

BIBLIOGRAPHIE

B. Zygelman,
**A First Introduction
to Quantum Computing
and Information**,
Springer, 2018.

P. Senellart et al.,
**High-performance
semiconductor quantum-
dot single-photon
sources**, *Nature
Nanotechnology*, vol. 12,
pp. 1026-1039, 2017.

M. A. Nielsen et I. L. Chuang,
**Quantum Computation
and Quantum Information**,
Cambridge University
Press, 2010.

D. Mermin, **Calculs
et algorithmes quantiques**,
EDP Sciences
et CNRS Éditions, 2010.

développer l'ordinateur quantique, les simulateurs, les communications et les capteurs quantiques, tout en maintenant un effort de recherche fondamentale. Cet investissement financier n'est finalement pas énorme, si l'on songe que la somme va se répartir sur l'ensemble de la communauté européenne. L'attribution des financements est démocratique, ce qui a du bon, mais cela empêche de concentrer l'investissement dans les projets les plus avancés. Personnellement, pour le moment, j'ai demandé dans ce cadre le financement de deux projets de recherche, mais je n'ai rien obtenu... Je n'ai pas été assez convaincante.

Il semble donc que la cavalerie européenne arrive, sans trop se presser... Comment cela se passe-t-il ailleurs ?

Je connais par exemple le cas des Chinois. En 2017, ils ont déjà secoué la communauté quantique internationale en mettant en œuvre une communication quantique depuis un satellite, alors que l'idée de faire cela avait été poussée en Europe, notamment par Anton Zeilinger, de l'université de Vienne. Les Chinois déploient déjà un réseau de communications quantiques sur des milliers de kilomètres. Au fil de nos progrès sur les sources de photons uniques, qui nous ont permis de relancer les travaux sur l'ordinateur optique, des équipes chinoises se sont engouffrées dans cette filière. Elles avancent extrêmement vite, sont fortes, ont de gros effectifs et n'ont apparemment pas de limites aux moyens qu'elles peuvent demander... Depuis peu, le chef de l'une de ces équipes explique dans les conférences que la Chine va démontrer l'avantage d'un ordinateur quantique par rapport aux plus gros calculateurs classiques grâce la technologie optique. Clairement, les Chinois ont mis un grand coup d'accélérateur sur les technologies quantiques.

Pour autant, l'ordinateur quantique est-il un objectif réaliste ? Pensez-vous que l'on arrivera

à intriquer des millions de qubits et que l'on saura maintenir la cohérence quantique assez longtemps pour effectuer de gros calculs ? Certains physiciens éminents, le Prix Nobel Serge Haroche notamment, ont déjà avancé l'idée que cela pourrait rester une utopie...

Comme tous les physiciens qui travaillent à maîtriser les effets quantiques subtils – l'intrication, la décohérence – pour rendre possible le calcul quantique, je vois l'énormité des obstacles à franchir et ils m'intimident. Quand j'y pense, j'ignore ce qui va se passer. Mais ça, c'est de la pensée linéaire, alors que nous sommes, avec tout ce qui est technologique, dans un domaine non linéaire, où l'on avance par des ruptures, comme l'illustrent les progrès permis par nos nouvelles sources de photons uniques.

Vos confrères pensent-ils comme vous ?

En 2015, j'ai participé aux États-Unis à un séminaire de réflexion sur la construction des futurs réseaux quantiques, où étaient invités des physiciens développant comme moi les composants quantiques, des théoriciens des réseaux quantiques et des gens des grandes entreprises de télécommunication, qui ont vécu la révolution de l'Internet à haut débit. Quand ils nous ont entendus rivaliser de prudence en évoquant nos difficultés pour avancer, leur message a été : « Mais arrêtez de vous prendre la tête ! Vous verrez. » De fait, même si l'on m'avait dit il y a dix ans que mon domaine ressemblerait à ce qu'il est aujourd'hui, je n'y aurais pas cru. Si l'on se rappelle où en étaient les télécommunications dans les années 1960, quand des opératrices connectaient les gens à l'aide de fiches dans des standards téléphoniques, est-ce que quelqu'un de cette époque aurait cru qu'aujourd'hui nous aurions tous à la main un petit ordinateur supercommunicant, capable de télécharger sans contact des films en quelques secondes, de synchroniser son horloge, de se connecter à un réseau mondial appelé Internet, de faire calculer à distance un trajet, de payer, etc. ?

Nous pouvons donc croire aux ordinateurs quantiques ?

Comment dire ? Le chemin que nous avons suivi pour aller du stade où nous en étions à l'époque des communications par sémaphores, au XVIII^e siècle, à celles de notre quotidien a aussi été une succession de promesses faites, d'échecs à les satisfaire, puis d'inventions d'alternatives ouvrant sur de nombreuses possibilités auparavant insoupçonnées. J'ai l'impression que dans la quête de l'ordinateur quantique, la même chose se passe... à un rythme effréné. ■

**Propos recueillis
par François Savatier**

**Les équipes chinoises
avancent très vite pour
démontrer l'avantage de
l'ordinateur quantique**

L'UNIVERS AVANT LE BIG BANG

- 7 dossiers rédigés par des chercheurs et des experts sur le sujet
- Une lecture adaptée sur écrans

3,99 €



Les *Thema* sont une collection de hors-séries numériques. Chaque numéro contient une sélection des meilleurs articles publiés dans *Pour la Science* sur une thématique.

Dans la collection *Thema* découvrez aussi



**Commandez et téléchargez
les numéros en pdf**



Pour lire votre numéro, rendez-vous dans votre compte client



boutique.pourlascience.fr/tous-les-numeros/thema.html

Numéro
500

Depuis que, il y a cent soixante ans, Darwin a posé les bases de la théorie de l'évolution, celle-ci n'a cessé d'évoluer. Au départ construite à partir de descriptions de zoologie, botanique et paléontologie, elle s'est peu à peu rapprochée de la génétique, de l'embryologie et, plus récemment, de la génomique, de l'épigénétique et même de l'écologie. Chaque discipline a ouvert de nouveaux horizons, révélant un matériel génétique très dynamique, bien plus qu'on ne le pensait. Brassage génétique, dérive aléatoire, transfert de gènes, transposons, contrôle épigénétique, influence de l'environnement... dessinent le nouveau visage de la théorie de l'évolution.

Le nouveau visage de la théorie de l'évolution

L'ESSENTIEL

> Au milieu du xx^e siècle, les résultats majeurs de la génétique ont servi à bâtir un cadre conceptuel explicatif de l'évolution biologique telle que décrite par la zoologie, la botanique et la paléontologie : la théorie synthétique de l'évolution.

> Au fur et à mesure des avancées, en particulier avec

l'émergence de la biologie moléculaire, ce cadre s'est considérablement enrichi.

> Depuis une dizaine d'années, certains biologistes souhaitent une « synthèse évolutive étendue ». L'intégration de nouvelles disciplines comme l'évo-dévo ou l'épigénétique paraît amplement justifiée.

