure réutilisés lors de l'évolution. Ceci implique que la ré-utilisation des points de cassure survient préférentiellement aux sites des centromères ancestraux, ou bien que ces régions ancestrales sont instables et ont tendance à former de nouveaux centromères.

La plupart des réarrangements inter chromosomiques sont le résultat d'échanges accidentels entre segments homologues de chromosomes non homologues, et ces événements sont souvent favorisés par des inversions chromosomiques dans un de ces segments. On ne sait pas pourquoi certains de ces réarrangements, et pas d'autres, sont devenus fixés lors de l'évolution et pourquoi certains sont prédisposés à des réarrangements évolutifs supplémentaires. La réponse à ces questions pourrait venir de l'étude comparative de plus d'espèces, en utilisant les données des analyses de séquence du type de celle qu'ont initié Murphy et al (2005) ou d'autres approches comme par exemple celle qu'ont effectuées Gilad et al (2006) qui ont étudié l'expression génique d'espèces différentes.

L'expression génique, le facteur majeur de l'abondance protéique d'une cellule, est régulée par différents mécanismes, comme la liaison des protéines à la séquence d'ADN et l'interférence avec des petites molécules d'ADN. Alors que l'on a pu obtenir de nombreuses informations sur les phénomènes moléculaires complexes qui contrôlent l'expression génique, on ne sait rien du rôle de cette dernière dans l'évolution. On ne sait pas comment l'expression génique est impliquée dans l'adaptation des organismes à de nouveaux environnements et comment elle évolue. Les protéines tendent à inter réagir dans des réseaux complexes et ainsi de petites modifications de l'abondance d'une protéine peuvent avoir des conséquences majeures sur le fonctionnement de ces réseaux. La plupart des études sur l'évolution se sont focalisées sur l'évolution des protéines laissant l'expression des protéines comme une des grandes inconnues de la biologie de l'évolution. C'est pourquoi Gilad et al (2006) ont essayé d'identifier les similarités et les différences de l'expression génique entre l'homme et ses apparentés les plus proches, le chimpanzé, l'orang-outan et le singe rhésus. Ils ont essayé d'identifier les gènes qui ont modifié leur niveau d'expression dans la lignée humaine. Cette étude diffère des études antérieures (Enard et al, 2002, Khaitovich et al, 2005) par l'utilisation de micropuces conçues spécifiquement pour chaque espèce. Ces micropuces sont formées de sondes qui lient les messagers ARN (mARN) de gènes spécifiques. En déterminant la quantité de mARN qui se lie à chaque sonde, on peut connaître l'abondance relative de mARN pour chaque gène. Les micropuces spécifiques d'espèce sont le seul moyen d'obtenir une comparaison fiable parmi plusieurs espèces divergentes sans perte de gènes, contrairement aux micropuces non spécifiques d'espèces qui ne prennent pas en compte les mutations spécifiques aux espèces.

Utilisant cette technique, Gilad et al, (2006) ont constaté que la plupart des gènes sont soumis à la pression de la sélection naturelle, pour maintenir un niveau constant d'expression génique, mais que certains gènes démontrent des changements d'expression génique spécifiques d'espèces.

Gilad et al, (2006) ont observé qu'il n'y a pas d'augmentation ou de diminution systématique de la régulation de l'expression génique ni chez les humains, ni chez les chimpanzés, contrairement aux résultats des études précédentes (Enard et al. 2002, Khaitovich et al., 2005). Par contre, les auteurs ont trouvé que certains groupes de gènes, en particulier ceux qui codent pour des facteurs de transcription, ont tendance à inclure un plus grand nombre de gènes dont l'expression est augmentée chez les humains. Cette observation est un argument de plus en faveur de l'idée que beaucoup de changements évolutifs spécifiques aux humains pourraient être dus à l'expression génique, idée déjà émise en 1975, comme nous l'avons vu, par King et Wilson.

Gilad et al, (2006) ont également trouvé que des gènes dont l'expression est significativement augmentée ou diminuée chez les humains, comparée aux autres espèces, sont souvent des gènes dont la séquence d'ADN a été rapidement modifiée au cours de l'évolution. Ainsi, il semble exister une correspondance entre les gènes ayant une expression altérée et les gènes qui ont été une cible pour la sélection darwinienne positive dans leurs

parties codant des protéines. Cette constatation est logique car on s'attend à ce que des modifications de la fonction d'une protéine soient suivies de changements dans sa distribution et dans son abondance. De même, on s'attend à ce que des gènes qui ont souffert d'une perte ou d'une diminution de leur fonction soient l'objet, ensuite, d'une augmentation de leur taux d'évolution à la fois dans la séquence de la protéine pour laquelle ils codent et de son niveau d'expression, car les contraintes sélectives auxquelles elle est soumise ont été relâchées.

Ces travaux sont toutefois limités par la rareté des échantillons tissulaires disponibles, ce qui peut aussi fausser l'interprétation des données. Par exemple, en ce qui concerne l'étude de Khaitovich et al. (2005), les échantillons de tissu humain utilisés par les auteurs, furent obtenus à partir de 30 individus différents, alors que les 25 échantillons de tissu de chimpanzé provenaient de seulement 11 sujets, certains d'entre eux étant apparentés. Les seuls tissus en provenance de cinq individus non apparentés, du foie et du cœur, démontrent la plus grande diversité d'expression génique parmi les chimpanzés, ce qui soulève la question de la possibilité que la diversité d'expression attribuée aux tissus reflète partiellement la diversité génétique parmi les individus. Il est difficile de dissocier les effets compétitifs dans cette situation. Par conséquent, des précautions doivent être prises si l'on tente de généraliser ce type de résultats. La réplication de ces résultats et l'utilisation d'échantillons d'autres tissus, sont nécessaires.

Annexe 20.3.

IV.2.4. Les éléments transposables

Les éléments transposables (ET) – appelés communément "gènes sauteurs" sont des parties d'ADN qui se déplacent autour du génome d'une cellule. Les génomes de beaucoup d'organismes supérieurs sont remplis de nombreuses copies de ces ET. Les ET ont été découverts par McClintock en 1950, mais il a fallu attendre 50 ans de plus pour comprendre comment ils fonctionnent et quels sont leurs effets. Il ressort maintenant que ces éléments ont eu une influence significative sur l'évolution des génomes, en particulier en contrôlant leur activité.

Vers les années 1970, des travaux chez les bactéries, les levures et la drosophile, mirent en évidence que des éléments d'ADN sont capables de se détacher eux-mêmes et de s'insérer ailleurs dans le génome et que ces ET sont des constituants majeurs du génome. Les mutations somatiques (celles qui ne sont pas héritées) peuvent être le résultat de l'action de ces ET, mais ces ET peuvent également produire des mutations dans la lignée germinale entraînant des changements génétiques héréditaires (Biémont et Vieira, 2006).

Lorsque les éléments transposables (ET) furent découverts chez le maïs par Barbara McClintock, il y a plus de 50 ans, ils furent considérés comme une curiosité. Aujourd'hui, ils sont connus pour représenter la composante certainement la plus abondante de probablement tous les génomes d'eucaryotes. Ils représentent presque 50 % du génome humain et plus de 70 % des génomes des espèces d'herbacées, y compris le maïs. La disponibilité de tant de nouvelles informations a apporté une révolution dans leur analyse et dans les études de leur interaction avec l'hôte.

McClintock a également découvert les différentes voies par lesquelles les ET peuvent altérer l'information génétique. A une extrémité du spectre, elle découvrit que les ET peuvent restructurer le génome par des réarrangements chromosomiques provoqués par ces éléments. A l'autre extrémité du spectre, elle, et d'autres, mirent en évidence que les ET peuvent générer de nouveaux allèles en s'insérant dans et autour des gènes et altérer leur expression.

Ainsi, la présence et l'extraordinaire abondance des ET dans les génomes d'eucaryotes produisent une myriade d'évènements altérant le génome.

Les ET sont des fragments d'ADN qui peuvent s'insérer dans de nouvelles localisations chromosomiques et, au cours de ce processus, ils effectuent souvent des copies dupliquées d'eux-mêmes. Les ET des eucaryotes sont divisés en deux classes, selon que leur intermédiaire de transposition est de l'ARN (classe 1) ou de l'ADN (classe 2) (Figure 66). Pour tous les éléments de classe 1, le transcrite codé par l'élément (mARN) forme l'intermédiaire de transposition. Au contraire, pour les éléments de classe 2, l'élément lui-même se déplace d'un site à l'autre dans le génome.

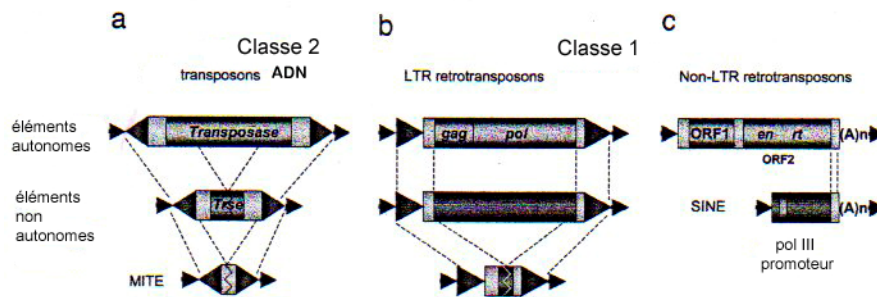


Fig. 66. Caractéristiques structurales et classification des éléments transposables des eucaryotes (voir texte)

Chaque groupe d'ET contient des éléments autonomes et non-autonomes. Les éléments autonomes ont des ORF qui codent pour des produits requis pour la transposition. A l'inverse, les éléments non-autonomes ne codent pas pour des protéines de transposition, mais ils sont capables de transposer parce qu'ils retiennent les séquences en cis nécessaires à la transposition. L'intégration de presque tous les ET résulte dans la duplication d'une courte séquence génomique (appelée site cible de duplication or SCD) à l'endroit de l'insertion.

Les transposons eucaryotes à ADN ont habituellement une structure simple avec une courte répétition terminale inversée (RTI) (10-40 bp, mais cela peut aller jusqu'à 200 bp) et un seul gène codant, la transposase. La transposase se lie, d'une manière séquence spécifique aux extrémités de son élément codant et aux extrémités des membres des familles non-autonomes. Une fois liée, la transposase initie une réaction de couper-coller, par laquelle l'élément est excisé du site donneur (ce qui génère un site vide) et s'insère en un nouveau site dans le génome.

Les rétro-éléments de classe 2 peuvent être divisés en deux groupes sur la base du mécanisme de transposition et de structure. Les LTR rétrotransposons ont des répétitions terminales longues (LTR) en orientation directe dont la taille peut aller de ≈ 100 bp à plusieurs kilobases. Les éléments autonomes contiennent au moins deux gènes, appelés gag et pol. Le gène gag code pour une protéine ressemblant à une capsidie et le gène pol code pour une polyprotéine qui est responsable d'une protéase, la transcriptase reverse et de co-activités d'une RNase H et d'une intégrase. Un transcrite codé par l'élément et qui est initié par un promoteur dans le LTR en 5' et qui est terminé dans le LTR3' est transporté dans le cytoplasme où il va servir, à la fois comme mARN et comme copie pour un cADN double-brin qui est transporté dans le noyau où il peut être intégré dans le génome. L'hôte peut gérer cet accroissement de la taille du génome en effectuant une recombinaison homologue entre des LTR identiques ou presque identiques d'éléments de longueur totale, générant un LTR unique beaucoup plus court. Les rétrotransposons LTR composent la plus grande fraction de

la plupart des génomes de plantes où ils sont le déterminant majeur de la très grande variation de taille des génomes. Les rétrotransposons non-LTR sont divisés en LINES (éléments longs dispersés) autonomes et SINES (éléments courts dispersés) non-autonomes. Les LINES codent pour deux ORF qui sont transcrits comme mARN bicistronique composé d'ORF1 (un ARN qui se lie aux protéines) et ORF 2 (qui a des activités endonucléase et reverse transcriptase). Les LINES et SINES se terminent par une séquence simple répétée, habituellement poly (A). Les transcrits LINES sont initiés à un promoteur à l'intérieur de l'extrémité 5' de l'élément et se terminent à, ou souvent, en aval de la simple séquence répétée. Les SINES sont caractérisées par un promoteur ARN polymérase III près de l'extrémité 5'. Les SINES sont caractérisées par un groupe hétérogène d'éléments variant en longueur de 90 à 300 pb et ils sont dérivés soit d'une variété de gènes t ARN ou soit d'ARN 7S.

Le contenu des ET varie d'espèce à espèce de deux manières importantes : par les classes de ET présent et leur représentation fractionnée dans le génome et par le niveau de l'activité ET.

Le séquençage du génome humain, en 2000, révéla que 45 % de l'ADN est formé d'ET. Aujourd'hui, les idées de McClintock que ces ET contrôlent l'activité génique est pleinement acceptée.

Les ET contiennent dans leur séquence toutes les instructions nécessaires pour se détacher de leur ADN hôte et de s'intégrer en un autre endroit. Ils ne sont pas toujours de l'ADN "poubelle", comme on l'a cru car ils peuvent s'insérer dans des gènes ou des éléments régulateurs des gènes, détruisant la fonction génique, et ils peuvent également produire des réarrangements chromosomiques. Ainsi, même si la plupart de ces copies sont sélectivement neutres, elles peuvent contribuer à l'apparition de mutations dont certaines peuvent entraîner des maladies. Mais les ET n'ont pas toujours d'effets nocifs, leurs activités mutationnelles contribuent à la diversité génétique des organismes. Certains ET ont été domestiqués par leur génome hôte, agissant comme gènes ou éléments régulateurs de gènes, et il en résulte qu'ils sont une source d'innovation génétique pour l'organisme (Biémont et Vieira, 2006).

Les ET sont dispersés à travers le génome de nombreux animaux et de nombreuses plantes, et ils peuvent former une grande proportion de la taille du génome hôte : 77 % chez la grenouille, 60 % chez le maïs, 45 % chez l'homme, 40 % chez la souris, 15-22 % chez la drosophile, 12 % chez *Caenorhabditis elegans*, 3-5 % chez *Saccharomyces cerevisiae* et seulement 0,3 % chez *Escherichia coli*.

