

pour la théorie de l'évolution. Ils reprirent à cet égard les réflexions de Przibram : pour eux, l'existence d'homéoses d'origine génétique, provoquant la transformation de balanciers en ailes ou d'antennes en pattes, prouvait que les ailes et les balanciers, d'une part, les antennes et les pattes, d'autre part, avaient une origine commune. Ces mutations étaient donc des atavismes et reproduisaient des états ancestraux dans lesquels ces organes n'étaient pas encore différenciés. Par exemple, la mutation *tetraptera* faisait réapparaître chez la drosophile une seconde paire d'ailes, c'est-à-dire un caractère qui existait chez un lointain insecte ancestral, mais qui avait disparu dans la lignée des diptères, où la seconde paire d'ailes s'était transformée en balanciers.

Des monstres prometteurs

Sur le plan historique, ces travaux russes revêtent une importance considérable. Ils représentent une première tentative de synthèse entre génétique, biologie du développement et évolution, à une époque où ces questions étaient encore le plus souvent séparées, notamment chez les généticiens américains. Toutefois, ces débuts prometteurs furent rapidement interrompus.

Les années 1930 virent en effet l'ascension en URSS des idées de Trofim Lyssenko. Partisan de l'hérédité des caractères acquis, cet agronome s'opposa vigoureusement à la génétique de Morgan, jugée « bourgeoise » et « réactionnaire », et bénéficia en cela du soutien du parti communiste et de Staline. La plupart des généticiens russes furent alors inquiétés, exilés, voire envoyés au goulag pour certains. Balkashina fut arrêtée et expédiée en Asie centrale, et Astaurov partit à Tachkent travailler sur le ver à soie. S'ils parvinrent à survivre à cette période, ils durent abandonner les études qu'ils avaient entreprises depuis les années 1920. Celles-ci inspirèrent cependant d'autres travaux, en Allemagne cette fois.

La génétique allemande présentait, dans les années 1920, des points communs avec la génétique russe. L'une et l'autre, contrairement à la génétique américaine de l'époque, s'intéressaient non seulement à la transmission des gènes et à leur position sur les chromosomes, mais aussi à leur mode de fonctionnement et au contrôle du phénotype par le génotype. Richard Goldschmidt, directeur de la section de

génétique à l'institut Kaiser-Wilhelm, à Berlin, depuis 1914, appelait ce domaine la « génétique physiologique ». En fait, il allait plus loin : non content de mettre l'accent sur des sujets négligés par Morgan et ses collaborateurs, c'est plus généralement la conception classique du gène qu'il mettait en cause. Selon lui, les différents caractères n'étaient pas contrôlés par des gènes corpusculaires alignés sur des chromosomes comme les perles d'un collier, mais les chromosomes agissaient dans leur totalité, conformément à leur structure globale.

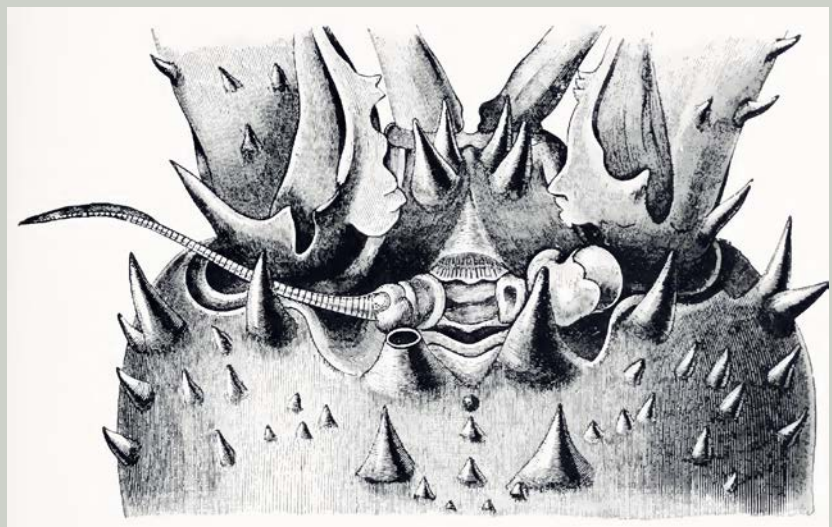
Par ailleurs, à partir des années 1930, Goldschmidt critiqua aussi la théorie synthétique de l'évolution, qui était alors en train de s'imposer. Cette théorie était la synthèse de la génétique morganienne et de la conception darwinienne de l'évolution (selon laquelle la sélection naturelle s'exerce sur des variations aléatoires survenant dans les populations). Dans ce modèle, les variations spontanées postulées par Darwin étaient identifiées aux mutations ponctuelles que les généticiens étudiaient. L'un des points essentiels était que les mutations présentant un intérêt évolutif étaient supposées ne modifier que très faiblement le phénotype :

■ À ÉCOUTER

Le jeudi 2 juin 2016, de 16 h à 17 h, Stéphane Schmitt reviendra sur les 100 ans de la découverte des gènes homéotiques dans la partie *Actualités* de l'émission *La marche des sciences*, sur France Culture. www.franceculture.com