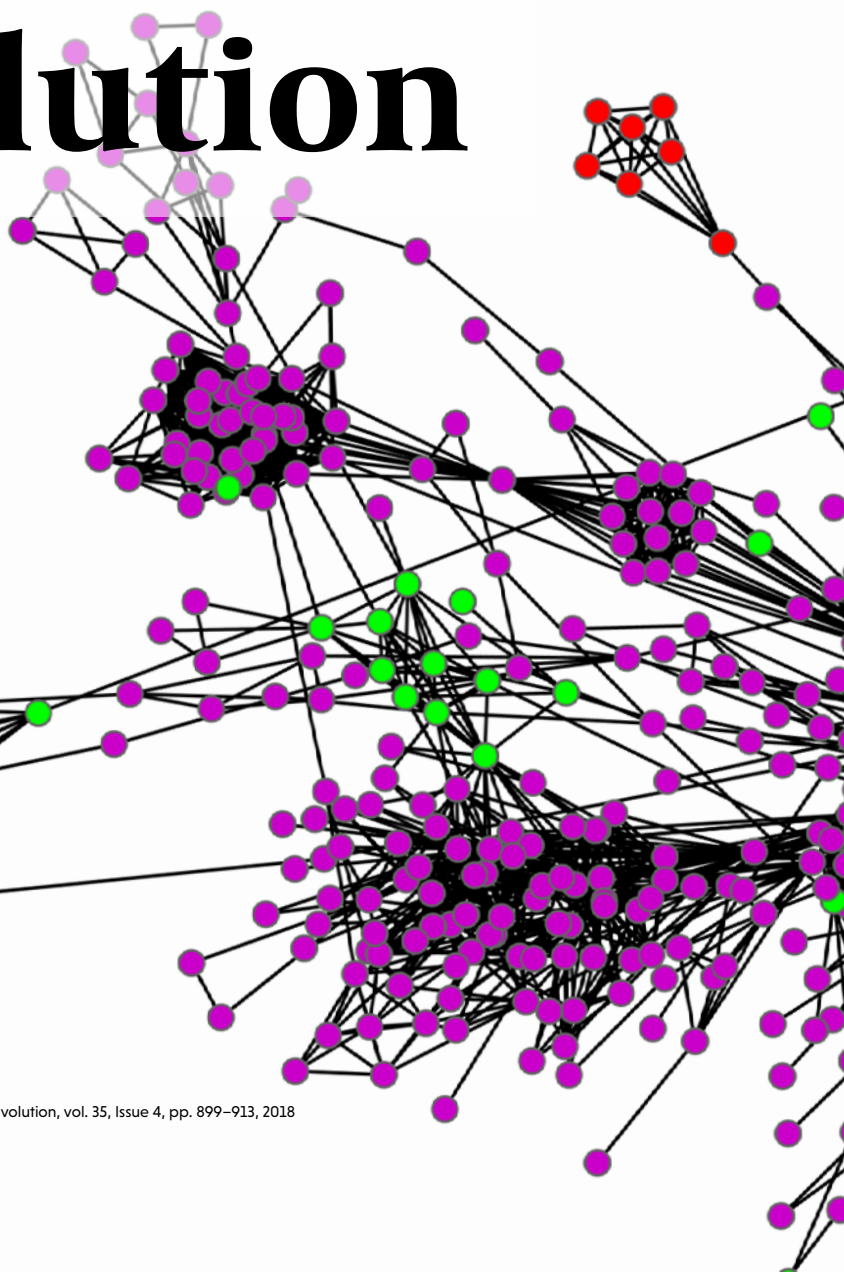
L'AUTEUR



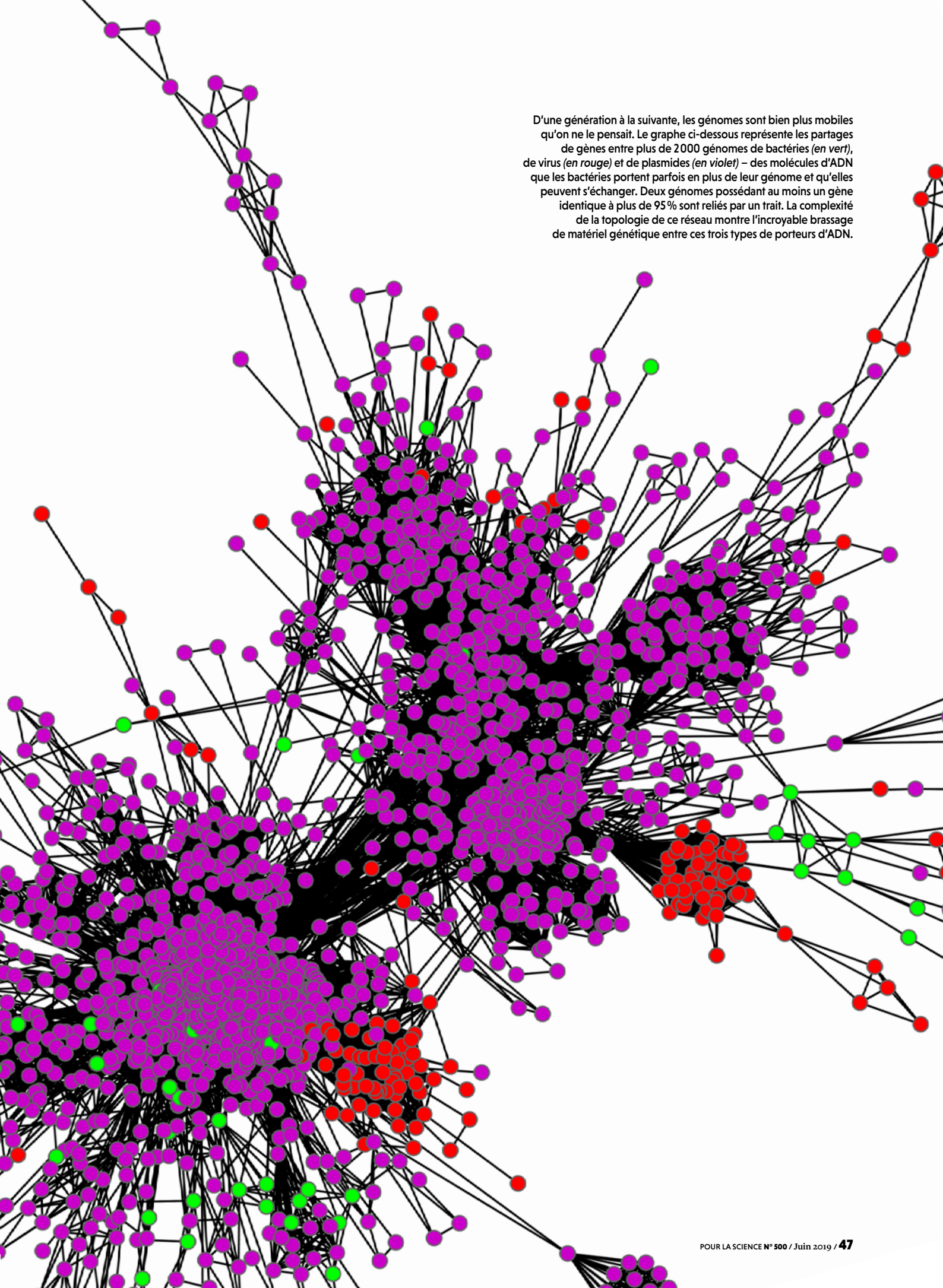
HERVÉ LE GUYADER
professeur émérite de biologie
évolutive à Sorbonne
Université, à Paris

Les mutations de la théorie de l'évolution

La théorie de l'évolution ne cesse d'évoluer depuis sa première formulation par Darwin, en 1859. Aujourd'hui, on s'aperçoit que d'un organisme à un autre, d'une génération à la suivante, le matériel génétique varie d'une façon que l'on ne soupçonnait pas il y a peu. Gigantesque Lego où tout est modulaire, il donne prise à la sélection naturelle... ou non.



D'une génération à la suivante, les génomes sont bien plus mobiles qu'on ne le pensait. Le graphe ci-dessous représente les partages de gènes entre plus de 2000 génomes de bactéries (en vert), de virus (en rouge) et de plasmides (en violet) – des molécules d'ADN que les bactéries portent parfois en plus de leur génome et qu'elles peuvent s'échanger. Deux génomes possédant au moins un gène identique à plus de 95 % sont reliés par un trait. La complexité de la topologie de ce réseau montre l'incroyable brassage de matériel génétique entre ces trois types de porteurs d'ADN.



« Rien n'a de sens en biologie, si ce n'est à la lumière de l'évolution », en version originale: *Nothing in Biology Makes Sense*

Except in the Light of Evolution. C'est par cet essai au titre devenu célèbre qu'en 1973, le généticien américain Theodosius Dobzhansky, un des fondateurs de la théorie synthétique de l'évolution, a répondu aux attaques créationnistes de l'époque. Plus de quarante ans plus tard, cette phrase est plus que jamais d'actualité. Comme la génétique, la théorie de l'évolution a envahi toutes les disciplines de la biologie, des plus anciennes, comme la classification, aux plus récentes, comme la génomique; décrypter un génome ne peut se faire que par les outils issus de la biologie évolutive. Enfin, de nombreuses applications, que ce soit en génétique humaine ou en lutte biologique, en découlent.