Lorsque les rétrotransposons LTR sont excisés hors du génome, ils laissent derrière eux une séquence LTR. Certains génomes, en particulier ceux des plantes, sont pleins de LTR. Ces LTR peuvent affecter la régulation génique et contribuer à la diversité génétique. D'autres restes d'ET ont été découverts permettant d'élucider le rôle de ces éléments dans les mutations et l'évolution génomique. Par exemple, une ancienne famille de séquences dérivées de petits éléments nucléaires dispersés, les SINES, a été découverte récemment dans les génomes de mammifères (Nishihara, 2006). Même s'ils ne codent pas pour des protéines, ces restes d'ET semblent être l'objet de contraintes sélectives fortes, suggérant qu'ils ont quelque fonction qui a été conservée durant l'évolution.

Le taux estimé de mutations due aux insertions d'ET diffère selon les organismes : 50 à 80 % chez les drosophiles, mais seulement 0,1 à 1 % chez l'homme chez qui les nombreuses copies de transposons non-LTR sont moins actives et fixées quant à leur position. Les raisons de ces différences ne sont pas bien comprises, mais la recombinaison germinale pourrait être impliquée (Biémont et Vieira, 2006).

Il n'y a pas de système officiellement agréé de classification des ET. Biémont et Vieira (2006) proposent un système simple, basé sur leur évolution (phylogénie) et le module génétique qu'ils contiennent. Le terme transposon est souvent utilisé comme terme générique au lieu d'ET, mais il fut originalement proposé pour dénommer le premier ET caractérisé. Ce premier ET se déplace sur le génome par un ADN intermédiaire, utilisant l'enzyme transposase (Trp) pour s'épisser lui-même dans et en dehors de l'ADN. Le terme transposon ADN (éléments de classe 2) est souvent utilisé pour distinguer cette sorte d'ET des rétrotransposons LTR et non-LTR (éléments de classe 1) qui se meuvent par le moyen d'un ARN intermédiaire et utilisent l'enzyme transcriptase reverse (RT).

Des répétitions terminales inversées (RTIs) sont nécessaires pour le mouvement des transposons d'ADN. Le gène gag spécifie les composantes du complexe moléculaire qui est associé avec l'ARN intermédiaire de transposition des rétrotransposons. Ces derniers codent pour l'enzyme rétrotransposase RT qui synthétise un ARN simple-brin complémentaires à partir de l'ADN inséré de l'ET, et le convertit en un ADN double-brin qui sera intégré ailleurs dans le génome. Ils codent aussi pour l'enzyme ribonucléase H (RH) qui dégrade les hybrides ADN-ARN obtenus pendant la transposition. Les rétrotransposons ont des gènes qui codent pour l'enzyme intégrase (INT), qui épisse l'ADN double-brin en un nouveau site du génome hôte, et une enzyme (une protéase, PR) qui coupe les protéines précurseurs et est impliquée dans l'assemblage des particules. Certains transposons ont acquis le gène enveloppe (env) qui code pour des protéines de surface qui interagissent avec la membrane cellulaire de l'hôte, conférant des caractéristiques infectieuses à ces éléments.

Le génome humain a autour d'un demi-million de copies de longs éléments nucléaires dispersés (LINEs) parmi lesquels 50-100 sont encore actifs. Et il y a plus d'un million de copies de SINEs appelés Alu dans le génome humain. Les éléments Alu sont également une source majeure de diversité génomique chez les chiens. Ces SINEs ont une structure particulière et dépendent des LINEs pour leur transposition. Les éléments transposables à répétitions inversées miniature (MITEs) sont une ancienne famille d'ET qui est caractérisée par de courtes séquences terminales ou subterminales de répétitions inversées, flanquées de répétitions courtes directes et qui n'ont pas de potentiel codant. Ils sont distribués ubiquitairement et semblent provenir de transposons d'ADN.

D'autres classifications ont été proposées sur la base, par exemple, du mécanisme de transposition impliqué ou similaire à celui qu'utilisaient les virologistes pour les virus pour les LTR rétrotransposons classés alors en Métaviridae et Pseudoviridae.

La figure 67 ci-après résume la classification proposée par Biémont et Vieira (2006) :

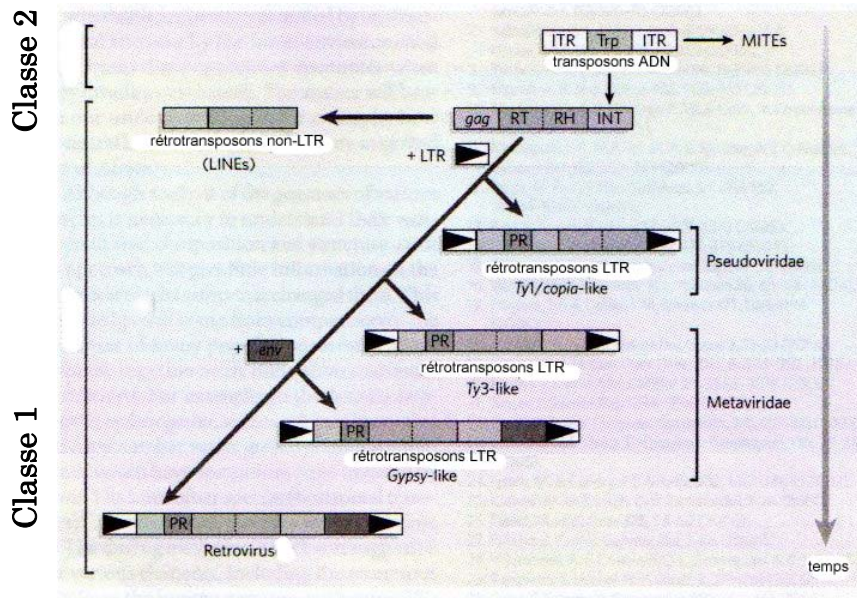


Figure 67 : Classification proposée par Biémont et Vieira (2006)

L'expression des ET, c'est à dire la production de leur ARN codé, est tissu spécifique ; certains éléments sont fortement exprimés durant des stades particuliers de la vie de l'organisme hôte, et certains sont exprimés de manière différente dans les cellules germinales mâles et femelles. Ces données sont en faveur d'une fonction cellulaire particulière. Cette théorie a reçu un appui récent avec l'observation que certains rétrotransposons peuvent influencer la régulation de certains gènes de l'hôte et affecter les processus développementaux des ovocytes de la souris et des embryons au stade préimplantatoire (Peaston et al, 2004). Ces constatations révèlent que les ET pourraient avoir un rôle dans la réorganisation de la structure génomique et dans l'inactivation génique qui survient durant le développement embryonnaire précoce. Ainsi, l'ADN des SINEs est méthylé et, par conséquent, inactif dans l'ovocyte mais non méthylé dans la lignée germinale mâle, alors que c'est l'inverse pour un LINE, LINE-1. Ce rôle dans l'empreinte génomique s'ajoute au rôle des ET dans l'activation et l'inactivation de gènes qui sont impliqués dans le réseau d'interférence ARN (RNAi) de dégradation de messagers ARNs cibles, arrêtant la production des protéines codées. RNAi aurait évolué comme une forme d'immunité basée sur les acides nucléiques pour inactiver les virus et les ETs (Buchon et Vaury, 2006).

Les ETs agissent également plus tard dans la vie, après le développement. Les LINE-1 rétrotransposons semblent sauter préférentiellement dans les régions régulatrices de certains gènes neuronaux chez la souris, altérant leur expression génique et créant ainsi une mosaïque somatique (Muotri et al, 2005).

Les éléments Alu dont le nombre de copies dépasse le million dans le génome humain, en plus des mutations d'insertion, peuvent créer une instabilité génomique par délétion de séquences d'ADN de l'hôte pendant leur intégration dans le génome et en entraînant des délétions génomiques associées avec des recombinaisons intra et inter-chromosomiques. De multiples caractéristiques prédisposent les éléments Alu à des recombinaisons pleines de succès incluant leur proximité dans le génome (une insertion tous les 3 kb, en moyenne), un contenu en GC de leur séquence élevé (62,7 %) et la remarquable similarité de séquence (70

%-100 %) des sous-familles Alu d'âges très différents. Etant donné qu'on dispose maintenant de la séquence du génome du chimpanzé (*Pan troglodytes*), l'apparenté de plus proche de l'homme, Sen et al, (2006) ont estimé avec une comparaison génomique l'étendue des délétions survenues par recombinaison Alu (ARMDs) dans le génome humain depuis ces dernières 6 millions d'années, depuis la divergence des lignées homme et chimpanzé. Ils ont identifié 49 délétions spécifiques à l'homme (couvrant un total de 400 kb) qui peuvent être dues à ce processus, une composante significative du spectre insertion /délétion du génome humain. La majorité de ces délétions (295 sur 492) coïncide avec des gènes connus ou prédits (y compris 3 qui entraînent une délétion d'exons fonctionnels en comparaison avec les gènes orthologues du chimpanzé). Ces résultats impliquent ce processus ARMDs à l'origine de la création d'une partie substantielle des différences génomiques entre l'homme et le chimpanzé.

La forte activité de rétrotransposition de la famille Alu chez l'homme a été responsable de l'addition de 2,1 Mb au génome humain ces dernières 6 millions d'années. Les quantités relatives de séquence insérée (par rétrotransposition Alu) et perdue par délétion (par ARMD) implique un taux de turnover de séquence Alu-dépendante de 20 % (i.e. 400 kb perdus par délétion *versus* 1 Mb de séquence insérée dans le génome humain ces dernières 6 millions d'années).

Sen et al (2006) pensent que ce processus ARMD continue à contribuer à la nature dynamique du génome humain.

Avec 1,2 millions de copies, les éléments Alu sont une des sources les plus importantes de variation de structure du génome des primates. Han et al. (2007) ont comparé les génomes de l'homme et du chimpanzé pour déterminer l'importance des délétions dues à la recombinaison Alu (DDRA) du génome du chimpanzé depuis la divergence des lignées de l'homme et du chimpanzé il y a 6 millions d'années.

Han et al. (2007) ont, d'une part analysé, par les moyens informatiques actuels les données disponibles des génomes de l'homme et du chimpanzé, et d'autre part, ils ont effectué une vérification expérimentale.

Ainsi Han et al. (2007) ont mis en évidence 663 délétions spécifiques au chimpanzé identifiées par une analyse comparative des génomes de l'homme et du chimpanzé, délétions dues à ces recombinaisons Alus et qui couvrent 771 kb de la séquence du génome du chimpanzé. Ces délétions englobent des délétions d'exons dans 6 gènes, quelquefois après la divergence des lignées de l'homme et du chimpanzé. Les DDRA forment une contre-réaction à l'expansion génomique causée par les insertions Alu spécifiques au chimpanzé.

L'analyse des bases de données indique que 13 exons dans ces 6 gènes, annotés comme fonctionnels dans le génome humain et 299 régions introniques sont délétées par DDRA chez le chimpanzé.

Ces données suggèrent que le processus de recombinaison entre éléments Alu peut contribuer à la diversité génomique et phénotypique entre le chimpanzé et l'homme. De plus, Han et al. (2007) ont mis en évidence 4 événements DDRA indépendants à des locis orthologues dans les génomes du gorille et de l'orang-outan. Ceci suggère que les orthologues humains de loci ayant subi des DDRA dans d'autres génomes de primates non-humains, peuvent être des motifs à risque pour de futures délétions qui pourront ensuite contribuer à donner des réarrangements spécifiques à la lignée humaine.

Dans beaucoup d'organismes, les ETs sont sous contrôle épigénétique avec méthylation de certains nucléotides ADN et méthylation ou acétylation des protéines histones autour desquelles est enroulé l'ADN, ce qui a un effet direct sur les niveaux d'expression des gènes voisins et est considéré comme un second code, en plus du code bien connu de la séquence

d'ADN. Ce code épigénétique est plus sensible aux facteurs environnementaux qu'à la séquence d'ADN elle-même. Ces facteurs environnementaux modifient l'état de la méthylation génomique et ainsi, changent la structure de la chromatine, entraînant des altérations de l'expression génique. Ainsi, les facteurs environnementaux peuvent affecter de manière marquée la façon dont les changements de la séquence de l'ADN, le génotype est exprimé comme caractères physiques (les phénotypes).

C'est parce que les ETs peuvent transposer à une fréquence élevée avec un taux de 10^{-3} à 10^{-5} par élément par génération, dépendant de l'élément, qu'ils sont des producteurs plus puissants de matériau brut pour l'évolution que les classiques substitutions de base nucléotidique dont le taux de substitution est autour de 10^{-8} - 10^{-9} par base nucléotidique et par génération. Ainsi, des vagues de mobilisation ou de perte d'ET par l'évolution peuvent avoir un effet majeur sur la formation de nouvelles espèces, comme cela a été suggéré chez les rongeurs par Grahn et al (2005).

45 % du génome humain est constitué de transposons (1 à 2 % seulement des gènes codent des protéines cellulaires). 20 % sont des rétrotransposons de type LINE, principalement LINE 1 (L1) (17 %). 13 % sont des éléments de type SINE, 11 % sont des membres de la famille Alu (des petits rétrotransposons non autonomes) qui est aussi la plus représentée en nombre de copies.

L'apparition de nouveaux gènes est fondamentale pour l'évolution des lignées ou des caractères spécifiques aux espèces. Le mécanisme majeur pour fournir un matériau brut pour l'origine de nouveaux gènes est la duplication génique. Un mode alternatif de duplication génique est celui qui est réalisé par les rétrotransposons L1 qui créent ainsi des copies de gènes sans introns, des rétrocopies. On pense généralement que ce mécanisme de rétroduplication crée des copies non fonctionnelles de gènes, des rétroseudogènes.

Etant donné que les copies rétrotransposées de gènes (ces gènes sans introns), sont supposées manquer des éléments régulateurs nécessaires à leur expression, la rétrotransposition a longtemps été considérée comme un mécanisme sans conséquence fonctionnelle.

Une étude récente a identifié 3.590 de ces gènes rétro-éléments L1 sans introns qui sont dupliqués dans le génome humain, 1.080 d'entre eux démontrent une capacité de transcription et parmi eux plus de 100 ont maintenu la possibilité de coder pour des protéines, indiquant que la rétrotransposition est une source majeure de nouveauté pour coder des protéines chez les mammifères (Vinckenbosch et al. 2006).