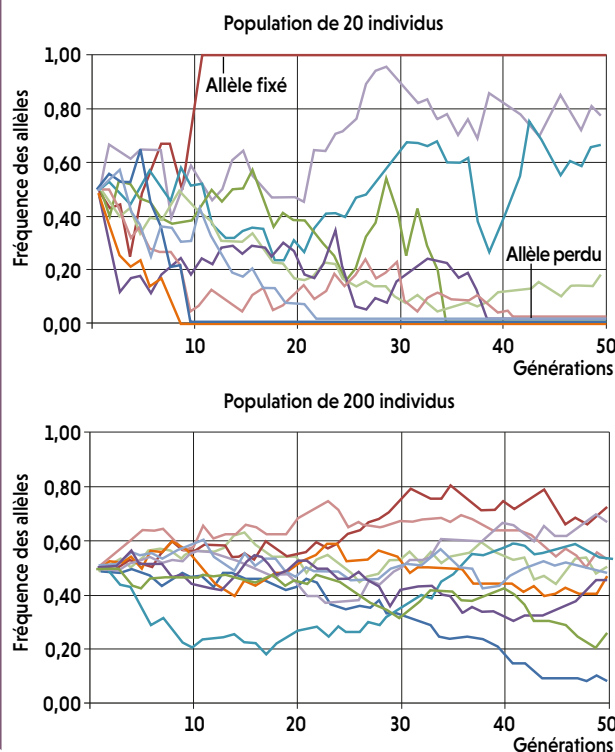
Notre vision de la théorie de l'évolution, cependant, a elle-même bien évolué ces dernières décennies, et Dobzhansky serait sans doute surpris. Le génome est beaucoup plus fluide qu'on ne le pensait: il subit au fil des générations bien plus de modifications que de simples mutations ponctuelles. Même la sélection naturelle est tombée de son piédestal: elle n'est plus le seul moteur de l'évolution, comme la théorie synthétique de l'évolution le postulait. Aujourd'hui, l'évolution est plutôt vue comme un processus multifactoriel ayant pour matière première l'étonnante plasticité du matériel génétique.

COMMENT CLASSER LE VIVANT ?

Pourtant, la théorie synthétique de l'évolution que Dobzhansky a contribué à élaborer avait déjà effectué une sérieuse avancée en accordant la théorie de l'évolution de Charles Darwin avec la génétique naissante. Darwin avait été le premier à répondre clairement, en 1859, dans *De l'origine des espèces*, aux deux questions fondamentales que se posaient les premiers transformistes tels que les philosophes Pierre Moreau de Maupertuis et Denis Diderot au XVIII^e siècle, puis le naturaliste Jean-Baptiste Lamarck à l'aube du XIX^e: quelle logique doit-on suivre pour établir une véritable classification naturelle des organismes vivants? Quels processus sont à la source de la transformation des organismes vivants? À la première, Darwin avait répondu par le principe de descendance avec modification: *descendance* des caractères héréditaires, qui sont transmis de génération en génération, et *modification* de ces caractères, qui peuvent acquérir un nouvel état, lui aussi héréditaire. Ce principe a pour corollaire l'existence d'une «généalogie» des espèces: la classification naturelle doit être le reflet de cette histoire, de ces apparentements que l'on fait émerger en décelant des caractères homologues, c'est-à-dire hérités d'un ancêtre commun.

LA PART ALÉATOIRE

On a longtemps cru que seule la sélection naturelle entraînait la fixation d'un allèle – un variant d'un gène – dans une population. La découverte de mutations neutres, sans effet particulier, mais elles aussi fixées, a remis en lumière la dérive génétique, proposée dès 1931, mais oubliée ensuite: par hasard, un allèle peut persister et s'installer dans une population. Un allèle neutre a besoin d'un nombre de générations égal à quatre fois l'effectif efficace (le nombre d'individus en âge de se reproduire) pour se fixer. En conséquence, plus la population est petite, plus il se fixe vite (voir la simulation ci-dessous). C'est ce qui se passe lors d'un effet fondateur, c'est-à-dire l'individualisation d'une petite population, par exemple après migration ou lors d'un goulot d'étranglement, quand une population se réduit considérablement après une épidémie.



Conjointement avec le naturaliste britannique Alfred Wallace, Darwin avait aussi proposé la sélection naturelle comme processus majeur de l'évolution: dans une même espèce, certains individus ont une plus grande descendance que d'autres, et donc leurs caractères sont plus (ou moins) représentés à la génération suivante, suivant les conditions de vie. En quelque sorte, l'environnement opère un tri parmi la diversité d'une même espèce. Darwin insistait sur le fait que la sélection naturelle n'était certainement pas le seul mécanisme de l'évolution. Toutefois, à une époque où la biologie était encore balbutiante, il ne pouvait guère aller plus loin. L'avancée déterminante a été réalisée lorsque les concepts majeurs de la génétique de la première moitié du XX^e siècle ont rejoint les déjà riches descriptions de la zoologie, de la botanique et de la paléontologie.

La génétique a pris son essor à l'aube du xx^e siècle avec la redécouverte des lois de l'hérédité du moine morave Gregor Mendel, en 1900, à laquelle s'était ajoutée la théorie des mutations, que le botaniste hollandais Hugo De Vries avait présentée à la même époque. Cette théorie donnait corps au principe de modification de Darwin: selon elle, cette modification était portée par des mutations – des variations qui se produisent par hasard, pour des raisons inconnues, et qui permettent l'évolution. Quelques années plus tard, l'embryologiste américain Thomas Morgan, un des fondateurs de la génétique, développa la théorie chromosomique de l'hérédité: il montra chez la drosophile que les gènes – les facteurs héréditaires – sont disposés le long des chromosomes et peuvent présenter différents états, ou allèles, qui expliquent la diversité héréditaire décrite par Darwin. À partir des années 1920 apparut aussi la génétique des populations, qui visait à appliquer les lois de la génétique mendélienne à l'échelle des populations. Mathématisée par les Britanniques Ronald Fisher et John Haldane, et l'Américain Sewall Wright, elle fournissait un moyen de modéliser l'évolution spatiotemporelle des fréquences des gènes au sein des populations d'organismes vivants, y compris sous l'action de la sélection naturelle.

JOINDRE LA GÉNÉTIQUE À LA THÉORIE DE L'ÉVOLUTION

C'est ainsi qu'entre les années 1935 et 1950, on assista, entre les idées darwiniennes et ces résultats majeurs, à une synergie qui semblait expliquer les observations des zoologistes, botanistes et paléontologues férus d'évolution. Et c'est à cette même époque que Dobzhansky, l'anatomiste Julian Huxley, l'ornithologue Ernst Mayr, le paléontologue George Simpson, le botaniste George Stebbins et d'autres ont formulé la théorie synthétique de l'évolution.

Elle reposait sur deux données essentielles. D'une part, l'adaptation des organismes est la conséquence du tri de la variation génétique par la sélection naturelle, et cette dernière est la cause principale de l'augmentation de la valeur sélective des organismes – de leur aptitude à survivre et à se reproduire. D'autre part, les changements héréditaires – ou mutations – ne sont pas dirigés de manière adaptative: ils ne visent pas *a priori* à faciliter la survie. Néanmoins, en affectant les mécanismes à la base de la biochimie, de la physiologie et du développement des organismes vivants, ils sont à la source de la variation de leurs caractères. En d'autres termes, de tels changements n'apparaissent pas pour résoudre un problème ou favoriser des organismes, mais surviennent indépendamment d'un environnement qui, *a posteriori*, va les sélectionner positivement ou négativement.

Suivant la génétique des populations, le processus de base de l'évolution biologique

était à chercher non au niveau de l'individu, mais à celui de la population, car il y occasionnait, de génération en génération, un changement des fréquences des variations héréditaires, c'est-à-dire un changement dans les proportions des différents variants d'un même facteur héréditaire au sein de la population. Malgré la diversité de leurs disciplines d'origine, les fondateurs de la théorie synthétique de l'évolution adossaient leur pensée autour de ce processus. Les généticiens comme Dobzhansky y voyaient un changement des fréquences d'allèles (ou variants) d'un ou de plusieurs gènes. Les zoologistes comme Mayr ou paléontologues comme Simpson, qui se penchaient surtout sur les organismes (des phénotypes pour le généticien), considéraient explicitement que les variations des caractères qu'ils observaient dans une population étaient sous-tendues par des changements de fréquences alléliques survenus dans les générations précédentes. C'est pourquoi ils ➤



Rien n'a de sens en biologie si ce n'est à la lumière de l'évolution

Theodosius Dobzhansky (1900-1975), généticien

> ont pu résumer la théorie synthétique de l'évolution suivant quelques propositions qui ont structuré un nouveau cadre conceptuel.