Jusqu'il y a peu de temps, on pensait généralement que les transposons qui sont souvent la source de ce que l'on a appelé l'ADN poubelle (l'ADN entre les gènes qui constitue 98 % de notre génome), sont des parasites moléculaires qui remplissent les chromosomes de séquences semblant inutiles, bien que, quelquefois, ils rompent des gènes. Maintenant, des études génomiques comparatives avec des études expérimentales de la régulation génique démontrent que les transposons peuvent influencer quand, où et comment les gènes sont exprimés, les parasites sont devenus des symbiotes. Leur impact a été sous-estimé dans l'évolution génomique. Les transposons, des petits fragments d'ADN, qui peuvent s'épisser en d'autres séquences, apparaissent soudainement dans un génome, se copiant, se coupant et se collant eux-mêmes le long de leurs chromosomes. Eventuellement, les gènes qui les rendent mobiles sont altérés par des mutations et les séquences copiées elles-mêmes subissent des mutations jusqu'à ce qu'elles ne puissent plus se distinguer du reste de l'ADN poubelle des génomes. Mais des études récentes ont démontré que certains transposons ne sont pas détruits. Un petit nombre d'entre eux sont restés relativement inchangés pendant des centaines de millions d'années et sont retrouvés à la même place dans le génome de beaucoup d'espèces.

Pour être si hautement conservés, ils ont dû jouer un rôle si important pour la survie que l'évolution les maintient intact, éliminant les mutations délétères. Par exemple, une famille de transposons a d'abord fait son apparition pendant l'évolution des tétrapodes et ses descendants sont toujours reconnaissables suggérant qu'elle a aidé à modéliser l'évolution de ce groupe particulier d'animaux (Pennisi 2007).

La signification évolutive des transposons est discutée : sélection donnant un avantage aux individus avec peu de transposons et ainsi les transposons devraient disparaître. Or, on en a dans presque tous les organismes (animaux, plantes, champignons, bactéries...) et ce sont les espèces sans transposons qui apparaissent comme des exceptions énigmatiques comme par exemple, *Bacillus subtilis*.

On peut alors se poser la question : comment les transposons se maintiennent-ils ?

Une première hypothèse : est que leur pouvoir mutagène est une source de variabilité génétique qui, sur le long terme, fait apparaître des mutations avantageuses qui compenseraient les effets délétères (mais non létaux) à court terme. Les transposons seraient alors des facteurs évolutifs grâce auxquels les espèces s'adaptent plus rapidement. Cependant, ils pourraient aussi se maintenir grâce à leur pouvoir multiplicatif. Ils se multiplieraient plus vite par transposition qu'ils ne sont éliminés par la sélection.

La comparaison des génomes montre qu'au cours de l'évolution, les transposons ont notablement contribué à la réécriture génomique. En effet, ils codent des protéines qui représentent pour la cellule un répertoire de nouvelles propriétés. De plus, certaines de ces protéines modifient ou détournent la fonction originelle de molécules de l'hôte. Ce dernier, en maîtrisant le comportement "anarchique" des transposons, c'est-à-dire en détournant certaines propriétés de leurs protéines à son profit, bénéficie d'innovations. Plusieurs études ont montré que des transposons de classe 2 et les transposases qu'ils codent ont été une source de domaines protéiques pour l'assemblage de nouveaux gènes, on parle de brassage d'exons. Les protéines codées par ces gènes « dopés » peuvent constituer, par exemple, une famille de facteurs de transcription. Ainsi, le domaine BED est un domaine de fixation à l'ADN qui est trouvé à la fois dans plusieurs transposases et dans plusieurs protéines qui assurent des fonctions cellulaires associées à l'ADN (Anxolabéhère et al. 2007).

« Les transposons peuvent également participer à l'émergence d'un réseau de gènes coordonnés, un phénomène qui requiert des mécanismes de réorganisation rapide et à grande échelle de diverses séquences. Par exemple, différentes copies d'une même famille de transposons peuvent être altérées et perdre leur mobilité. Imaginons que l'une des ces copies soit néanmoins suffisamment conservée pour coder une transposase entière, alors que d'autres copies sont réduites à un seul motif de fixation reconnue par la transposase. Quand ces dernières copies sont insérées près de gènes, la transposase devient le régulateur de leur expression : par exemple, elle empêche la fabrication des protéines codées en favorisant la formation d'hétérochromatine. Ainsi, c'est un réseau de régulation génique qui est établi (Anxolabéhère et al. 2007) ».

Les ET ont souvent des effets délétères sur leur hôte et, par là même, réduisent aussi leur propre valeur adaptative. Mais puisque les transposons sont universels, ils doivent avoir acquis une stratégie efficace leur permettant de coexister avec leurs hôtes, sans être trop fortement contre-sélectionnés. Ils représentent *in fine* une force créatrice majeure pour l'évolution des gènes et des génomes.

Quelle est l'origine des ET ?

« Nous connaissons peu de choses sur l'origine des transposons. Cependant, on peut supposer que leur trace remonte à la transition d'un hypothétique génome ARN vers un

génomique ADN. Ces génomes primordiaux étaient des collections d'éléments d'ARN ou d'ADN autonomes, équivalents à des transposons. Selon ce scénario, les génomes modernes doivent avoir évolué par le recrutement de transposons en tant que "bâtisseurs" de génomes en commençant avec des éléments de type rétrotransposons. En remontant suffisamment loin, la distinction entre génome de l'hôte et les éléments génomiques égoïstes devient obsolète. La domestication moléculaire de transposons présents dans les génomes "modernes" est la continuité d'un même processus évolutif qui avait déjà lieu dans les génomes "primitifs" (Anxolabéhère et al. 2007) ».

Les espèces et les populations diffèrent en ce qui concerne la structure et le nombre de copies de leur séquences d'ET. Ce n'est pas le nombre de gènes d'un génome mais la proportion d'ETs et des autres types de répétitions de séquence qui compte pour les différences principales de la taille du génome des espèces. Du point de vue de la génétique des populations, la taille du génome peut augmenter de manière passive comme conséquence de la taille dans les petites populations car, dans les petites populations, l'efficacité de la sélection contre les effets délétères des insertions d'ET est réduite et l'effet des processus aléatoires est augmenté, entraînant l'accumulation des ETs.

Bien que l'analyse des génomes de différentes espèces soit nécessaire pour comprendre leur variation de taille, de composition et de structure, une telle approche donnera peu d'informations sur les mécanismes historiques qui les ont modifiés. Cette information viendra de la comparaison des génomes de beaucoup de populations d'une espèce donnée et de leurs conditions environnementales. Par exemple, chez *Drosophila melanogaster*, une telle comparaison a démontré que le nombre de copies d'ET varie beaucoup parmi les populations qui ont quelquefois été envahies par des nouveaux ETs d'autres espèces ; ce qui correspond à des transferts horizontaux (Biémont et Vieira, 2006). De plus, il a été suggéré que des vagues d'invasion ou de perte d'ETs pour différents éléments pendant l'évolution, se sont produites, y compris les nombreuses LINEs dans le génome humain avec certains ETs étant en train de l'envahir alors que d'autres sont en train d'être éliminés.

Trouver les liens entre les changements de la régulation génique et épigénétique durant le développement d'un côté, et les changements de l'environnement, de la taille génomique et de la taille et de la structure des populations d'un autre côté, est la prochaine étape dans ce domaine. Des systèmes possibles ont été étudiés récemment. Par exemple, des variations de l'expression génique ont été observées entre des souris génétiquement identiques, de même que des variations de l'expression génique tissu spécifique, dans des populations naturelles du poisson téléoste *Fundulus heteroclitus* (Biémont et Vieira, 2006).

Annexe 20.4.

IV.2.5. Les indels et les variants du nombre de copies (VNC)

En 2004, deux études ont détaillé la fréquence des VNC : Sebat et al. (2004) ont étudié 20 sujets normaux : ils ont trouvé 211 VNC. Scherer et al. (2004) ont analysé 39 individus normaux et ont mis en évidence 255 VNC. Dans les deux études, une personne a en moyenne 12 VNC. Depuis, Scherer, Lee et leurs collaborateurs ont créé une base de données des variants génomiques pour répertorier tous les VNC chez les humains normaux. En mars 2007, ils ont recensé 6482 VNC dans 40 publications.

En 2006, ils rapportent avoir analysé 270 sujets sains de 4 populations ethniques différentes, ils ont trouvé que 14,5 % des VNC de ces sujets comprennent des gènes identifiés comme jouant un rôle dans des maladies héréditaires. Chez les mêmes individus, ils ont comparé l'importance relative des VNC et des SNP sur l'altération de l'expression génique

(Scherer et al. 2007). Les VNC sont responsables de 17,7 % des différences d'expression génique, alors que les SNP sont responsables du reste.

Le génome humain séquencé en 2005 était haploïde, mais le génome d'un séquenceur du génome humain séquencé récemment, Graig Venter, est diploïde (Levy et al., 2007). Il multiplie les variations génétiques entre individus par 5. Les auteurs ont comparé les deux génomes haploïdes de Venter pour voir les différences héritées de sa mère et de son père. Les auteurs ont séquencé 20 milliards de bases d'ADN et ils ont trouvé 4 millions de variants entre génome paternel et génome maternel de Venter, ce qui suggère que seulement 99,5% de similarité existe entre deux copies chromosomiques d'un individu humain, c'est-à-dire que deux humains diffèrent entre eux de 0,5 % et non de 0,1 % comme suggéré auparavant.

Les auteurs ont regardé les variations de Venter ; il a 60 VNC. Venter a une douzaine de variants qui ont été trouvés être associés à l'alcoolisme, à des comportements antisociaux, à l'addiction au tabac ou aux drogues et à la maladie d'Alzheimer.

Maintenant se pose le problème de la signification des VNC.

En Novembre 2006, un consortium international a même cartographié ces VNC. Chaque VNC concerne au moins 1000 paires de bases de différences entre individus et les VNC sont liés à des changements du génome bénins ou entraînant des maladies. Plus de 1400 VNC ont été mis en évidence, couvrant 12 % du génome (Redon et al. 2006). Ces VNC sont des délétions, insertions, duplications et variants complexes multi-sites, encore appelés polymorphismes du nombre de copies (PNC). Ils sont présents chez tous les humains et également chez les autres mammifères étudiés, la souris et le chimpanzé.

Redon et al (2006) définissent ces VNCs comme des segments d'ADN, de la taille d'un kb ou plus, qui sont présents en un nombre variable de copies en comparaison d'un génome de référence. Un VNC peut avoir une structure simple telle qu'une duplication en tandem ou il peut être formé de gains ou de pertes complexes de séquences homologues en des sites multiples du génome. Ces VNCs influencent l'expression génique, la variation phénotypique et l'adaptation en détruisant des gènes et en altérant le dosage génique. Ils peuvent également provoquer des maladies comme les syndromes micro-délétionnels ou micro-duplicationnels et aussi conférer des risques pour des maladies complexes comme l'infection par le virus HIV-1 ou la glomérulonéphrite. Redon et al (2006) ont construit une carte de première génération des VNC du génome humain en étudiant 270 individus de quatre populations avec ascendance européenne, africaine et asiatique (la collection HapMap ayant servi à l'obtention de la carte des haplotypes du génome humain) : des trios parents-enfants du Niger (30), d'Europe (30) et de sujets non apparentés : 45 japonais et 45 chinois. Ils ont identifié 1.447 régions avec un nombre variable de copies (RVNCs) qui peuvent contenir des gains ou des pertes chevauchantes, couvrant un total de 360 mégabases (12 % du génome). La longueur moyenne estimée par RVNCs par génome analysé est de plus de 20 millions de paires de bases, représentant 5 à 10 fois plus de variation entre deux génomes pris au hasard que ce qui a été suggéré auparavant en étudiant uniquement les SNPs. Plus de la moitié des VNCs identifiés recouvrent des gènes annotés du génome humain. Ces RVNCs couvrent de quelques milliers de bases à quelques centaines de kilobases, et sont réparties sur l'ensemble des chromosomes humains. Les délétions sont généralement de plus petite taille que les duplications, et se situent préférentiellement en dehors des gènes, tout comme (mais à un degré moindre) les duplications. Néanmoins, une bonne partie de ces RVNCs (près de la moitié) se situe à l'intérieur ou à proximité immédiate d'unités de transcription : il est donc probable que nombre de ces variations (que l'on n'ose plus appeler anomalies puisqu'elles sont présentes dans la population "normale"), ont des conséquences phénotypiques. La duplication d'un gène (et plus encore sa délétion) influe directement sur son niveau d'expression, et donc sur la

physiologie de son porteur : susceptibilité à diverses maladies, caractéristiques physiques et peut-être comportementales... Les délétions ou duplications sont bien entendu transmises de manière mendélienne : le panel HapMap comporte soixante trios père/mère/enfant permettant cette vérification. Et la fréquence de beaucoup de RVNCs dépend de la population considérée, ce qui permet de regrouper leurs caractéristiques selon trois pôles (européen, asiatique, africain) auxquels se rattache chaque individu. Une base de données de ces variants (la data base of Genomic Variants) répertorie, début 2007, près de 4000 RVNCs. Cette nouvelle donnée va changer la manière dont on envisage la fluidité et la diversité du génome humain, tout comme celui des autres mammifères (chez lesquels le même phénomène est retrouvé). Les RVNCs concernent une fraction du génome au moins équivalente à celle que recouvrent les SNPs : elles constituent des marqueurs génétiques inédits, et qui pourraient s'avérer très performants. De plus, il faut s'attendre à ce que de nombreuses RVNCs soient, dans l'avenir, reliées à des éléments du phénotype. C'est donc un champ de recherche inédit qui s'ouvre.

Ces RVNCs contiennent des centaines de gènes, de loci, d'éléments fonctionnels et de duplications segmentaires. Il est à noter que des RVNCs contiennent plus de nucléotides par génome que les SNPs, soulignant l'importance des VNCs dans la diversité génétique et l'évolution.

Wong et al (2007) ont effectué une analyse des VNCs au niveau du génome entier de l'homme afin d'essayer d'établir la carte de la variation génomique humaine. Ils ont utilisé la technique CGH (hybridation génomique comparative) avec des "micropuces" de BAC contenant des clones humains répartis sur tout le génome pour étudier 105 échantillons d'ADN humain provenant de 44 sujets de sexe masculin et de 61 sujets de sexe féminin issus de 16 groupes ethniques différents. Wong et al. (2007) identifient 3.654 segments VNC autosomiques dont 800 d'entre eux sont présents avec une fréquence d'au moins 3 %, 77 % de ces VNC fréquents n'ont pas encore été décrits auparavant. Chez les individus analysés, les deux génomes les plus différents, diffèrent par au moins 9 Mb en taille et varient d'au moins 266 loci en contenu. Approximativement, 68 % des 800 régions polymorphiques sont superposées à des gènes, ce qui pourrait refléter la diversité humaine pour les organes des sens (vision, goût, audition et odorat), le phénotype rhésus, le métabolisme et la susceptibilité aux maladies. Quatorze régions polymorphes comprennent 21 des micro ARNs humains connus, ce qui est le reflet de la contribution probable des micro ARNs à la diversité phénotypique humaine.