La première proposition définissait le gène, porté par le chromosome, comme base de l'hérédité. Rappelons que les généticiens ont manié le concept de gène pendant un demi-siècle sans en connaître la nature. Celle-ci n'a été révélée qu'en 1953, grâce à la description de la structure de l'ADN. La deuxième proposition concernait les variations héréditaires: elles sont le résultat de mutations individuelles. Elles surviennent aléatoirement parce qu'elles ne résultent pas d'un besoin, d'un avantage pour l'adaptation, c'est-à-dire pour l'intégration de l'organisme dans son environnement. Ainsi, c'est « par hasard » qu'une mutation entraîne un changement phénotypique bénéfique ou délétère, donnant secondairement prise à la sélection.

Une autre proposition précisait les modalités des changements de fréquences alléliques. Les fréquences des variants héréditaires dépendent de trois facteurs: le taux des mutations, les flux de gènes entre populations et la sélection naturelle. Par sélection naturelle, on entend l'ensemble des paramètres qui influent sur la taille de la descendance des organismes, une sélection positive entraînant une nombreuse descendance. Comme c'est la seule cause directionnelle d'un changement adaptatif, les évolutionnistes de l'époque la voyaient comme source de progrès, sous-entendant que le nouvel état est « mieux » que l'ancien. Remarquons que la dérive génétique, une modification aléatoire des fréquences alléliques (voir l'encadré page 48), bien que postulée dès 1931 par Sewall Wright, avait été laissée de côté par les fondateurs de la théorie synthétique.

Une proposition, enfin, définissait les espèces: les espèces d'organismes sexués sont des groupes de populations isolés de leurs congénères d'un point de vue reproductif, en général géographiquement. Elles évoluent alors graduellement et les changements phénotypiques que l'on peut observer entre espèces apparentées correspondent à la somme de changements produits au cours des temps géologiques.

Les zoologistes, botanistes et paléontologues se sont saisis de ce cadre théorique pour proposer une marche graduelle du vivant, progressant de grade en grade vers une meilleure adaptation, suivant une vision ô combien anthropomorphique. Par exemple, la séquence des grades poisson > batracien > reptile > mammifère était vue comme une amélioration continue de la conquête du milieu terrestre. Différents concepts sur la logique de la classification et les mécanismes de l'évolution sont ensuite venus corriger, affiner et compléter cette première et louable tentative de synthèse.

Sous l'impulsion de l'entomologiste allemand Willi Hennig, dont les idées se sont

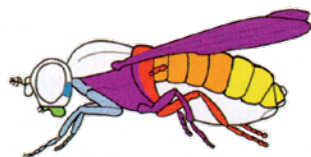
propagées dans les années 1960, la cladistique – la science des classifications du vivant – a exploité de manière rigoureuse le principe de descendance avec modification, menant à des phylogénies (du grec *phulon* – lignée – et *genesis* – genèse –, c'est-à-dire des arbres racontant la genèse de lignées) fondées exclusivement sur la recherche de parenté. On a rassemblé les espèces en une imbrication de groupes monophylétiques, c'est-à-dire d'arbres comportant un ancêtre commun et l'ensemble de ses descendants.

UNE NOUVELLE CLADISTIQUE

Lors de la construction de la phylogénie, on ne tient désormais compte que de l'état dérivé, récent, d'un caractère, et on laisse de côté l'état ancestral dont il est dérivé. Par exemple, si l'on étudie les primates, on constate que certains ont deux os frontaux, d'autres n'en ont qu'un seul. Or nombre d'autres mammifères ont aussi deux os frontaux, ce qui suggère que ce caractère est hérité d'un ancêtre commun aux primates et à nombre d'autres mammifères. Il s'agit donc d'un caractère primitif partagé – d'un état ancestral du caractère « os frontal ». Et les primates qui n'ont qu'un seul os frontal présentent un état dérivé: la fusion des deux os en un seul. Cette innovation qui leur est propre permet de rassembler tous ces primates en un groupe monophylétique, les simiiformes.

La cladistique a ainsi révélé des parentés cachées. Par exemple, les crocodiles et les oiseaux partagent des caractères exclusifs – des innovations que n'ont pas les squamates (lézards, varans, iguanes, serpents...). Ainsi, la cladistique rapproche les crocodiles et les oiseaux au sein des archosaures, alors qu'auparavant, les crocodiles étaient classés dans les reptiles avec les squamates à cause notamment de leur ressemblance morphologique générale, qui n'est autre qu'un caractère ancestral. Démontant la classification par grades (l'oiseau n'est pas un reptile qui a franchi un saut adaptatif en se mettant à voler, et ne constitue donc pas une classe à part), la cladistique a par ailleurs montré que la notion de progrès est obsolète, chaque espèce étant aussi évoluée qu'une autre. En effet, à un moment donné, elles sont toutes les résultats d'un même temps évolutif. Les hiérarchiser relève donc d'une opération subjective hors du cadre scientifique.

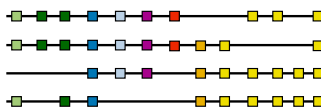
Si la cladistique a été d'une grande utilité pour critiquer les classifications générales incluant les fossiles, à partir des années 1990, elle a très vite été supplantée par les phylogénies moléculaires pour les organismes actuels. De fait, l'essor fulgurant de la biologie moléculaire a été à la source de nombreuses avancées en biologie évolutive. Tout d'abord, elle a apporté nombre de nouveaux caractères à comparer: des mutations sur des gènes, partagées ou non par les organismes comparés, ce qui



Gènes de la mouche



Gènes humains



LES GÈNES HOMÉOTIQUES

Ces gènes du développement (au centre, en couleur, situés sur un chromosome chez la mouche, et sur quatre chez l'humain) forment des complexes que l'on retrouve chez la plupart des animaux. Ils s'expriment de façon similaire dans toutes les espèces, le long de l'axe du corps, et dans le même ordre que celui de leur position sur le chromosome.

permet de déterminer leurs liens de parenté et conduit à des phylogénies de plus en plus fiables. Aujourd'hui, les séquençages d'ADN étant de plus en plus rapides et de moins en moins onéreux, ce sont même les génomes entiers qui sont utilisés en phylogénomique. Mais la cladistique n'est pas oubliée: si les caractères morphoanatomiques ne sont plus utilisés pour construire les phylogénies, sa logique permet de suivre l'évolution de ces caractères sur des phylogénies moléculaires. Et en particulier de démasquer des apparitions multiples d'un même événement (convergence). On a ainsi compris que la sociabilité s'est réalisée plusieurs fois indépendamment chez les abeilles. De même, la logique de la cladistique a prouvé que, chez les animaux, l'œil s'est construit de manière convergente, bien qu'empruntant à chaque fois les mêmes gènes de développement. Par le même type de raisonnement, une équipe de l'université de Bergen, en Norvège, vient par ailleurs de mettre fortement en doute l'homologie des chaînes nerveuses des animaux à symétrie bilatérale (bilatériens). L'expression des gènes de développement qui spécifient la polarité dorso-ventrale semble montrer que l'organisation d'une chaîne nerveuse serait apparue

indépendamment chez les vertébrés, les annélides et les arthropodes. Tout cela demande vérification, mais une telle hypothèse avérée remettrait en cause la manière dont les zoologistes voient actuellement l'évolution animale.

Le séquençage des génomes a par ailleurs amené une connaissance approfondie de la mutation, révélant un monde d'une extraordinaire mobilité. La variation héréditaire n'est plus seulement la mutation ponctuelle d'un constituant unique de l'ADN – un nucléotide – comme on l'imaginait auparavant, mais peut correspondre à des accidents du génome de plus ou moins grande taille: duplications de parties de gènes, de gènes entiers, de chromosomes entiers, voire de génomes entiers (polyploidie); déplacement de portions de gènes, de segments chromosomiques...