Les micro ARNs, non seulement contribuent à cette diversité, mais de plus, certains d'entre eux sont impliqués dans le développement et, ainsi, pourraient l'être également dans l'évolution : par exemple Flynt et al. (2007) ont identifié le rôle d'un micro ARN dans la modulation de la différenciation des cellules embryonnaires dans le développement du poisson zèbre, en régulant la protéine du développement Sonic hedgehog. La protéine Sonic hedgehog, sécrétée par la notochorde agit chez le poisson zèbre comme protéine de signal sur le somite adjacent. La réponse à ce signal est relayée par le facteur de transcription Gli qui active l'expression de gènes spécifiques du développement de muscles somitiques. L'activité de Gli est freinée par le facteur maternel Su(fu) (suppresseur de fused). Or, ce dernier est régulé négativement par un micro ARN miR-214. Flynt et al. (2007) ont démontré que l'inhibition de l'activité miR-214 résulte dans un changement caractéristique de la forme des somites, un phénotype rappelant celui causé par l'atténuation du signal Hedgehog. Ce changement de forme n'est pas l'indication d'un défaut de la morphogenèse, mais il reflète plutôt la perte d'un type particulier de fibres musculaires qui sont spécifiées par des niveaux différents de l'activité de Hedgehog.

Ce travail rejoint celui de Giraldez et al (2006) qui ont démontré que les embryons privés de micro ARNs matures ont des anomalies de leur morphogenèse, conservant leur plan

d'organisation mais ayant une taille et une forme anormales. L'injection d'un autre micro ARN, mi-430, redonne une morphogénèse normale à ces embryons dépourvus de micro ARNs. Par conséquent, l'action de miR-430 est similaire à celle de miR-214, les deux agissent sur Su (fu). Chez les mammifères Su(fu) joue un rôle clé comme régulateur négatif de la voie de signalisation Hedgehog. En son absence, cette voie est activée constitutivement chez l'embryon, provoquant des changements majeurs de la destination des cellules qui résultent dans la létalité embryonnaire (Cooper et al, 2005).

De Stahl et al. (2008) ont étudié 71 sujets de 3 groupes ethniques différents, 33 européens, 24 africains et 14 asiatiques, en utilisant une micro puce constituée de 32.396 BAC (chromosome artificiel de bactéries). Ils ont mis en évidence 1078 VNC autosomiques, c'est-à-dire 15 par individu, d'une taille moyenne de 358 kb.

Ils ont compté 835 amplifications, c'est-à-dire des duplications et 243 délétions dont 62 % seulement avaient été décrites auparavant. 12 % de ces VNC contiennent des gènes.

Aucune corrélation ethnique n'a été observée, contrairement à ce qui avait été noté dans l'étude de Redon et al. (2006).

En ce qui concerne l'évolution, Fraser et al. (2003) ont comparé 27 Mb du chromosome 21 humain, avec les séquences d'ADN correspondantes du chimpanzé. Ils ont identifié 57 réarrangements génomiques (des délétions et des insertions allant d'une taille de 0,2 à 8 kb) qui sont distribués sur toute la longueur du chromosome 21 et dont 35 % d'entre eux sont situés dans des intervalles qui codent pour des gènes, et qui sont survenus dans les génomes à la fois de l'homme et du chimpanzé.

La comparaison de 9 Mb du chromosome 21 humain avec les séquences d'ADN correspondantes de l'orang-outan, du macaque rhésus et du singe laineux, a permis de mettre en évidence un total de 11 réarrangements génomiques entre l'homme et les primates non humains étudiés. Ces réarrangements sont distribués au hasard, par rapport aux intervalles contenant ou ne contenant pas de gènes. Une délétion qui s'est produite a inactivé le gène β 1,3-galactosyltransférase du singe laineux.

Ces données démontrent que les réarrangements génomiques se sont produits fréquemment durant l'évolution du génome des primates et contribuent aux différences d'ADN entre les espèces.

Locke et al. (2003) ont utilisé la technique d'hybridation génomique comparative avec micropuce (aCGH) pour comparer les gains et pertes de VNC de l'homme et des primates non-humains : chimpanzé, bonobo, gorille et orang-outan. Leur technique est basée sur l'utilisation de 2460 BAC humains. Ils ont identifié un total de 63 sites de variation de VNC entre l'homme et les primates non-humains étudiés.

Ces réarrangements varient en taille de 40 à 175 kb. La plupart sont situés dans l'euchromatine.

Ces données suggèrent que ces variations génomiques de grande taille ne sont pas limitées seulement aux régions péricentromériques et subtélomériques, mais qu'ils surviennent également dans les gènes.

Ces résultats indiquent qu'il s'est produit une restructuration locale des chromosomes d'hominidés dans les régions euchromatiques par un mécanisme d'évolution génomique guidé par des duplications.

Une recherche des séquences des génomes de l'homme, de la souris et du rat, avec 100 % de conservation des segments orthologues et de plus de 200 bp de long a identifié 481

séquences distinctes (Derti et al 2006). Les séquences homme-souris-rat qui représentent des éléments ultraconservés (EUCs) sont importantes pour les fonctions impliquant la liaison à l'ADN, le traitement de l'ARN et la régulation de la transcription et du développement. Des études *in vivo* et *in silico* des EUCs et d'autres séquences hautement conservées sont en accord avec ces associations fonctionnelles et avec des observations indiquant une activité augmentant l'expression génique de ces éléments. Derti et al (2006) ont démontré que les EUCs sont significativement diminués dans les duplications segmentaires et les VNCs. Ils notent que parmi les EUCs présents dans les duplications segmentaires ou les VNCs, la majorité chevauche les exons indiquant que les EUCs qui chevauchent les exons représentent une catégorie particulière des EUCs.

Neumann et al. (2006) ont mis en évidence un total de 651 changements de structure génomique chez le chimpanzé : 293 délétions, 184 insertions, et 174 réarrangements compatibles avec des inversions entre les génomes de l'homme et du chimpanzé. Ces changements sont répartis sur tous les chromosomes mais ils sont hautement corrélés avec les sites de duplication chez l'homme et chez le chimpanzé. Ces variants de structure intéressent au moins 24 Mb d'ADN et sont chevauchants avec plus de 245 gènes ; 17 de ces gènes contiennent des exons manquants dans la séquence du génome du chimpanzé et ils démontrent aussi une réduction significative de l'expression génique chez le chimpanzé. Ce travail multiplie par 50 les réarrangements potentiels entre les génomes de l'homme et du chimpanzé décrits avec les méthodes cytogénétiques traditionnelles par Dutrillaux, comme nous l'avons vu.

Les changements de structure (délétions, insertions et inversions) entre les génomes de l'homme et du chimpanzé ont dû avoir un impact significatif sur l'évolution spécifique des lignées à cause du potentiel qu'il ont de donner des mutations majeures et irréversibles (Newman et al, 2005).

Cheng et al (2006) ont comparé les duplications segmentaires de l'homme et du chimpanzé. Ils ont trouvé que 33 % des duplications segmentaires humaines (avec plus de 94 % d'identité de séquence) ne sont pas dupliquées chez le chimpanzé y compris quelques duplications produisant des maladies chez l'homme. Combinant des approches expérimentales et informatiques, Cheng et al (2006) estiment un taux de duplication génomique de 4 – 5 mégabases par million d'années depuis la divergence homme-chimpanzé. Ces changements ont entraîné des différences de l'expression génique entre les espèces. En termes de nombre de paires de bases affectées, les auteurs ont déterminé que les duplications de novo ont contribué le plus significativement aux différences entre les espèces, suivies de délétions de duplications ancestrales. La conversion génique post-spéciation compte pour moins de 10 % des duplications segmentaires récentes. Une hyper-expansion spécifique au chimpanzé (>100 copies) de segments particuliers d'ADN a résulté en des différences quantitatives marquées et des altérations de l'aspect génomique entre le chimpanzé et l'homme. Presque tout des plus grandes différences est en relation avec des changements de la structure chromosomique, y compris l'émergence de l'hétérochromatine subterminale du grand singe africain. Néanmoins, base par base, les grandes duplications segmentaires ont eu un plus grand impact (2,7 %) en altérant l'aspect génomique de ces deux espèces que la substitution paire-de-base-unique (1,2 %).

Perry et al. (2006) ont étudié les variants du nombre de copies (VNC) chez le chimpanzé. Pour cela, ils ont utilisé deux plateformes d'hybridation génomique comparative contenant des clones de BAC répartis toutes les mégabases sur le génome humain. Etant donné que la divergence de séquence entre le chimpanzé et l'homme est inférieure à 2 %, ces plateformes peuvent être utilisées chez le chimpanzé. Vingt chimpanzés sauvages (*Pan troglodytes*) ont été étudiés.

Un total de 355 VNC ont été identifiés chez ces 20 chimpanzés et ils ont été comparés aux VNC mis en évidence chez l'homme lors d'études antérieures. Ces VNC sont répartis tout le long du génome du chimpanzé. Certains de ces VNC sont présents uniquement chez le chimpanzé, alors que d'autres sont présents à la fois chez le chimpanzé et chez l'homme aux mêmes loci. Beaucoup de ces VNC sont retrouvés dans les régions correspondantes de l'homme et du chimpanzé. Les auteurs ont noté en moyenne 31 VNC chez chacun des 20 chimpanzés étudiés, comparé à en moyenne, 12,4 VNC par personne parmi les 20 génomes humains étudiés. La diversité du chimpanzé est plus importante que ce que l'on pensait auparavant. Cette différence reflète une différence d'espèce de la pression de sélection sur les VNC ou du taux de mutation dup/del, ou les deux, supérieure chez le chimpanzé.

Ces loci sont enrichis 20 fois en duplications segmentaires ancestrales qui peuvent faciliter la formation de VNC par des mécanismes de recombinaisons d'allèles non homologues.

En résumé, les auteurs ont démontré que les VNC intraspécifiques sont fréquents dans le génome du chimpanzé, à un niveau qui excède peut-être celui de l'homme. L'évolution des VNC est un processus dynamique, avec un sous-ensemble d'évènements de duplication et de délétion survenant de manière récurrente parmi et entre les espèces. De telles régions sont héréditairement instables et servent de points chauds à des réarrangements génomiques de structure.

Cette étude démontre qu'au plan des VNC, il existe des différences entre l'homme et le chimpanzé. La signification de ces différences n'est pas connue actuellement. La réponse à cette interrogation permettra, peut-être, de répondre, ne serait-ce que partiellement, à la question : qu'est-ce qui fait que l'on est homme ?

Par exemple, l'étude de ces deux espèces avec des micropuces d'ADN homme et chimpanzé sur chromosome 21 humain, a mis en évidence 57 différences de taille de 1 à 8 kb (161 kb) constituées de 22 % de délétions, 18 % d'insertions (20 dans des régions géniques, 37 intergéniques) réparties sur toute la longueur du chromosome 21 (Frazer et al, 2003).

Une autre différence génomique entre l'homme et le chimpanzé est rapportée par Azevedo et al. (2006) qui ont constaté que 6 allèles humains délétères, associés avec des maladies mendéliennes (monogéniques) chez l'homme, sont observées comme allèles sauvages, non délétères chez le chimpanzé. Il s'agit des allèles suivants, avec les maladies qui leur sont associées:

- AIRE : polyendocrinopathie – candidose – dystrophie ectodermique auto-immune
- MKKS : syndrome de Bardet-Biedl : obésité, dystrophie rétinienne, polydactylie, difficultés d'apprentissage, hypogénitalisme et malformations rénales.
- MLH1 : cancer colorectal
- MYOC : glaucome, photophobie, épiphora
- OTC : hyperammoniémie, décès au 14^{ème} jour
- PRSS : pancréatite héréditaire

La comparaison de génomes entiers a révélé, comme nous l'avons vu, des changements de la taille des familles de gènes. Bien que le séquençage comparatif de génomes ait révélé de grandes similitudes du nombre total de gènes portés par des espèces étroitement apparentées, ces similitudes masquent d'importantes complexités de l'identité et du nombre de protéines constitutives de ces génomes. Des espèces peuvent différer dans leur complément de gènes par, à la fois, des gains (via la duplication) et des pertes (via la délétion ou la transformation de gènes en pseudogènes), mais aussi par l'évolution de gènes entièrement nouveaux. Ces

différences en pertes et gains de gènes ont été précisées par Hahn et al. (2007) qui ont étudié les génomes complètement séquencés de 12 espèces de *Drosophila* en les regroupant en séries de gènes à l'intérieur de familles de gènes définies sur la base de similarités des séquences protéiques. Les 118.868 gènes étudiés ont été regroupés en 11.434 familles de gènes non chevauchant, le nombre moyen par famille de gènes étant de 12,97, la famille la plus grande contenant 144 copies de gènes dans tous ces 12 génomes.

Hahn et al. (2007) ont trouvé un grand nombre de gains et de pertes de gènes dans toutes les espèces avec plus de 40 % des familles de gènes différant par la taille chez ces 12 espèces de *Drosophila*. Près d'un nouveau gène est gagné ou perdu tous les 60.000 ans. Autour de 17 gènes sont dupliqués et fixés dans un génome, chaque million d'années, un taux comparable à celui qui a été estimé auparavant chez la levure et chez les mammifères. Ils ont également noté des centaines de cas de transformations extrêmement rapides de gènes, avec des douzaines de gènes perdus ou gagnés en à peine quelques millions d'années. Dans plusieurs cas, les auteurs ont trouvé des exemples d'expansions ou de contractions extrêmes de la taille des familles de gènes, y compris l'expansion de plusieurs familles de gènes liés au sexe et à la spermatogenèse chez *D.melanogaster* qui ont évolué également sous l'effet de la sélection positive au niveau nucléotidique.

Ces résultats démontrent que la stase apparente du nombre total de gènes parmi les espèces très proches, masque une transformation rapide de gain et de perte de gènes individuels.

Les auteurs concluent en disant qu'il est probable que ce phénomène ait joué un grand rôle en produisant les différences morphologiques, physiologiques et métaboliques entre espèces.