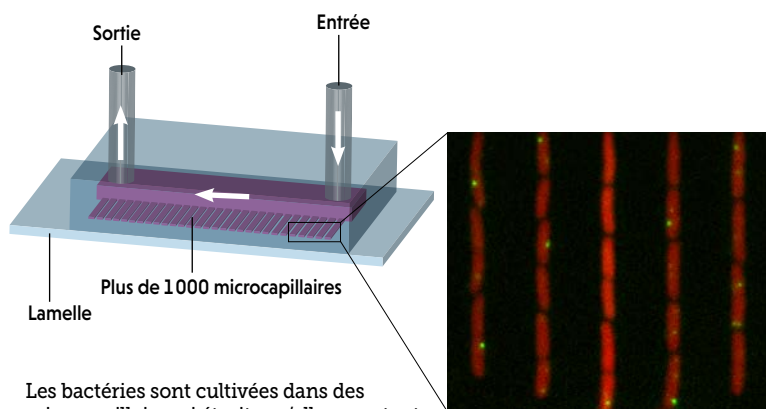
UN GÉNOME TRÈS MOBILE

De plus, des éléments génétiques mobiles autonomes, nommés transposons ou éléments transposables, dont la généticienne américaine Barbara McClintock a démontré l'existence dès 1950, peuvent changer de place ou se dupliquer dans le génome. Ils entraînent alors des mutations s'ils s'insèrent dans des séquences qui codent des protéines ou qui régulent l'expression des gènes, c'est-à-dire leur traduction en protéines, et participent à des recombinaisons fortuites du génome – une réorganisation des gènes le long de la molécule d'ADN. Bref, le génome n'est plus vu comme un ruban d'ADN rigide structuré, mais comme une entité souple, mouvante, douée de fluidité, suivant le terme consacré. Ainsi, le génome est en dynamique permanente et produit continuellement, et de manière aléatoire, de la nouveauté génétique, fait insoupçonné il y a un demi-siècle.

Cette découverte a eu de plus une conséquence inattendue d'un point de vue conceptuel: le retour en force de la dérive génétique comme moteur de l'évolution, aux côtés de la sélection naturelle. En révélant toutes les modifications possibles du génome, la biologie moléculaire a en effet démontré l'existence des mutations neutres, c'est-à-dire de mutations qui ne donnent pas prise à la sélection naturelle (elles n'ont aucun effet sur la survie de l'individu). De telles mutations ne peuvent donc envahir une population que de manière aléatoire, par dérive génétique. Or le temps nécessaire pour un tel phénomène se compte en générations et est proportionnel au nombre d'individus reproducteurs (voir l'encadré page 48). Ainsi, plus la population est petite, plus la fixation d'une mutation neutre sera rapide. La génomique, de même que de récentes expériences sur *Escherichia coli* (voir l'encadré ci-contre), suggèrent que les mutations sont neutres dans leur très grande majorité, et que la dérive aléatoire serait même le processus majeur ➤

SUIVRE EN DIRECT LES MUTATIONS

En 2018, Marina Elez et Lydia Robert, du laboratoire Jean-Perrin, de Sorbonne Université, et leurs collègues ont construit un système expérimental qui permet de suivre en temps réel la dynamique des mutations de bactéries et leurs effets sur le succès reproducteur, caractérisé par leur vitesse de division. Des bactéries *Escherichia coli* croissent dans un système microfluidique où il est possible de suivre les générations successives (ci-dessous). Les mutations sont visualisées par marquage fluorescent d'une protéine de réparation de l'ADN dont le gène a été modifié pour qu'elle s'accumule aux points où il y a eu des erreurs de lecture de l'ADN lors de la réplication (la duplication du chromosome bactérien), mais sans le réparer. Sur 200 générations, l'équipe a détecté 3 000 points fluorescents, et donc autant de mutations. Seules 1 % de ces mutations étaient létales. Conclusion : les mutations chez *E. coli* sont neutres dans leur très grande majorité.



Les bactéries sont cultivées dans des microcapillaires si étroits qu'elles y restent alignées au fil des divisions. Chaque point fluorescent correspond à une mutation.

> de l'évolution, au contraire de ce que postulaient les pères de la théorie synthétique.

Dans cette continuité, les résultats de la phylogénomique, alliés à la connaissance de la fluidité du génome, ont débouché vers une autre découverte majeure: les transferts horizontaux de gènes. Si l'on suit à la lettre la descendance avec modification et les bases de la génétique chromosomique, les gènes passent d'une génération à une autre par les gamètes, ce que l'on appelle le transfert vertical. Dans ce cas, l'histoire des gènes calque l'histoire des organismes qui les portent. Or, traitée de cette manière, la phylogénomique fait émerger de nombreuses incohérences qui n'ont pu être résolues que par la prise en compte d'un processus insoupçonné, le transfert horizontal de gènes (surtout impliqués dans le métabolisme – la transformation des nutriments en composants utilisables par l'organisme), c'est-à-dire le passage de matériel génétique d'un organisme à un autre, en dehors de tout phénomène sexué.

DES TRANSFERTS DE GÈNES

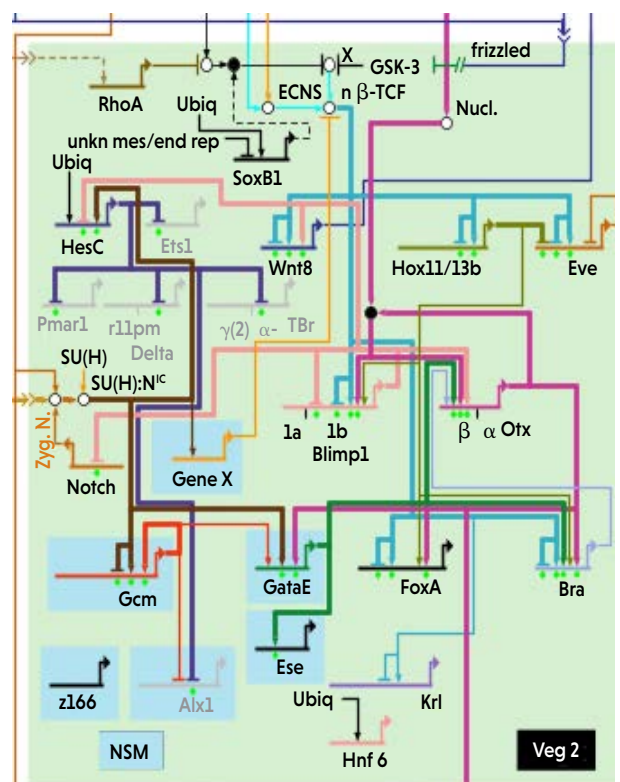
C'est le cas en particulier dans les phylogénies de bactéries et d'archées (les bactéries et les archées constituent deux groupes monophylétiques distincts d'organismes sans noyau cellulaire. Les eucaryotes – organismes à noyau cellulaire –, dont font partie les plantes et les animaux, constituent le troisième grand groupe monophylétique du vivant). Et si de tels transferts horizontaux sont sans doute plus rares chez les macroorganismes, ils peuvent être massifs chez les microorganismes et toucher une large portion du génome: 24% du génome de la bactérie hyperthermophile *Thermotoga maritima*, par exemple, proviennent d'archées.

L'origine évolutive de la cellule eucaryote a alors été complètement revue. On savait depuis longtemps que l'endosymbiose avait joué un rôle clé dans son apparition. La mitochondrie et le chloroplaste, les usines à énergie des cellules eucaryotes, installées dans leur cytoplasme, sont en effet des bactéries symbiotes, mais dont la symbiose avec les cellules eucaryotes est irréversible, car leurs gènes, dans leur majorité, ont rejoint le génome contenu dans le noyau, ce qui fait de ce génome une chimère. Toutefois, les études génomiques ont montré que ce dernier est encore plus chimérique qu'on ne l'imaginait, car les gènes essentiels de la cellule, ceux qui codent les enzymes de duplication, de transcription et de traduction de l'ADN, sont issus d'archées, tandis que la plupart des autres gènes de métabolisme sont d'origine bactérienne. Bref, la cellule eucaryote provient d'une fusion d'au moins une archée et une bactérie, augmentée plus tard des endosymbioses bactériennes.

On ne peut que s'étonner de l'absence de l'embryologie dans la théorie synthétique de l'évolution, d'autant que Darwin l'avait insérée

DES CIRCUITS LOGIQUES ?