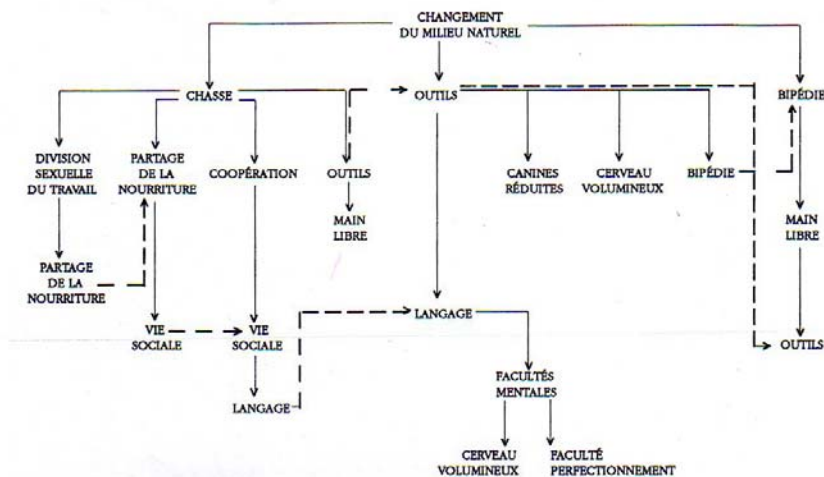
ANNEXE 21 : ANTHROPOLOGIE NAÏVE, ANTHROPOLOGIE SAVANTE.

Beaucoup de mythes et de légendes ont été répandus autour du thème de l'hominisation. Stockzkowski (1994) a traité ce sujet dans sa thèse d'abord, et dans un ouvrage qui l'a suivie.

Dans Anthropologie naïve, anthropologie savante, Stockzkowski (1994) étudie la rencontre de l'imaginaire et de l'empirique, de l'imagination et des idées reçues en ce qui concerne l'origine de l'homme. Il pose la question de savoir si, après que les naturalistes, il y a deux siècles, s'emparèrent du sujet de l'origine de l'homme, la science, après avoir rejeté les traditionnels récits mythiques, a véritablement réussi à se libérer de leur influence ?

Pour répondre à cette question, il s'intéresse, par exemple, à l'hominisation. Comment construit-on le scénario de l'hominisation ? L'auteur rapproche les scénarios de l'hominisation et les westerns. « À la base de ces deux genres (et d'une infinité d'autres) se trouve le même type de schémas génératifs. Les caractères "humains" sont les ingrédients du scénario de l'hominisation tout comme le shérif et le bandit sont ceux du western, et on peut les rassembler sur une liste, dont les positions stéréotypées marquent les "rôles principaux", tels que bipédie, outils ou main libre, et la place des "figurants", tels que enfance prolongée ou disparition de l'oestrus. L'ensemble des relations autorisées et habituellement actualisées, qui établissent les rapports entre ces caractères, est tout aussi schématique (je les appellerai désormais, simplement, "relations", mais il faut rappeler que les scénarios leur prêtent un statut causal) : citons à titre d'exemple les paires inséparables bipédie → mains libres et habiles, chasse → coopération, ou encore outils → réduction des canines.... Il s'agira donc d'examiner, soulignons-le encore une fois, les relations les plus fréquentes dans les scénarios de l'hominisation : j'ai retenu pour l'analyse celles qui apparaissent au moins trois fois et qui constituent le noyau des explications offertes par nos textes. Ces relations, au nombre de vingt et une, extraites de l'ensemble de nos ouvrages, s'enchaînent mutuellement et peuvent être représentées sous la forme d'un schéma arborescent commun (tableau 17 ci-dessous), qui définit les axes cardinaux selon lesquels se développent les explications de l'hominisation.

Tableau 17 — Relations explicatives les plus fréquentes constituant le noyau du schéma génératif des scénarios de l'hominisation.



Selon la majorité des scénarios, un changement du milieu naturel remplit la fonction du "détonateur" qui a déclenché le processus de l'hominisation.... À partir de là, s'ouvrent trois voies principales qui marquent le début des divergences entre les scénarios et fondent une partie de leur variété (tableau 17) : le changement du milieu est censé entraîner, selon la signification que les auteurs attachent à l'anatomie, à la technique et aux moyens de

subsistance, tantôt l'adoption de la bipédie, tantôt l'origine des outils, tantôt le passage à l'économie de chasse. Ensuite, chacun de ces trois caractères initiaux (bipédie, outils, chasse) sert à mettre en mouvement toute une chaîne "causale". Si notre ancêtre adopte la stature verticale, alors il libère la main de la locomotion ; la main libre rend possible la production et l'usage des outils ; les outils remplacent, dans maintes fonctions, les canines, dont la taille, par conséquent, se réduit ; l'apprentissage de la fabrication des outils nécessite un moyen complexe de communication, donc le langage est créé, etc. Lorsqu'un auteur considère que c'est plutôt la chasse qui a décidé de l'anthropogenèse, nous voyons les explications évoluer dans une autre direction : la chasse implique la division sexuelle du travail, qui entraîne la répartition des tâches économiques entre les deux sexes ; cela instaure la coutume du partage de la nourriture et les devoirs de réciprocité ; ainsi se forme le germe de la vie sociale ; l'existence sociale fait naître le besoin de communication, engendrant aussitôt le langage ; l'usage de la parole permet aux facultés mentales de s'épanouir ; celles-ci, à leur tour, amènent les premiers hommes à perfectionner leur culture, etc.

Quel que soit le chemin suivi, le réseau des relations conventionnelles permet, à la fin de l'opération, d'"expliquer" les origines d'une quinzaine de caractères "humains" principaux. On pourrait se demander, incidemment, si tous les enchaînements contenus dans ce schéma cumulatif ont déjà été proposés dans la littérature anthropologique ; il est possible de produire mécaniquement de nouveaux scénarios "artificiels", en partant du point initial (changement de milieu naturel) pour progresser dans le graphe de façon aléatoire, en suivant le système de bifurcations indiquées par des flèches (tableau).

Le nombre de versions que ce schéma permettrait d'échafauder est, bien évidemment, très limité du fait de sa simplicité. Celle-ci permet, d'une part, de comprendre le caractère monotone et uniforme des scénarios, dont la majorité se développe à partir d'une matrice sommaire ; d'autre part, même si cette dernière est simple, elle offre la possibilité de générer un certain nombre de permutations — ce qui explique la diversité des scénarios. Cette diversité peut s'accroître si le schéma primitif est élargi par des relations complémentaires. Par exemple, dans le tableau, une partie des enchaînements, qui s'arrête au "cerveau volumineux", peut trouver un prolongement dans la séquence "cerveau volumineux → boîte crânienne volumineuse", puis "boîte crânienne volumineuse → accouchement prématuré", "accouchement prématuré" → "enfance prolongée", etc. Nous avons donc affaire à une structure ouverte, susceptible d'être développée.

La notion de causalité implique celle de chronologie, car la cause doit nécessairement précéder l'effet. Mais le temps est curieusement absent, des scénarios de l'hominisation, et les événements qui s'y enchaînent mutuellement restent suspendus dans un espace chronologique étonnamment vague, renvoyés tous à une époque plus ou moins imprécise que l'on désigne, conformément aux connaissances ou aux incertitudes du moment, comme la "fin du Tertiaire", la "période charnière entre le Pliocène et le Pléistocène", le "Plio-Pléistocène", le "Paléolithique inférieur", etc. Les étapes consécutives de l'hominisation sont présentées presque sans indices chronologiques, et les seules dates que l'on mentionne sont destinées à délimiter, toujours vaguement, les cadres généraux de cette longue époque d'origine, circonscrite dans la dernière dizaine de millions d'années.

C'est durant cette période confuse que l'homme quitte les arbres, passe dans la savane, se redresse sur ses pieds, libère sa main, se saisit d'un outil, tue un animal, partage la viande avec ses congénères, prononçant peut-être à cette occasion les premières paroles — voilà quelques éléments d'un scénario habituel ».

Stockzkowski (1994) envisage ensuite les conséquences du changement de milieu dans les scénarios d'hominisation.

« Deux conclusions se dégagent de notre analyse. Premièrement, la vision d'un net passage de la forêt à la savane n'est qu'une simplification abusive, difficile à étayer par les données paléo-écologiques. L'assèchement progressif du climat au Plio-Pléistocène a provoqué en Afrique orientale un changement des proportions entre les zones fermées et les zones ouvertes, au profit de ces dernières ; ce processus s'est néanmoins accompli à travers de longues oscillations qui ont abouti à un paysage plus ou moins mixte

En second lieu, nous ne sommes pas autorisés à considérer la pénurie de nourriture végétale et la menace des prédateurs dans la savane comme des certitudes. Le savoir de référence sur les milieux actuels nous permet d'imaginer le nouvel environnement des hominidés aussi bien comme un milieu plutôt hostile et pauvre que comme un cadre relativement hospitalier et abondant. Pourtant, seule la conception d'une nature hostile, avec pénurie alimentaire et menace de prédateurs, a été a priori jugée convaincante par la plupart des auteurs. Comment comprendre ce succès, vu la fragilité empirique de la construction ? Il est frappant de constater que la faible assise empirique de cette vision va de pair avec une parfaite conformité aux anciennes conceptions philosophiques, toujours séduisantes.

Déjà avant la découverte des premiers fossiles humains, la spéculation naturaliste montrait une frappante prédilection à envisager le moment clé de l'anthropogenèse comme le passage d'une époque d'abondance à des temps de disette.

La conception qui associe la cause première de l'hominisation à un changement du milieu, accompagnée de la liste des caractères attribués aux humains, forment ensemble un squelette conceptuel sur lequel repose la partie essentielle des scénarios : les explications causales. Nous allons maintenant tenter d'analyser la nature et les fondements de ces explications.

Les justifications des relations causales sont d'ailleurs aussi stéréotypées que ces mêmes relations, et prennent le plus souvent la forme de généralisations très poussées. Pour en revenir à notre exemple, la thèse selon laquelle la chasse implique toujours une division sexuelle du travail (chasse masculine et cueillette féminine), est fondée sur les prémisses suivantes :

- a. La chasse exige une grande mobilité et une grande force.
- b. La femme, encombrée par les enfants, est peu mobile.
- c. La femme est faible, tandis que l'homme est fort ».

L'auteur passe ensuite en revue les effets du changement de milieu par rapport à la chasse et à la bipédie et aux outils.

Du changement du milieu à la chasse

« La relation causale "*changement du milieu* → *chasse*" se retrouve dans huit scénarios. Pour caractériser le nouvel environnement de nos ancêtres, sept d'entre eux font appel à la vision d'une *nature hostile*, tandis qu'un seul utilise l'image d'une "*nature paradisiaque*". L'analyse logiciste permet de déterminer la nature des présuppositions qui sous-tendent ces explications. Commençons par la version la plus populaire, qui recourt à l'image d'une nature hostile.

Le raisonnement de deux scénarios se laisse réduire à la formule suivante :

Si l'ancêtre de l'homme est passé de la vie dans une forêt tropicale à la vie dans la savane,

et si la vie dans la savane nécessite l'acquisition de la nourriture par la chasse,

alors, à la suite du passage de la forêt tropicale à la savane, l'ancêtre de l'homme a commencé à chasser.

On n'y indique pas les raisons pour lesquelles la vie dans la savane serait une condition nécessaire et suffisante pour l'apparition de la chasse ».

Du changement du milieu à la bipédie

« Pas moins de vingt et un scénarios considèrent la bipédie comme un caractère distinctif de l'homme ; la meilleure expression du rôle qu'on lui attribue dans le processus d'hominisation est que la bipédie y devient condition suffisante, à elle seule, pour expliquer l'origine de huit autres caractères "humains" importants.

C'est dans ce sens symbolique que la "*stature redressée/bipédie*" crée l'homme, en le tournant vers le ciel d'où il puise la force nécessaire pour s'élever au-dessus de l'état animal.

Un changement du milieu aurait été la principale raison de l'adoption de la stature verticale et de la bipédie. Quatre scénarios suggèrent une relation causale simple, qui peut se réduire au syllogisme suivant :

Si à une certaine époque, les hominidés ont commencé à vivre dans un milieu ouvert,
et si la locomotion bipède est liée à la vie dans le milieu ouvert,
alors, les hominidés ont adopté la locomotion bipède parce qu'ils se sont retrouvés dans un milieu ouvert ».

Du changement de milieu aux outils

« On s'est longtemps plu à représenter l'homme primitif comme une créature velue, les hanches couvertes d'une peau de bête, une grande et lourde massue au poing. Une pilosité abondante indique la liaison encore forte avec le monde animal que notre ancêtre vient à peine de quitter, tandis que l'outil à la main et le "cache-sexe" en fourrure, dissimulant pudiquement ses parties nobles, marquent les premiers signes de sa condition humaine. L'outil a été depuis longtemps considéré comme une des principales barrières séparant l'humanité de l'animalité ; d'innombrables mythes content l'origine des outils dont l'apparition annonce le passage de la nature à la culture. Ce motif deviendra, au cours du XVIII^e siècle, un des sujets préférés de la spéculation philosophique qui lui donnera une dimension naturaliste. Mais les récentes, observations primatologiques viennent troubler la pureté du contraste qui attribuait l'outil à l'homme pour en priver l'animal. Il s'avère que les chimpanzés et les orangs-outans non seulement utilisent, mais aussi confectionnent des outils. Bien plus, le degré de complexité de ces outils supporte la comparaison avec des artefacts de certains groupes humains. En procédant à ce genre de rapprochements, il faut certes éviter de les pousser trop avant, les disparités entre les productions des primates et celles de groupes humains les moins avancés restant indubitables ; mais les ressemblances existent et indiquent qu'une stricte opposition binaire ne peut que donner une image sommaire et impropre des différences, non moins réelles ».

Stockzkowski (1994) continue ensuite en envisageant les scénarios possibles en partant des outils.

Des outils à la bipédie

« Neuf scénarios posaient que la bipédie précéda les premiers outils et qu'elle en fut la cause. Moins nombreux sont ceux qui inversent cette relation, pour affirmer que ce furent justement les outils qui avaient devancé la bipédie et qui devraient donc en expliquer la genèse. Cette nouvelle version est-elle mieux confirmée par les données empiriques ? Rien n'est moins sûr, puisque la plus ancienne trace de la bipédie, celle de Laetoli, en Tanzanie (environ 3,5 millions d'années), se situe avant les plus anciens outils connus (sites Omo Shungura et Hadar Kada Gona 2.3.4, en Ethiopie, datés respectivement à 3 et à 2,4 millions d'années). Cette objection pourrait cependant être écartée si l'on admettait, selon l'argument

classique, que les premiers outils en pierre taillée avaient été précédés par d'autres outils en matières périssables, de sorte que la bipédie aurait été favorisée par l'usage préalable d'artefacts dont les traces ont disparu à jamais. Mais cette solution implique que la première hypothèse (*outils* → *bipédie*) doit s'appuyer sur la seconde (outils en matières périssables) — celle-ci plausible et non invalidée, car l'absence de preuve n'est pas la preuve de l'absence —, mais en même temps invalidable, puisqu'il reste impossible de la mettre à défaut ».

De l'usage des outils à la réduction des canines

« Lorsqu'on cherche à définir les caractères humains par contraste avec ceux des singes, les canines réduites s'imposent comme un trait distinctif important. En effet, l'homme est un primate aux canines fort raccourcies et réduites. Comme on avait autrefois tendance à comparer l'homme aux animaux en général plutôt qu'aux singes, les canines réduites ne sont apparues dans la liste des propriétés humaines qu'assez tard, au XIX^e siècle.

Charles Darwin a été le premier, autant que j'ai pu le vérifier, à associer la réduction des canines chez l'homme à l'usage des outils. Ainsi commença la longue histoire d'une explication, qui fournit l'exemple curieux et instructif d'une idée erronée dont la popularité a résisté longtemps aux contre-arguments, si bien que certains scénarios de l'hominisation des dernières années la perpétuent encore. Son analyse peut nous offrir l'occasion de mieux comprendre la force de l'imaginaire traditionnel, qui, à lui seul, est capable de prolonger l'existence de conceptions compromises à la fois des points de vue factuel et théorique.

Cette vision tenace n'a pas manqué d'affecter les premières descriptions des peuples exotiques, dont on assimilait l'existence à celle de "*l'homme ancien*". Ainsi, sir Francis Drake déclarait que les habitants de certaines îles des mers du Sud n'ont que les griffes pour se défendre, tandis que Le Mere assurait que les indigènes de la Nouvelle-Guinée "*utilisent leurs dents comme armes offensives*". La relation traditionnelle "*outils* → *canines réduites*" mobilise donc les thèmes classiques de l'anthropologie naïve, où l'on associe la vie des premiers hommes à une lutte, et où les canines ne sont qu'une arme, au même titre que les premiers outils qui viennent remplacer les dents. Sur ces prémisses s'échafaude un type d'hypothèse dont Darwin introduisit la version savante en essayant d'expliquer la réduction des canines chez l'homme ».

Des outils au langage

« L'idée que la production et l'usage des outils sont à l'origine du langage se rencontre dans quatre scénarios. André Leroi-Gourhan a proposé une hypothèse intéressante, inspirée par les données neurologiques, sur la liaison entre les centres cérébraux régissant des comportements techniques, et ceux qui commandent la faculté du langage. Le linguiste Charles F. Hockett et l'anthropologue Robert Ascher, pour leur part, ont évoqué les contraintes de la chasse qui auraient rendu le langage des gestes impraticable, forçant les hommes à parler.

Il est raisonnable d'admettre que la fabrication des outils aille de pair avec un processus d'apprentissage, mais est-il certain que pour apprendre à obtenir un galet aménagé ou un biface il soit indispensable d'en parler ? On ignore pour l'instant quel doit être le degré de complexité d'une chaîne opératoire pour que son apprentissage nécessite plus qu'une simple démonstration visuelle ».

Stockzkowski traite ensuite des autres scénarios possibles.

Du langage aux facultés mentales

« L'idée que l'usage de la parole a entraîné chez nos ancêtres le développement des facultés mentales repose sur la conviction que le langage est nécessaire à l'exercice de fonctions intellectuelles telles que la "pensée", la "mémoire" ou la "prévision". Cette idée passe souvent *sans* susciter aucun doute : elle semble évidente, remarque F. Lhermitte, car "*le langage et la pensée sont si intimement unis dans nos activités mentales qu'ils peuvent paraître indissociables, d'autant plus que si l'on suit une démarche rétrospective, il ne nous est pas possible d'analyser nos raisonnements, nos sentiments, sans recourir au langage*".

Ce témoignage de l'introspection est pourtant trompeur. De nombreuses recherches, dont une partie a été présentée durant le colloque auquel on a donné le titre éloquent La Pensée sans langage, montrent que de complexes processus cognitifs peuvent se développer sans parole. Même les animaux sont capables de raisonner, d'envisager des relations causales entre des phénomènes et d'agir en conséquence. Mais leurs capacités intellectuelles ont des limites. Les expériences sur l'apprentissage du langage par gestes chez les chimpanzés se sont montrées particulièrement instructives : bien que les Panidés soient capables d'assimiler et de maîtriser un large vocabulaire de plusieurs centaines de mots, il leur manque les capacités mentales nécessaires pour combiner les mots selon des règles syntaxiques assurant la structure linéaire de l'expression. On doit en conclure, sans minimiser la portée du langage sur la pensée, que celui-ci ne constitue pas la source de toutes facultés mentales, mais qu'il en est plutôt un produit.

Des comportements culturels à la croissance du cerveau

Il est commode de commenter ensemble ce type de relations causales, car nos scénarios attribuent le développement du volume cérébral, chez nos ancêtres, à différents comportements culturels, considérés séparément ou conjointement, tels l'usage des outils, l'emploi du langage, la chasse ou la coopération. Le raisonnement sous-jacent est le suivant :

Si les hominidés ont pratiqué les activités X, Y, etc.,
et si les activités X, Y, etc., impliquent (causent, nécessitent, entraînent, etc.)
l'augmentation du volume du cerveau,
alors, par suite des activités X, Y, etc., le volume du cerveau des hominidés a
augmenté.

Des facultés mentales à la faculté de perfectionnement

Selon six scénarios, la "perfectibilité" constitue un caractère distinctif de l'humanité. Au XVIII^e siècle déjà, l'opinion commune la considérait comme une particularité de l'homme, jugée aussi importante que le langage même. On associait la perfectibilité à la faculté de transformer et d'"améliorer" la culture (outils, société, langage, etc.), ce qui revenait à limiter la perfectibilité à notre espèce, tous ces attributs culturels étant refusés aux animaux. Le monde animal se trouvait ainsi réduit à une dimension statique ; "*les animaux, comme disait Buffon, n'inventent et ne perfectionnent rien*".

Trois de nos scénarios déclarent que l'origine de la perfectibilité humaine tient à des "facultés mentales" dont le développement aurait entraîné chez nos ancêtres tantôt un perfectionnement du travail et du langage, tantôt une rectification des erreurs de la technique, tantôt un développement de la fabrication des outils.

De la chasse à la coopération

On affirme depuis longtemps que l'émergence de la coopération fut un moment important du passage de l'état animal de la nature au stade social de la culture. Une partie des scénarios font des premières formes de coopération une conséquence directe de la chasse. L'argument général est que la coopération serait indispensable pour la chasse

Cette explication, bien que plausible, n'est pas la seule concevable ; qui plus est, elle suscite plusieurs objections. Premièrement, la coopération s'observe aussi chez les animaux, et bien qu'elle coïncide parfois avec la chasse, il est impossible de la restreindre uniquement à ce type d'activité, en oubliant les autres occupations qui la rendent utile ou nécessaire. Deuxièmement, la primatologie aussi bien que l'ethnologie fournissent des descriptions de méthodes de chasse qui n'exposent pas le chasseur au moindre risque. Troisièmement, il n'y a rien dans les données paléanthropologiques qui permette de confirmer cette hypothèse.

De la coopération à la vie sociale

Herbert Spencer affirmait qu'une "*société n'existe que quand, à la juxtaposition, s'ajoute la coopération*". Cette conviction est extrêmement répandue dans l'anthropologie traditionnelle pour qui la vie sociale est une simple fonction de la coopération ; selon ce schéma, la genèse de la société se confondrait avec l'émergence de la coopération, celle-ci réduite, on l'a vu, aux activités de subsistance.

De la vie sociale au langage

Le raisonnement qui sous-tend cette relation se laisse réduire, dans les trois scénarios, à l'opération d'inférence suivante :

Si (a) à une certaine époque les ancêtres de l'homme ont commencé à vivre en société,
et si (b) la vie en société nécessite l'usage du "langage",
alors (c), le langage humain est apparu comme la conséquence de la vie en société » (Stockzkowski, 1994).

L'auteur discute ensuite, de la même manière, des scénarios concernant la division sexuelle du travail et le partage de la nourriture, du partage de la nourriture à la vie sociale et de la chasse à l'usage des outils. Ensuite il discute des mécanismes de l'évolution : limite de la nature ou de l'imagination ?

« L'étude des éléments constitutifs et des relations "causales" qui arment la charpente de nos scénarios ne donne qu'une image fragmentaire de leur construction, car chacune des séquences explicatives, dont j'ai décrit la logique, présuppose aussi un mécanisme de changement évolutif. À cet égard, les explications peuvent être divisées en trois groupes :

- 1) Les explications "traditionnelles" qui ne font appel ni aux mécanismes de l'évolution darwinienne ni aux prémisses "lamarckiennes" ;
- 2) Les explications "lamarckiennes", qui se réfèrent, explicitement ou non, au principe de l'usage et du non-usage, ainsi qu'à l'hérédité des caractères acquis ;
- 3) Les explications "darwiniennes", où j'ai compté celles qui évoquent les mécanismes de sélection naturelle et sexuelle, ou plus généralement, celles qui recourent à la terminologie darwinienne (par exemple les termes de fitness, de préadaptation, etc.), voire à une terminologie considérée communément comme telle (par exemple la notion d'adaptation). Un groupe à part dans cette catégorie est constitué par les explications qui se réfèrent au mécanisme des "variations corrélatives".

La schématisation logiciste à laquelle tous les scénarios ont été soumis, permet de distinguer au total 216 séquences explicatives, exprimées chacune par une ou plusieurs

opérations d'inférence. Les auteurs considérés (Lamarck mis à part), déclarent leur attachement à la théorie darwinienne ou néo-darwinienne de l'évolution ; il est donc surprenant de constater que près de 74 % des séquences causales ne font aucune référence aux mécanismes darwiniens. Ceux-ci n'apparaissent que dans 20,4 % des cas, jouant ainsi dans nos scénarios un rôle bien modeste, qui dépasse à peine trois fois celui des formules lamarckiennes, mobilisées dans 6,0 % des séquences causales.

Comme presque la moitié des scénarios construisent leurs explications de l'anthropogenèse sans recourir au darwinisme, force est de constater que l'argumentation de ces textes n'aurait pas trop souffert si la théorie de l'évolution n'avait pas existé !

Si le darwinisme est communément reconnu, pourquoi son usage reste-t-il si restreint dans nos textes ? Est-ce parce que leurs auteurs ont en tout état de cause l'illusion d'utiliser le darwinisme, ou plutôt parce qu'en fait ils n'en ont aucun besoin ? Et si ce besoin n'est pas ressenti, n'est-ce pas simplement parce que le darwinisme n'innove guère par rapport aux anciennes formules explicatives ? Mais s'agit-il bien dans ce cas du darwinisme, ou plutôt d'une de ses applications naïves, qui aurait séduit nos auteurs ? Pour répondre à ces questions, il est nécessaire d'examiner de plus près la nature des explications "traditionnelles" et "darwiniennes", afin de mieux éclairer les différences qui les séparent, et surtout de mieux cerner leurs points communs, révélateurs des limitations auxquelles les formules "anciennes" et "nouvelles" sont soumises.

Les explications "traditionnelles", mobilisées dans près de trois quarts de nos séquences causales, offrent une grande ressemblance avec celles de l'anthropologie naïve. Les principes du déterminisme de l'environnement, du matérialisme, de l'utilitarisme, et de l'individualisme établissent les bases, apparemment solides, du raisonnement déductif. Leur application stricte réduit l'Homme et la Culture à une dimension que l'on croit "naturelle", où les causes des phénomènes étudiés pourraient être inférées directement des "lois de la nature".

Les raisonnements fondés sur des prémisses "lamarckiennes" se sont maintenus en anthropologie jusque dans la seconde moitié des années soixante-dix, entourés, paradoxalement, par le nimbe d'un motif darwinien classique, la conjecture "lamarckienne" de Darwin sur la réduction des canines étant devenue particulièrement populaire. En outre, sur ces mêmes bases, certains scénarios essaient d'expliquer la réduction des incisives, la croissance du volume cérébral, le perfectionnement de la main, les modifications du crâne et la réduction des mâchoires.

D'après la formulation originale de Lamarck, le déroulement du changement évolutif est le suivant : les circonstances modifient les besoins, ceux-ci modifient les usages des organes, à la suite de quoi les organes s'altèrent ou se renforcent. Les organes utiles et utilisés se développent, et la dégénérescence n'affecte que les conformations qui restent sans usage, donc inutiles. L'usage découle de l'utilité, et l'utilité tient au besoin..."Ainsi, écrivait Lamarck, les besoins seuls auront tout fait".

En se référant à cette conception, on comprend mieux les affirmations de nos scénarios selon lesquelles l'organe dont l'organisme n'a plus besoin se réduit, ou encore que "le besoin crée son organe". Cette dernière proposition vient à l'appui d'un raisonnement où le besoin du langage explique l'origine du larynx humain et des organes de la bouche indispensables à la parole : conformément à la première loi de Lamarck, le besoin est capable d'entraîner l'usage plus fréquent de ces parties et ainsi de les transformer. Diderot évoquait déjà un mécanisme semblable dans *Le Rêve de d'Alembert*, affirmant que "les besoins produisent les organes".

La popularité de cette conception au XVIII^e siècle se comprend mieux lorsqu'on se rapporte à l'imaginaire partagé par les naturalistes de l'époque. Selon les maximes qui

résumant alors la vision générale de la nature, celle-ci "a horreur du vide", "ne fait rien en vain", "ne fait rien de superflu". Il va de soi que dans un tel monde, l'utilité est la première raison d'être, tandis que le manque d'utilité devient un arrêt de mort.