La théorie des systèmes pourrait-elle aider à comprendre l'évolution ? C'est ce qu'ont proposé le biologiste américain Eric Davidson, de l'institut de technologie de Californie, à Pasadena, et ses collègues dans les années 2000 en prenant comme exemple l'oursin pourpre de Californie (*Strongylocentrotus purpuratus*). On commençait à bien connaître la cascade d'expression des gènes de développement précoce de l'embryon de cette espèce, dont le génome est séquencé. L'équipe a schématisé le réseau de gènes en action dans les différentes cellules de l'embryon entre 6 et 18 heures après la fécondation. Le schéma ci-dessous représente celui d'une cellule du pôle végétatif qui participe à la spécification de deux feuillettes de cellules de l'embryon, l'endoderme et le mésoderme. Les interactions géniques sont indiquées suivant des circuits élémentaires logiques. Pour Davidson, l'évolution redéploie ces circuits élémentaires, comme un électronicien modifierait l'agencement des modules d'un circuit électronique.



dans *De l'origine des espèces*. Son retour en force dans les années 1980 a pourtant été une autre source clé du renouveau actuel de la théorie de l'évolution. En période prédarwinienne, l'embryologie avait été un élément essentiel du transformisme naissant grâce entre autres aux travaux de Karl von Baer. Dans les années 1820, ce biologiste allemand basé à Saint-Petersbourg avait constaté qu'au tout début de leur développement, les embryons des mammifères, oiseaux et lézards se ressemblaient parfaitement, les originalités des membres respectifs n'apparaissant que plus tard. Il en avait déduit que, lors du développement de l'embryon, les caractères communs à plusieurs groupes d'organismes de l'arbre du vivant apparaissent antérieurement

aux caractères distinctifs de ces groupes. Parallèlement, Johann Meckel avait apporté une autre preuve en faveur de la transformation des espèces, elle aussi issue d'études embryologiques: il avait montré l'étrange devenir du cartilage qui porte maintenant son nom. S'il forme la mandibule inférieure des poissons cartilagineux (les chondrichthyens), il ne sert, chez les tétrapodes, que de point d'ossification pour l'articulaire, un composant de la mâchoire inférieure. Mais les mammifères font exception: chez eux, il donne un osselet de l'oreille interne, le marteau, qui est donc l'homologue de l'articulaire.

Lorsque Darwin avait publié sa théorie de l'évolution, le naturaliste Ernst Haeckel, à Iéna, avait ainsi immédiatement épousé ses concepts et y avait incorporé l'embryologie comparée en formulant sa fameuse théorie de la recapitulation: l'ontogenèse récapitule la phylogenèse, c'est-à-dire qu'on trouve un parallélisme temporel entre l'apparition d'un caractère au cours de l'embryogenèse (ontogenèse) et celle du même organe dans la séquence de ses ancêtres (phylogenèse). Les embryologistes comme l'Anglais Ray Lankester s'étaient alors mis à rechercher les caractères permettant de regrouper les embranchements d'animaux qui avaient des plans d'organisation différents: le nombre de feuillettes de cellules dans l'embryon (les animaux qui n'en ont que deux, comme les méduses et les éponges, sont appelés diblastiques, tandis

Allemands Theodor Boveri, Wilhelm Roux, puis Hans Spemann. Les embryologistes s'intéressaient alors aux mécanismes du développement et considéraient que les mutations que les généticiens étudiaient sur la drosophile (couleur des yeux, du corps, taille des ailes, nombre de soies...) ne présentaient aucun intérêt pour eux. Bref, alors que l'embryologie était devenue une composante puissante de la biologie évolutive, la rupture avait été brutale. Certains généticiens comme Richard Goldschmidt avaient bien tenté de concilier les deux disciplines en proposant une théorie dite «saltatoire». Pour cet Allemand exilé aux États-Unis, des mutations affectant des gènes s'exprimant lors de l'embryogenèse étaient susceptibles de donner, en une seule étape, des individus très différents et éventuellement mieux adaptés, qu'il avait nommés des «monstres prometteurs». Mais la réconciliation ne s'est amorcée que dans les années 1980.

UN MARIAGE INESPÉRÉ

À cette époque en effet, la biologie moléculaire a fait une entrée fracassante en embryologie avec la découverte exceptionnelle de l'homéoboîte, une séquence de 180 nucléotides qui code l'homéodomaine, une séquence de 60 acides aminés, les constituants des protéines. La protéine dotée de cet homéodomaine interagit préférentiellement avec l'ADN et assure ainsi la fonction de régulateur de transcription. Chez la drosophile, huit gènes comportent une telle homéoboîte. Ils sont responsables de l'identité des segments de l'animal (présence de mâchoires, d'ailes, de pattes sur ces différents segments, voir la figure page 50), suivant l'axe antéropostérieur. Ils se trouvent regroupés en deux complexes qui sont le résultat de la scission récente (à l'échelle de l'évolution) d'un unique complexe. Les études moléculaires ont montré que ces gènes, dits homéotiques, sont des paralogues, c'est-à-dire qu'ils sont issus de duplications d'un gène ancestral.

Les embryologistes ont ainsi pu chercher l'homéoboîte chez d'autres animaux, en particulier les vertébrés. Ils ont d'abord décrit les quatre complexes homéotiques de la souris, puis ont découvert que, chez tous les animaux bilatéraux, au moins un complexe homéotique est responsable de la signalisation le long de l'axe antéropostérieur, c'est-à-dire du déclenchement des cascades moléculaires qui établissent l'identité des segments suivant cet axe durant le développement embryonnaire. Ce résultat a ensuite été élargi à l'axe dorsoventral avec la découverte d'autres gènes de développement, si bien que l'on en a conclu que presque tous les animaux utilisent les mêmes gènes et les mêmes voies de signalisation pour gérer les identités segmentaires le long des axes antéropostérieur et ➤

24% du génome de la bactérie *Thermotoga maritima* proviennent d'archées

que les autres, à trois feuillettes, sont les triblastiques), la provenance de la bouche, qui dérive du blastopore, le premier orifice de l'embryon, chez les protostomiens comme les insectes ou les mollusques, ou qui est une néoformation chez les deutérostomiens comme les vertébrés, et bien d'autres encore. Au début du xx^e siècle, les généticiens avaient d'ailleurs souvent débuté par l'embryologie, comme Thomas Morgan ou le Britannique William Bateson, l'inventeur, en 1906, du terme «génétique».

Pourtant, au cours des années 1920, le divorce avait eu lieu. L'embryologie expérimentale s'était développée sous l'impulsion des

> dorsoventral. Un résultat majeur au regard de l'évolution, puisqu'il fournissait une nouvelle piste pour comprendre l'histoire évolutive des bilatériens, et peut-être même la possibilité de déterminer les gènes de développement, dont le complexe homéotique, que possédait l'ancêtre des bilatériens, vivant il y a 520 millions d'années d'après les paléontologues.

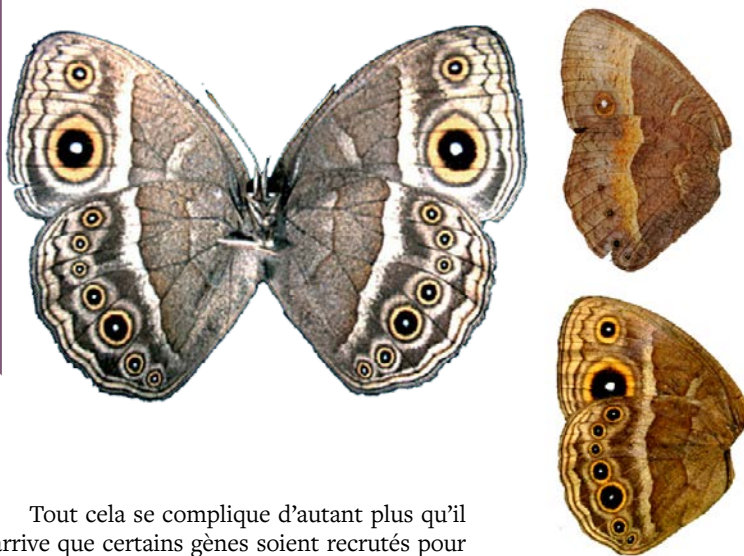
Cette fois, les travaux de génétique et de génomique répondaient aux vœux des embryologistes. Une nouvelle discipline fut créée, la biologie évolutive du développement, ou *évo-dévo*. Mais, comme toujours en science, ces découvertes posaient plus de questions qu'elles n'apportaient de réponses. Comment des animaux ayant globalement la même boîte à outils moléculaires pouvaient-ils présenter des plans d'organisation aussi différents? Une seule solution possible: ce n'était pas tant la structure des gènes qui comptait que leurs modes d'expression. Cette idée présentait un puissant intérêt: la connaissance précise de tels mécanismes permettrait de s'attaquer à un des problèmes majeurs de la biologie évolutive, la source de la variation naturelle.