J'ai convenu d'appeler "darwinienne" toute explication dont la rhétorique manifeste quelque signe d'une connexion possible avec la théorie de l'évolution, darwinienne ou synthétique. Ainsi, je qualifierai de la sorte les explications qui évoquent des notions telles que sélection naturelle, avantage sélectif, *fitness*, succès reproductif, adaptation (les séquences explicatives mobilisant le principe de corrélation des parties forment un groupe à part, qui sera commenté plus loin). La terminologie fournit un critère suffisamment général pour repérer les arguments qui s'appuient effectivement sur le système darwinien ou néodarwinien, comme aussi ceux où l'usage de ces théories pourrait n'être qu'apparent.

Bien que cette définition soit très large, le nombre d'explications de ce type dans notre corpus ne dépasse pas 20 %, et la moitié des scénarios n'en fournissent même aucune trace. Pourtant, tous nos auteurs, à l'exception de Lamarck bien sûr, acceptaient sans réserve la théorie darwinienne (*sensu lato*), déclarant, à plusieurs reprises, que ses principes doivent se trouver à la base des hypothèses explicatives. S'ils affirment ainsi leur attachement au darwinisme, pour ensuite n'en faire qu'un usage modeste, c'est peut-être parce que leur conception du darwinisme est très spécifique et s'écarte de la définition que j'ai choisie. Cependant, les déclarations méthodologiques de nos scénarios se réfèrent à des notions darwiniennes tout à fait classiques, qui devraient être facilement repérables à l'aide de mon critère terminologique.

Cet examen rapide permet de constater que l'usage que les scénarios font des concepts issus de la théorie de l'évolution — sélection, fitness, adaptation, optimisation — réduit ceux-ci au simple principe d'utilité. L'explication darwinienne de l'hominisation consisterait donc à mettre en évidence l'utilité de nouveaux caractères humains. La nature de l'utilité correspond à l'image que l'on se fait de la vie de nos ancêtres : comme la survie et la recherche de nourriture sont tenues pour leurs occupations majeures, l'efficacité dans l'acquisition des aliments devient le critère principal de l'utilité. De même que dans l'anthropologie naïve, l'origine des choses s'explique par l'utilité pour la survie et pour la satisfaction des besoins élémentaires, de même dans ce darwinisme naïf, tout s'explique par la sélection naturelle, qui favorise l'utilité pour la survie et pour la satisfaction des besoins élémentaires », Sockzkowski (1994).

Sockzkowski (1994) discute ensuite des explications paléanthropologiques.

Architecture des explications paléoanthropologiques

« Les explications "traditionnelles" et "lamarckiennes" sont construites sur un schéma qui peut se réduire à la formule suivante :

Si (X), et si (Y) est utile pour (X),
alors (X) est la cause de (Y).

La majeure partie des explications darwiniennes typiques (je parlerai des exceptions plus loin) introduit un simple changement rhétorique :

Si (X), et si (Y) est utile pour (X),
Alors, la sélection naturelle favorise (Y).

Ce n'est là qu'une autre façon de dire que "(X) cause (Y)" puisque la sélection naturelle est tenue pour responsable de toute forme ou fonction répandue. L'explication par la sélection naturelle (adaptation, avantage pour *le fitness*) se confond avec l'explication traditionnelle par

l'utilité. Ainsi, pour être "darwinien", il suffit de réutiliser le schéma explicatif de l'anthropologie naïve, en prenant soin de remplacer la notion vague de "cause" par celle de sélection naturelle, l'une et l'autre associées à la notion d'utilité.

Ma conclusion se borne en effet à montrer la continuité des formules explicatives qui reprennent, tout au long des quelque deux cents ans couverts par nos scénarios, les mêmes prémisses, celles-là mêmes que l'anthropologie naïve utilisait depuis deux millénaires. Bien que ces présupposés puissent parfois conduire à des hypothèses raisonnables, ils ont le défaut d'engendrer toujours les mêmes explications de changement évolutif; et d'en négliger plusieurs autres, également plausibles.

Il est surprenant de constater l'extrême simplification à laquelle la théorie de l'évolution a été soumise dans nombre de ces explications. On a l'impression que nos auteurs ont procédé à une véritable sélection, guère naturelle celle-là, pour ne retenir du darwinisme que les éléments déjà présents dans l'imagerie anthropologique. Ainsi, les explications "darwiniennes" se rapprochent des explications «traditionnelles», lesquelles apparaissent en retour comme les sœurs jumelles de ces premières. Si le darwinisme peut être ainsi réduit à l'anthropologie naïve, toute explication naïve semble être darwinienne. C'est sans doute la raison pour laquelle les références à la théorie darwinienne accompagnent si souvent les raisonnements explicatifs qui se passent en effet fort bien de la théorie de l'évolution.

Bien que Darwin ait essayé de corriger cette fausse opinion, le darwinisme a été envisagé comme une théorie faisant de l'utilité la source de toutes les modifications survenant dans les espèces. Par la suite, la théorie de l'évolution a eu beaucoup de mal à trouver des alternatives aux explications par l'utilité ».

Stoczkowski en cite quelques unes :

« Une première alternative, discutée par Stephen J. Gould et Elisabeth Vrba, tente de jeter un pont entre l'explication conventionnelle et les versions qui pourraient pallier certaines de ses lacunes. Les auteurs admettent la plausibilité des explications par l'utilité : il est évident que le processus de sélection naturelle façonne certains caractères selon leur utilité du moment. Ainsi, s'agissant par exemple de la bipédie, il est possible que nos ancêtres soient devenus bipèdes parce que la sélection naturelle favorisait cette locomotion pour les mêmes avantages — telle la possibilité du transport des objets entre les mains — que ceux dont nous profitons encore aujourd'hui. Mais il est également légitime de concevoir, ajoutent S. J. Gould et E. Vrba, que la fonction actuelle d'un caractère n'ait aucun rapport avec sa genèse, laquelle aurait pu être liée à une autre fonction, aujourd'hui disparue.

Cette version ne s'éloigne pas trop des positions classiques. La seule différence consiste à distinguer clairement une utilité ancienne, responsable de la genèse (adaptation), et une utilité actuelle (exaptation). Darwin était conscient de cette "stratigraphie" possible des fonctions, mais il ne l'évoquait que pour répondre aux critiques qui soulignaient l'existence de caractères apparemment dépourvus d'«utilité». La littérature biologique de nos jours traite souvent d'un phénomène similaire sous le terme de "préadaptation", et un de nos scénarios mobilise lui-même ce concept. La réduction de la dentition antérieure y est présentée comme une adaptation (utilité originelle) à la mastication des graines de graminées, et la libération des mains comme une adaptation à la cueillette ; ces deux traits sont censés devenir ensuite, au cours de l'hominisation, une préadaptation (utilité secondaire) à l'usage des outils. De la même façon, une cavité orale spacieuse et une langue souple et mobile auraient été primitivement une adaptation au broiement prolongé de la nourriture, pour prendre par la suite le caractère d'une exaptation (ces traits avaient été "préadaptatifs") à l'usage du langage articulé.

Le concept d'exaptation, employé dans ce sens, correspond donc bien à celui de préadaptation. Un nouveau terme était pourtant indispensable — argumentent S. J. Gould et E. Vrba — pour prendre en compte aussi un second type d'exaptation, qui dissocie cette fois la genèse de l'utilité. Dans le processus de l'évolution, la raison pour laquelle un caractère se propage peut être indépendante non seulement d'une utilité secondaire, observée actuellement, mais aussi indépendante de toutes les utilités antérieures ; il est possible que certaines conformations prolifèrent sans rapport avec aucune utilité (caractères "non aptifs", selon la terminologie des auteurs). Cette éventualité exige que l'on envisage des entités soumises à l'évolution à la manière de systèmes formés de "parties communicantes" pour séparer la genèse et la fonction.

Ainsi, par exemple, « S. J. Gould et David Pilbeam ont obtenu des résultats positifs en soumettant à l'épreuve des données la thèse selon laquelle la différenciation de la capacité crânienne chez les *Australopithecinaes* était une fonction des différences dans la taille du corps. On évoque également des résultats positifs à propos de l'hypothèse relative à la cause de la réduction du dimorphisme des canines et de la taille des canines chez *Australopithecus afarensis*, que l'on attribue à la sélection favorisant la croissance de la surface occlusale des prémolaires, au détriment de l'espace disponible pour le développement des canines à éruption tardive.

Une autre façon d'éviter l'explication par l'utilité est de recourir à la conception des "niveaux communicants". Le darwinisme orthodoxe faisait de l'individu la seule entité soumise à la sélection naturelle. Ce principe est de plus en plus contesté. La sociobiologie parle de sélection au niveau du groupe, mais on peut la concevoir aussi au niveau du génome, de la population ou de l'espèce.

Pour mettre en évidence les diverses manifestations de la sélection engendrées par des causes différentes, Vrba et Gould (1986) ont proposé de remplacer la notion de sélection par deux concepts : le tri, ou reproduction différentielle des entités (sans se référer à sa cause) et la sélection, ou tri particulier qui, lui, inter réagit avec l'environnement et qui est lié à une utilité, qu'elle soit directe ou indirecte, pour la reproduction. S'il ne peut y avoir de sélection sans tri, on peut avoir un tri sans sélection, car, puisque les niveaux sont connectés, la sélection sur l'un d'eux peut entraîner un tri sur un autre. Ce tri peut entraîner la propagation de caractères nouveaux qui n'ont pas de rapport, ni avec le milieu naturel, ni avec une utilité quelconque. Ainsi, se trouvent séparés genèse et utilité, bien que la relation entre les deux ne soit pas totalement supprimée ».

D'autres alternatives ont été proposées pour expliquer l'homínisation, comme les hétérochronies ou la spéciation par isolement géographique.

Comme le dit Stoczkowski (1994) : « Il existe donc un certain nombre d'explications qui envisagent des mécanismes alternatifs ou complémentaires à ceux que les chercheurs favorisent traditionnellement dans les scénarios de l'homínisation. Les biologistes soulignent avec force la nécessité d'élargir davantage le répertoire des mécanismes concevables, car ce qui a été accompli dans ce sens au cours des dernières décennies reste, selon eux, bien modeste par rapport aux perspectives qui se dessinent déjà aujourd'hui. Néanmoins, même modestes, ces innovations suffisent pour nous convaincre que les principes des explications traditionnelles, dans leur monotonie, reflètent plutôt les contraintes pesant sur notre imagination que celles qui limitent le foisonnement de la nature elle-même ».

La découverte des lois universelles comme les lois déterminées de Newton expliquant les orbites des planètes, fit partager l'espoir de découvrir de la même manière, les principes simples régissant l'histoire humaine. Mais les tentatives de bâtir une anthropologie "newtonienne", tombèrent dans les pièges de l'anthropologie naïve, car le savoir factuel dans

ce domaine était très restreint. Aussi, les auteurs utilisaient-ils les récits de voyage, le folklore, les jugements de sens commun, les œuvres des auteurs antiques qui mêlaient les rares observations concrètes aux récits imaginaires. Par conséquent, les connaissances stagnaient, car elles étaient trop empruntées de l'imaginaire traditionnel.

Comment, alors, distinguer les idées qui ont un rapport certain avec la réalité de celles qui ne sont issues que de l'imaginaire ? Comme le dit Stoczkowski (1994) : « La réponse, chacun l'aura déjà deviné, est aussi simple que la question : le seul moyen d'établir cette distinction est la confrontation des conjectures à la réalité empirique sur laquelle elles s'articulent.

Si le précepte paraît simple, son application l'est beaucoup moins. Les assertions sur la vie de nos ancêtres ne peuvent pas être confrontées directement aux objets fossiles. Un rapprochement ne s'effectue qu'à travers la comparaison des hypothèses, fruits d'un raisonnement, avec les propositions qui résultent elles-mêmes d'un autre raisonnement, celui-ci aboutissant à une interprétation des fossiles. La thèse selon laquelle les hominidés chassaient n'est pas justifiée par le simple fait que les archéologues ont découvert quelques outils des hominidés mêlés à des ossements d'animaux ; elle est confrontée à une inférence qui, partant de cette trouvaille, l'interprète, en s'appuyant sur l'idée que les ossements fossiles accompagnés d'outils représentent les carcasses des animaux tués par les producteurs des outils. Cette interprétation, et d'autres du même genre dont les ouvrages d'archéologie sont remplis, semble, à première vue, évidente, ainsi ne faut-il pas s'étonner du nombre d'archéologues convaincus que la lecture des vestiges fossiles est une démarche toute naturelle qui n'exige aucun savoir particulier.

Le développement des recherches actualistes, dont les résultats sont aujourd'hui nombreux, illustre bien les difficultés de la validation empirique et les limites que cette exigence impose, si elle est prise au sérieux, dans la production des conjectures. Contentons-nous ici d'un exemple, celui du scénario de Glynn Isaac, qui attribue le rôle clé dans l'hominisation à l'émergence de la division sexuelle du travail et du partage de la nourriture.

Bien que cette conception reste fondée sur un schéma assez classique, Isaac était un des rares auteurs qui tentaient de prévoir comment les hypothèses avancées, ou du moins certaines d'entre elles, se traduisent dans le code des vestiges fossiles. Selon Isaac, la double alimentation carnée et végétale des hominidés, que l'on infère à partir de données archéologiques, aurait dû impliquer la répartition sexuelle du travail en chasse masculine et cueillette féminine, cette division entraînant à son tour le partage de la nourriture.

Le fondement du raisonnement est le suivant : les mâles, dit Isaac, devaient s'aventurer loin pour chasser, tandis que les femelles collectaient les végétaux près des campements ; en conséquence, le partage ne pouvait se pratiquer que dans les sites de base, où les membres des groupes se réunissaient. Les concentrations d'ossements d'animaux, accompagnés d'artefacts en pierre, devraient constituer la trace archéologique indélébile de ces camps et des échanges qui s'y pratiquaient. Glynn Isaac considérait que certains sites d'Olduvai répondent bien à cette caractéristique, et il voyait là une confirmation de sa conception de la division du travail, du transport de la nourriture et du partage dans les campements de base. Le point essentiel de ce raisonnement, passé sous silence dans les premiers textes d'Isaac, est la présupposition que toute concentration d'ossements et d'artefacts en pierre témoigne de la chasse et du transport des carcasses d'animaux par les hominidés.

Depuis la première publication de cette conception, on a vu se développer les recherches qui tendent à établir le savoir de référence nécessaire à une lecture plus sûre des informations offertes par les concentrations d'ossements — recherches conduites, entre autres, par les disciples d'Isaac et grâce à son inspiration. Les résultats sont déjà riches d'enseignements. On

a constaté que les accumulations de restes d'animaux peuvent se former sous la seule action de divers facteurs naturels: comme le transport par l'eau, ou les cataclysmes (épidémies, sécheresses), capables de provoquer la mort de nombreux individus rassemblés autour d'une source d'eau. D'autre part, s'il est vrai que les activités de chasse contribuent largement à modeler des concentrations similaires, on ne peut pas oublier que les hominidés n'étaient pas les seuls à chasser et que les animaux charognards transportent et accumulent aussi leurs proies. Ainsi, les hyènes apportent les carcasses ou leurs morceaux à leurs sites de base (que les zoologistes appellent dents), et les lions ont l'habitude de traîner les proies à l'ombre des arbres, pour les manger à l'abri du soleil. On a aussi constaté que le transport de la viande au site de base ne va pas nécessairement de pair avec le partage de la nourriture. Quant aux outils en pierre, mêlés à des restes d'animaux, leur présence peut aussi bien s'interpréter comme la trace d'un groupe humain arrêté pour un temps à l'endroit d'un banquet de prédateurs survenu des centaines d'années plus tard ou plus tôt. Cette multitude d'interprétations perturbe la logique "naturelle" du raisonnement initial qui identifiait toute concentration d'ossements et d'artefacts à un campement-base des humains.

Avec le temps, G. Isaac lui-même en convint, entrevoyant clairement une liste de lectures possibles auxquelles se prêtent de tels vestiges. La voici, pour mémoire :

- 1) Une accumulation naturelle d'ossements associés accidentellement à des outils d'hominidés :
 - la) ossements accumulés par l'eau,
 - lb) ossements accumulés à la suite d'extinctions dues aux facteurs autres que la prédation (épidémies, sécheresses, etc.),
 - lc) ossements accumulés par les animaux.
- 2) Une juxtaposition accidentelle de différentes concentrations d'ossements accumulés séparément par des carnivores et par les hominidés.
- 3) Une accumulation de restes animaux par des prédateurs ou par des charognards, réutilisés ultérieurement par les hominidés-charognards.
- 4) Des traces de l'acquisition de la viande par les hominidés charognards à l'emplacement de la mort naturelle des animaux
- 5) Un campement de base avec des carcasses apportées par les hominidés (5' : chasseurs, 5" : charognards)
 - 5a) pour la consommation individuelle,
 - 5b) pour nourrir les enfants,
 - 5c) pour le partage général.

L'exemple montre bien que même l'interprétation d'un fait archéologique relativement simple est loin d'être facile, et le bon sens ne rend pas grand service. La lecture spontanée est encline à lui attribuer une signification unique, allant, comme par hasard, dans le sens de l'hypothèse qui devait être dans cette confrontation mise à l'épreuve ; il est facile de fabriquer ainsi, inconsciemment sans doute, une "confirmation".

Pour entreprendre une véritable validation, il est nécessaire d'établir un système d'interprétations fondées sur les observations plus fines des vestiges archéologiques : il faut commencer par ne plus parler des accumulations d'ossements en général, et apprendre à en distinguer différents types, chacun reconnaissable à des indices particuliers sur lesquels le déchiffrement des vestiges matériels pourrait s'appuyer. Les recherches sur les principes interprétatifs utiles dans l'étude des sites du Plio-Pléistocène africain sont menées depuis les années soixante-dix ; C.K. Brain en fut précurseur, bien que la véritable taphonomie fût pratiquée déjà au XIX^e siècle : le Révérend William Buckland (1784-1856), titulaire de la chaire de géologie à l'université d'Oxford, avait alors entrepris l'observation des hyènes au jardin zoologique d'Exeter, étudiant leur manière de briser et de broyer les os, afin d'utiliser

ensuite ces données dans l'interprétation des fragments d'ossements fossiles de la grotte Kirkdale.

Aujourd'hui, la tâche principale de ce type de recherches consiste à établir, à travers les observations "actualistes", le répertoire des traces qui permettent de séparer les concentrations d'ossements laissées par les hominidés de celles qu'il faut attribuer plutôt aux animaux ou à différents facteurs naturels. On connaît déjà la caractéristique majeure des assemblages osseux qui se forment aux lieux de la mort naturelle des animaux. Il existe des données assez complètes sur la sélection d'ossements pratiquée par les léopards, lions, hyènes et chacals. Ces informations ont pu être comparées à celles que l'on a recueillies sur les différentes manières de traiter les carcasses par les chasseurs-cueilleurs actuels. Dans les deux cas, l'usage sélectif de différentes parties des carcasses laisse une trace dans la composition des assemblages d'ossements qui s'accumulent sur les sites. Ces indices permettent non seulement de juger des rôles respectifs des animaux et des hominidés dans la formation des vestiges fossiles trouvés aux mêmes endroits, mais aussi d'en inférer des informations sur le type d'acquisition de la viande (par exemple chasse *versus* charognage). On étudie également les traces de découpe que les outils des hominidés pouvaient marquer sur les ossements, ainsi que les stries et les cassures laissées par les dents des carnivores ; ou encore certaines altérations particulières sur les os, où l'on aurait pu voir, à tort, des incisions et des cassures intentionnelles, mais qui semblent être, en fait, soit le résultat d'un piétinement par des animaux à sabots, soit les marques laissées au cours des fouilles par les outils des archéologues. Notons enfin les expériences avec les assemblages artificiels de matériel osseux et lithique, placés dans un milieu de savane pour étudier les processus de sédimentation et d'érosion qui transforment, au fil des années, l'inventaire des objets laissés sur un site dans ce type d'environnement.

Le savoir de référence ainsi accumulé forme une base de connaissances factuelles qui oblige à revenir sur certaines interprétations anciennes. Par exemple, l'assemblage osseux d'un des sites d'Olduvai, attribué autrefois aux hominidés, correspond bien aux caractéristiques des accumulations d'ossements observées dans les "campements" des hyènes à Amboseli Park (Kenya). L'analyse des incisions et des traces de dents sur les ossements provenant de certains autres sites à Olduvai, indique qu'il s'agit probablement de dépôts communs laissés par des carnivores et des hominidés-charognards. Ces interprétations sont parfois l'objet de controverses : leur caractère provisoire est évident et les auteurs engagés dans ces polémiques sont les premiers à le souligner. Cependant, ce qui est nouveau et remarquable c'est que les discussions se déroulent cette fois sur le terrain d'un savoir de référence concret, maîtrisable et susceptible d'être mis en défaut ou, au contraire, affiné grâce à la confrontation aux résultats de nouvelles études actualistes.

Dès lors, l'optique des nouvelles recherches se modifie par rapport aux travaux antérieurs. On parle beaucoup moins des règles de la vie sociale ou économique, beaucoup plus de la sédimentation du matériel osseux et lithique, des traces que les dents laissent sur les os ou de celles que des os laissent sur les dents ; on discute donc plus des principes simples de la mécanique (par exemple tracéologie dentaire ou lithique) que des lois de la culture en général, naguère si prisées, changements que certains chercheurs comprennent encore mal, étonnés que l'on puisse *se passionner pour le traitement des ossements par l'homme préhistorique* ».

Stockzkowski (1994) pose ensuite la question de l'influence de l'anthropogénèse.

« Des voix se font entendre, répétant avec foi et obstination, telle une conjuration, que l'abondance croissante des fossiles et le progrès des méthodes d'interprétation pourront

combler pour de bon les lacunes de notre connaissance. Le problème semble pourtant plus compliqué.

Revenons à l'exemple du scénario d'Isaac. Ses assertions au sujet des accumulations d'ossements et de produits en pierre faisaient à l'origine partie d'un raisonnement dont la forme schématique était la suivante :

- I. SI double alimentation carno-végétale,
ALORS division sexuelle du travail ;
- II. SI division sexuelle du travail,
ALORS partage de la nourriture
- III. SI division sexuelle du travail,
ALORS campements-bases ;
- IV. SI partage de la nourriture,
et SI campements-bases,
ALORS transport de la nourriture aux campements de base ;
- V. SI transport de la nourriture aux campements de base,
et SI alimentation carnée,
ALORS concentrations d'ossements d'animaux comme vestiges des
campements de base.

Le reste du raisonnement, que je résume, supposait une influence de la division du travail sur le développement de la vie sociale, elle-même responsable ensuite de la genèse du langage. Seule la séquence V établit une liaison entre les phénomènes que l'on peut inférer à partir des vestiges archéologiques ou paléontologiques. Les autres inférences mettent en jeu ou bien un élément "observable" (dont les traces peuvent se conserver parmi les vestiges fossiles) avec un "inobservable" (manque d'indices fossiles) [I, III, IV], ou bien parlent uniquement de phénomènes "inobservables" [II]. Or, même si les vestiges fossiles étaient beaucoup plus abondants qu'ils ne le sont aujourd'hui, et leur lecture plus perfectionnée encore, on ne pourrait valider qu'une seule et unique assertion d'un tel scénario. Nous sommes en mesure de déterminer seulement ce que nos ancêtres mangeaient et, parfois, comment ils se procuraient la nourriture et s'ils la transportaient aux camps de base. Mais nous ne pouvons pas savoir s'ils transportaient cette nourriture pour la partager, ni s'ils pratiquaient une division sexuelle du travail, ni quelles en étaient les conséquences pour la vie sociale et pour l'usage de la parole. Les données factuelles ne permettent de contrôler que l'étage le plus bas des hypothèses ; le reste, toujours fondé sur le mirage de "lois générales" de la culture, demeure invérifiable.

Bien que de nouvelles découvertes nous attendent et que les méthodes de leur analyse ne cessent de s'améliorer, il ne faut pas espérer que toute question trouve réponse. Notre savoir sur les commencements de l'humanité s'appuie sur de pauvres traces épargnées par le temps, uniques repères qui permettent de distinguer — pour utiliser la bonne formule de Buffon — *"entre ce qu'il y a de réel dans un sujet de ce que nous y mettons d'arbitraire en le considérant"*. Comme ces vestiges sont rares et fragmentaires, seule une petite partie de nos conjectures se prête à un examen empirique. Une meilleure connaissance de l'anthropogenèse paraît donc possible, si l'on entend par là une connaissance mieux fondée, mais non pas nécessairement plus vaste (Stockzkowski, 1994) ».

Stockzkowski (1994) conclut son étude de la manière suivante :

« Il serait naïf de croire que la plupart des conjectures actuelles, raisonnables et plausibles, se prêtent tôt ou tard à l'épreuve des faits, et que nous soyons capables de

discourir, à la manière de scénarios traditionnels, de ces fameuses "causes" sur lesquelles la science a tant de mal à se prononcer, au-delà des corrélations qui l'occupent. On est frappé à cet égard par les efforts constants et presque désespérés de l'anthropologie qui tente, depuis longtemps, de répondre aux questions posées jadis par la pensée mythique, questions si mal adaptées aux contraintes de la vérification qu'il est difficile d'imaginer qu'on pourrait les traiter selon les règles du jeu scientifique. Si l'anthropologie doit s'arracher à sa tradition naïve, ce ne peut être qu'au prix incommode d'abandonner une partie de ses interrogations traditionnelles, pour ne retenir que les problèmes que la démarche empirique est en mesure d'aborder. Le jeu scientifique a ses principes, et il faut se résigner à l'idée qu'en s'y pliant, on perd l'illusion rassurante qui nous fait croire que tout événement du passé peut être expliqué. La science ne vise pas, à l'inverse des mythes, l'explication à tout prix ; son ambition est plutôt d'établir un accord, empiriquement contrôlable, entre le monde et les visions que nous en formons ; aussi ce jeu particulier doit-il se limiter à des parties où son objectif peut être atteint ».

ANNEXE 22 : DEVELOPPEMENT EMBRYO-FŒTAL

Stades Carnegie du développement embryonnaire.

Stade 1 : 1^{er} jour : fertilisation, noyaux polaires

Stade 2 : 3^{ème} jour : séparation, morula, compaction.

Stade 3 : 4^{ème} jour : blastocyte et blastocoele, disque embryonnaire, trophoblaste et embryoblaste.

Stade 4 : 5^{ème}-6^{ème} jours : syncytiotrophoblaste, cytotrophoblaste, ectoderme amniotique.

Stade 5 : 7^{ème} – 12^{ème} jours : implantation, disque germinal bilaminaire, vésicule vitelline, cavité amniotique.

Stade 6 : 13^{ème} – 15^{ème} jours : ligne primitive, gouttière primitive, villosités choriales, vésicule vitelline secondaire.

Stade 7 : 15^{ème} – 17^{ème} jours : gastrulation, plaques neurales, début de l'hématopoïèse, notochorde.

Stade 8 : 17^{ème} – 19^{ème} jours : ligne primitive.

Stade 9 : 19^{ème} – 21^{ème} jours : gouttière neurale, replis neuraux, septum transversum, placode, cœur primitif.

Stade 10 : 21^{me} – 23^{ème} jours : 1er et 2ème arc branchial, boucle cardiaque, mésoderme intermédiaire.

Stade 11 : 23^{ème} – 26^{ème} jours : sinus veineux, canal mésonéphrique.

Stade 12 : 26^{ème} – 30^{ème} jours : bourgeons des membres supérieurs.

Stade 13 : 28^{ème} – 32^{ème} jours : septum primum, foramen primum.

Stade 14 : 31^{ème} – 35^{ème} jours : bourgeon urétérique.

Stade 15 : 35^{ème} – 38^{ème} jours

Stade 16 : 36^{ème} – 42^{ème} jours

Stade 17 : 42^{ème} – 44^{ème} jours

Stade 18 : 44^{ème} – 48^{ème} jours : septum secundum

Stade 19 : 48^{ème} – 51^{ème} jours

Stade 20 : 51^{ème} – 53^{ème} jours

Stade 21 : 53^{ème} – 54^{ème} jours

Stade 22 : 54^{ème} – 58^{ème} jours

Stade 23 : 56^{ème} – 60^{ème} jours

La chronologie du développement des embryons de vertébrés se déroule selon un système standardisé de 23 stades, les stades Carnegie auxquels on a attribué un numéro de 1 à 23, du jour 1 (stade 1.1) aux jours 56 à 60 (stade 1.23), l'ensemble constituant le stade 1, les jours reflétant les jours depuis la dernière ovulation avant la grossesse. Les stades suivants, après 60 jours, se déroulent chez le fœtus. On leur donne des numéros, de 2 à 8. Chaque stade est subdivisé en plusieurs parties. Les stade 8 ou H correspond au dernier mois de la gestation, juste avant la naissance, le stade 7 étant le mois précédent. Le stade 7f correspond aux 8/10 de la gestation.