UN LEGO GÉANT

Dans les années 1990, les biologistes ont ainsi décodé les cascades de régulation des premiers stades du développement (par exemple, la détermination du mésoderme, le troisième feuillet des triblastiques) ou de la formation d'organes particuliers bien localisés (œil, pancréas...). Ces réseaux de régulation génétique fournissent des explications en termes de théorie des systèmes, car ils constituent, à des degrés hiérarchiques différents, une combinaison de circuits que l'on peut traiter comme des modules élémentaires recevant des informations internes et externes à la cellule. À l'institut de technologie de Californie, à Pasadena, Eric Davidson a été pionnier dans la modélisation de ces réseaux de régulation génétique, dont il a listé les structures logiques des principaux circuits élémentaires en prenant pour objet le développement de l'oursin (voir l'encadré page 52). Il considère l'évolution comme un réassemblage, un redéploiement de ces circuits élémentaires. Ce processus modulaire doit être testé en comparant le développement d'animaux dont on connaît les relations phylogénétiques. Vraisemblablement, certains réseaux de régulation génétique sont spécifiques de lignées – Eric Davidson les nomme réseaux-noyaux. L'intérêt considérable de cette approche est l'utilisation des lois de la théorie des systèmes sur ces réseaux. On montre alors que toutes les combinaisons de tels circuits élémentaires ne sont pas possibles, et donc que toutes les variations ne sont pas envisageables. Il y a des contraintes et l'évolution du développement se trouve en quelque sorte canalisée.

DES GÈNES DÉTOURNÉS

Il arrive que des gènes acquièrent, à côté de leur fonction principale, commune à de nombreux organismes, une nouvelle fonction chez certaines espèces. C'est le cas des gènes *Notch*, *engrailed* et *distal-less* chez *Bicyclus anynana*, un papillon d'Afrique de l'Est (ci-dessous). Ces trois gènes sont présents chez tous les grands phylums d'animaux bilatériens. Ce sont des gènes de la mise en place de l'organisation du corps de l'animal. Le gène *Notch* code un récepteur membranaire, premier élément de la voie de signalisation Notch, une cascade d'activation de gènes qui intervient dans la communication entre cellules et est impliquée dans le contrôle de la différenciation cellulaire. Le gène *engrailed* code une protéine à homéodomaine qui, chez la drosophile, détermine la polarité des segments. Le gène *distal-less* est d'abord connu pour s'exprimer lors du développement des pattes des insectes. Mais chez le papillon *B. anynana*, outre leurs fonctions dans le développement, ces trois gènes spécifient la taille des ocelles des ailes. De plus, les expressions temporelles de ces gènes varient en fonction de la température du développement larvaire. À 17 °C, les ocelles sont petits (à droite, en haut), tandis qu'à 27 °C, ils sont grands (en bas), ce qui mime les phénotypes différents observés entre saison sèche et saison humide.



Tout cela se complique d'autant plus qu'il arrive que certains gènes soient recrutés pour d'autres fonctions (voir l'encadré ci-dessus) et qu'une même enzyme remplisse plusieurs fonctions dans une cellule, ce que les Anglo-Saxons nomment le «travail au noir» des protéines. Ainsi, l'organisme apparaît comme un gigantesque Lego étant donné que tout est modulaire: brassage de fragments de gènes, duplications de gènes, de chromosomes et de génomes, combinaisons de circuits élémentaires... De plus, l'organisme ne doit plus être considéré de manière isolée, mais avec tous ses symbiotes (le microbiote du tube digestif des animaux, les mycorhizes des végétaux...), formant ce qu'on appelle le phénotype étendu, celui qui est véritablement sous le joug de la sélection naturelle. Tel est le visage composite du vivant que nous offre la biologie évolutive aujourd'hui, et la nouvelle idylle entre développement et évolution est certainement l'événement majeur de ces dernières décennies dans le domaine, d'autant que nous n'en sommes qu'à ses débuts.

Mais l'embryologie n'est pas la seule discipline à s'être récemment rapprochée de la biologie évolutive. Un autre domaine plus récent, l'épigénétique, mais aussi l'éthologie et



l'écologie, apportent à leur tour leur lot de surprises. L'épigénétique a en effet récemment offert une réponse séduisante à une question soulevée ces dernières années. Dès la fin des années 1990, les phylogénies moléculaires avaient montré que les séquences d'ADN n'évoluent pas à vitesse constante et que cette vitesse varie selon les espèces et selon les gènes. Bref, tout varie en même temps, avec des périodes d'accélération des mutations suivies de périodes de stases de moindres changements évolutifs. Pourquoi observait-on de telles variations? Rien ne permettait de l'expliquer.

Certes, au début des années 1970, Niels Eldredge et Stephen Jay Gould avaient proposé une hypothèse de travail intéressante de ce point de vue – le concept d'équilibres ponctués. À l'époque, les deux paléontologues américains cherchaient à intégrer dans une même théorie la dérive génétique et les idées de Richard Goldschmidt sur les changements brutaux de forme, ces «monstres prometteurs» susceptibles d'apparaître à la suite d'une mutation d'un gène du développement. Suivant leur hypothèse, une nouvelle espèce se forme lorsqu'une population à faible effectif se retrouve isolée. Par dérive génétique, elle évolue alors rapidement du fait de sa petite taille: c'est la ponctuation. En cas de réussite, son effectif augmente, ce qui diminue l'impact de la dérive génétique et ralentit donc la vitesse d'évolution de la population: c'est la stase. Ainsi, dans un même groupe phylogénétique, on aurait, suivant les temps géologiques, des successions de périodes de stabilité et de périodes d'évolution rapide. Le concept d'équilibres ponctués fournissait donc un mécanisme intéressant pour expliquer les variations de vitesse d'évolution observées. Toutefois, faute de preuves, il restait hypothétique.

Or ces dernières décennies ont vu l'émergence de l'épigénétique, l'étude de l'ensemble des changements dans l'expression des gènes qui sont transmissibles au fil des divisions cellulaires, voire des générations, et qui ne modifient pas la séquence d'ADN. Cette discipline a révélé un système complexe de régulation surimposé au génome, impliquant des marqueurs héréditaires comme des méthylations de l'ADN (ajout d'un groupement méthyle CH_3 sur un nucléotide), des modifications des histones, les protéines autour desquelles l'ADN s'enroule, mais aussi des ARN non codants – des produits de la lecture de l'ADN qui ne codent pas de protéines et qui, en interférant de façon spécifique avec d'autres ARN intermédiaires de traduction des protéines, influent sur le lieu et le moment de l'expression de gènes. Pas à pas, différents résultats expérimentaux ont mis en relief ces actions. Citons par exemple la preuve, à la fin des années 1980, de l'inactivation par méthylation, dans des plantes, de transgènes – des gènes transférés dans le génome de plantes à l'aide de la bactérie *Agrobacterium tumefaciens*. Or une telle régulation épigénétique réprime en général la mobilisation des transposons, qui restent figés à leurs places dans le génome (voir l'article page 58).

Une hypothèse évolutive a alors été avancée: si, en temps normal, la régulation épigénétique empêche l'expression de gènes étrangers, on peut imaginer que lors d'une dérégulation, les transposons se mobilisent largement, amenant une restructuration du génome accompagnée de mutations à la source d'innovations génétiques. Naturellement, cette hypothèse s'appuyait sur des résultats expérimentaux, dont l'un des plus démonstratifs a été obtenu en 1998 par une équipe de généticiens français autour de Véronique Ladevèze, de l'université de Poitiers. ➤

Certaines orques se nourrissent de phoques, d'autres de poissons en les chassant en groupe. Toutefois, les techniques sont si différentes que celles qui ont appris à chasser le phoque ne savent pas chasser le poisson et vice versa. Les deux populations ne se mêlent donc pas, ce qui introduit un biais de sélection.

> Après avoir transformé des lignées de drosophiles en injectant à des embryons un transposon nommé *hobo* dont elles étaient dépourvues, l'équipe a suivi les lignées pendant 100 générations. Dans l'une d'elles, les chercheurs ont détecté à cinq reprises des inversions de portions de chromosomes, avec des éléments *hobo* situés aux points de cassure. Cette découverte est essentielle, car l'une des objections les plus importantes à la théorie des équilibres ponctués touchait à l'apparition de la nouveauté au cours de la ponctuation. Certes, la dérive génétique change drastiquement les fréquences alléliques, mais elle ne peut tout expliquer. Ici, l'épigénétique fournit une explication fascinante.

Lorsqu'une population à faible effectif s'isole, elle occupe un nouveau territoire avec de nouvelles conditions de milieu susceptibles d'entraîner des stress physiologiques. De son côté, la dérive génétique peut aussi avoir comme effet des perturbations du génome et contribuer au stress. Or nombre d'études, au départ surtout sur des végétaux, ont montré en laboratoire que la régulation épigénétique est modifiée par des stress physiologiques résultant de perturbations environnementales : radiations, attaques virales, pollution de l'air, variations brutales de température, changements de régime nutritionnel pour les animaux. En d'autres termes, un tel isolement pourrait entraîner une importante mobilisation de transposons. Dans la plupart des cas, tous ces bouleversements génomiques seraient létaux. Mais dans de rares cas, le succès serait présent, accompagné d'innovations génétiques apparues très rapidement. Naturellement, la régulation épigénétique s'installerait de nouveau, à la source d'une nouvelle stase.

Cet exemple montre à quel point l'épigénétique est d'importance en évolution : des successions de régulations et de dérégulations expliqueraient au niveau moléculaire les successions de stases et de ponctuations mises en évidence tant en phylogénomique qu'en paléontologie. Certaines régulations épigénétiques pourraient donc être transmises de façon héréditaire sur plusieurs générations au cours de ces stases.

LE RÔLE DE L'HÉRITAGE CULTUREL

L'éthologie a quant à elle révélé l'influence de la culture dans la sélection naturelle. La connaissance de plus en plus précise du comportement de primates et d'oiseaux a révélé que l'espèce humaine n'est pas la seule à posséder des cultures. Or il est clair que la culture apparaît comme un facteur évolutif : elle change les paramètres de la sélection naturelle et peut être à la source d'un isolement reproducteur.

L'exemple le plus spectaculaire est sans doute celui des orques ou épaulards (*Orcinus orca*). Ces cétacés vivent (sauf exception) en groupes, qui se nourrissent soit de poissons,



soit de phoques. Or les techniques de chasse, qui impliquent la participation de l'ensemble du groupe, sont bien différentes et, surtout, apprises. Un adulte qui a appris à chasser les poissons ne sait pas chasser les phoques et *vice versa*. Cela signifie qu'une orque vivant dans un groupe ichtyophage ne peut rejoindre un groupe chasseur de phoques. Cela entraîne ainsi un isolement reproducteur, ce que démontre la génétique des populations. La culture n'agit donc que comme composante de la sélection naturelle. Doit-on en tenir compte ? Certes ! Doit-on la considérer comme une force essentielle de l'évolution ? Sans doute pas.

La construction de niche est un autre concept émergent issu cette fois de l'écologie, candidat à être une des composantes majeures de l'évolution. En fait, la construction de niche met l'accent sur l'importance évolutive des modifications de l'environnement réalisées par les organismes vivants. En effet, certains organismes modifient leur milieu et agissent ainsi sur sa valeur sélective. Le castor du Canada (*Castor canadensis*), notamment, est un animal ingénieur qui perturbe le régime hydraulique naturel de zones humides (tourbières, petits cours d'eau), ce qui change les pressions de sélection (température, humidité, courants, parasites...) qu'il subit. Il existe donc une rétroaction de l'animal sur son environnement, laquelle peut être transmise à la génération suivante et devenir ainsi un

Le castor du Canada fait partie de ces animaux ingénieurs qui modifient considérablement leur environnement. En construisant des barrages sur les cours d'eau, ils créent de vastes zones humides en amont. En retour, ce nouvel écosystème influe sur leur évolution.



même veine, on peut leur associer les animaux ingénieurs (les castors, mais aussi les éléphants qui aèrent les forêts, les hippopotames qui labourent les estuaires...) ou ceux clés de voûte comme les loutres marines, qui, en chassant les oursins, favorisent le développement du kelp, une algue dont ces derniers se nourrissent. Bref, ici encore, des éléments classiques jouent exclusivement sur certains paramètres de la sélection naturelle. Attention cependant, ne nous y trompons pas : comme la culture, la construction de niche est héritable, mais pas héréditaire. Si toutes deux jouent un rôle dans l'évolution biologique, c'est en orientant la sélection naturelle. On parle alors d'héritage «inclusif» ou «non génétique».

VERS DES BOUCLES ÉTRANGES ?

Sommes-nous réellement bien loin de la théorie synthétique de l'évolution ? D'un côté, on pourrait dire que nous l'avons plutôt précisée. La classification phylogénétique a été revue, de même que la place prépondérante de la sélection naturelle comme moteur de l'évolution et son corollaire, l'idée de progrès au fil de l'évolution. La dérive génétique et le neutralisme sont désormais devenus incontournables. Différents approfondissements ont par ailleurs eu lieu. On connaît maintenant les subtilités moléculaires de la mutation et de la fluidité du génome. On saisit l'importance des symbioses – et plus généralement des interactions durables – qui redessinent l'entité soumise à la sélection. Les composantes de la sélection naturelle sont de plus en plus élucidées, mêmes celles relevant de la culture ou de la construction de niche.

Mais d'un autre côté, la prise en compte des transferts horizontaux, de l'évo-dévo et de l'épigénétique est une réelle nouveauté, ceux-ci apparaissant comme les sources majeures d'explications sur la variation et l'innovation biologique. Qui plus est, ces apports laissent place à la modélisation. Les réseaux de régulation génétique peuvent être traités suivant une logique booléenne. Par ailleurs, les théoriciens qui utilisent la mathématique des réseaux pour suivre les transferts de gènes (voir la figure page 47) se rendent compte que cet outil peut être utilisé pour relier de manière plus vaste les données obtenues à trois niveaux d'organisation différents – génomique, organique et écologique –, qui sont justement les trois niveaux de la biodiversité. Une telle intégration répondrait aux rêves des fondateurs de la théorie des systèmes qui, dans les années 1950, n'avaient pas assez de données expérimentales à disposition. On donnerait ainsi peut-être corps à des boucles de régulation unissant différents niveaux d'organisation – les fameuses «boucles étranges» postulées par le philosophe américain Douglas Hofstadter. ■

héritage écologique. L'idée clé est que les propriétés évoluées d'un organisme (comportement, métabolisme...) transforment certains aspects de son environnement, lesquels agiront à leur tour comme nouveaux paramètres de la sélection naturelle, orientant ainsi la future évolution des populations.

Le meilleur exemple est peut-être le remplacement, il y a entre 2,4 et 2,2 milliards d'années, de l'atmosphère primaire terrestre réductrice, sans dioxygène, par une atmosphère oxydante grâce à l'expansion des organismes photosynthétiques, dont les dégagements de dioxygène ont été suffisants pour que celui-ci s'accumule dans l'atmosphère : le métabolisme de certains organismes vivants transforme un milieu, ce qui change certains paramètres biophysiques de la sélection naturelle. Un parallèle fort avec la culture apparaît ici : l'héritage écologique est héritable et n'agit que comme composante de la sélection naturelle. Doit-on en tenir compte ? Évidemment. D'ailleurs, Darwin fut le premier évolutionniste à le faire. N'oublions pas que son dernier ouvrage, publié en 1881, soit un an avant sa mort, était intitulé : «Rôle des vers de terre dans la formation de la terre végétale avec des observations sur leurs habitudes». Darwin y montre non seulement que les vers de terre ont la capacité de tirer profit de leurs expériences, mais qu'ils ont une influence géologique majeure sur les changements du paysage. Dans cette

BIBLIOGRAPHIE

Vingt contributions dans le numéro : « New trends in evolutionary biology : biological, philosophical and social science perspective », *Interface Focus*, vol. 7(5), 2017.

E. Davidson, *Emerging properties of animal gene regulatory networks*, *Nature*, vol. 468, pp. 911-920, 2010.

H. Vaucheret et al., *Transgene-induced gene silencing in plants*, *The Plant Journal*, vol. 16(6), pp. 651-659, 1998.

V. Ladevèze et al., *Hobo transposons causing chromosomal breakpoints*, *Proc. R. Soc. Lond. B*, vol. 265, pp. 1157-1159, 1998.

EDITH HEARD

est directrice générale
du Laboratoire européen
de biologie moléculaire
(EMBL), à Heidelberg,
en Allemagne, et professeure
au Collège de France, titulaire
de la chaire Épigénétique
et mémoire cellulaire.



VINCENT COLOT

est directeur de recherche au CNRS
et dirige le groupe Dynamique des
génomés et variation épigénétique
à l'École normale supérieure, à Paris.

L'épigénétique est un modulateur clé de l'évolution

En agissant sur la capacité de séquences mobiles d'ADN – des transposons – de se déplacer dans le génome, l'épigénétique garde sous son contrôle un puissant réservoir de variations susceptibles d'avoir un effet majeur au sein d'une même espèce. L'environnement influence-t-il ce contrôle ?