ET SI L'ÉVOLUTION DES ESPÈCES fonctionnait par « sauts » bien visibles, dus à des mutations qui modifieraient le développement ? C'est ce que pensait le biologiste anglais William Bateson en 1894, en examinant une langouste dont l'œil pédonculé s'était transformé en antenne (*ci-dessous*). Pour le généticien allemand Richard Goldschmidt, l'existence du diptère *Termitoxenia* (*ci-contre*) allait aussi dans ce sens. Sa paire d'ailes a été remplacée par deux balanciers : la mutation aurait permis à l'insecte de coloniser un nouvel habitat, la termitière.



on conciliait ainsi l'idée d'une évolution très lente, graduelle, comme l'avait imaginée Darwin, avec la nécessaire discontinuité des mutations génétiques.

Or, pour Goldschmidt, la nature du matériel génétique tel qu'il le concevait allait à l'encontre de cette idée, puisque les notions mêmes de gène et de mutation ponctuelle lui posaient problème. Dans son modèle, certaines mutations affectaient la structure générale des chromosomes et se traduisaient par des modifications systémiques du développement. Elles produi-

seraient un handicap). Goldschmidt expliquait l'apparition d'une telle forme par la survenue, chez l'ancêtre à deux ailes de *Termitoxenia*, d'une mutation homéotique similaire à *tetraltera* : le « monstre promoteur » qui en avait résulté avait pu coloniser un nouveau milieu, la termitière.

Les conceptions de Goldschmidt apparurent cependant comme marginales, à une époque où triomphaient la génétique morganienne et la théorie synthétique de l'évolution, et elles n'eurent pas de postérité immédiate. Néanmoins, l'histoire de l'homéose était loin d'être terminée. Dès les années 1950, le généticien américain Edward Lewis s'empara du sujet. Il entreprit une étude précise des mutations homéotiques de la drosophile et de leur position sur le chromosome. Tout en restant dans le cadre de la génétique morganienne, il prit en compte les avancées récentes de la biologie moléculaire pour tenter de comprendre comment ces gènes agissaient.

Il identifia ainsi tout un complexe de gènes homéotiques qui fut appelé Bithorax, d'après le nom de la mutation découverte par Bridges. Ces travaux le menèrent, en 1978, à l'élaboration d'un modèle dans lequel les gènes de ce complexe contrôlaient de façon coordonnée la mise en place de l'axe antéro-postérieur de la drosophile, chacun d'eux déterminant l'identité d'un segment du corps. Il montra de plus que l'ordre des gènes sur le chromosome correspondait à celui des segments le long de l'axe du corps.

Quelques années plus tard, les mécanismes d'action moléculaire de ces gènes homéotiques commencèrent à être compris. On découvrit en même temps qu'ils se retrouvaient dans des groupes aussi différents que les insectes et les mammifères, ce qui ouvrit la voie à une étude comparée des processus développementaux dans tout le règne animal. Ces travaux aboutirent ainsi, dans les années 1980, à l'émergence d'un champ nouveau, la biologie évolutive du développement ou évo-dévo, synthèse de la génétique moléculaire, de la biologie du développement et des sciences de l'évolution.

Depuis lors, de nombreux autres gènes de développement ont été mis en évidence, mais les gènes homéotiques continuent de représenter, en quelque sorte, un paradigme au sein de l'évo-dévo. Bridges n'imaginait sans doute pas, en 1915, que la mutation qu'il venait de trouver aurait une telle importance dans l'histoire de la biologie. ■

Bridges n'imaginait sans doute pas, en 1915, que la mutation qu'il venait de trouver aurait une telle importance dans l'histoire de la biologie

saient ainsi, d'un seul coup, des individus d'aspect très différent de leurs parents. Parfois, selon Goldschmidt, ces individus présentaient un avantage sélectif. Ils constituaient alors ce qu'il nommait des « monstres prometteurs ». Or les mutants homéotiques représentaient exactement ce que pouvaient être de tels sauts évolutifs : en une seule étape, un organe se trouvait remplacé par une autre structure, certes anormale, mais dotée d'emblée d'une organisation potentiellement fonctionnelle.

Étant donné ses origines juives, Goldschmidt avait dû quitter l'Allemagne en 1935 et avait obtenu un poste de professeur à l'université de Californie à Berkeley. Il s'y consacra en grande partie à l'étude des mutations homéotiques. En particulier, il s'intéressa à la mutation *tetraltera*, découverte en 1934, dont le phénotype était l'inverse de *bithorax* : au lieu d'avoir deux ailes et deux balanciers, la drosophile mutante possédait quatre balanciers.

Goldschmidt tenta de comprendre les mécanismes développementaux qui sous-tendaient cette transformation, recourant pour cela à des explications en partie inspirées de celles des généticiens russes. Mais il rechercha aussi des espèces qui, à l'état normal, présentaient un aspect semblable à celui de mutants homéotiques. C'était le cas, par exemple, du diptère *Termitoxenia*, doté d'une paire de balanciers à la place des ailes et adapté par conséquent à la vie à l'intérieur des termitières (où des ailes

■ BIBLIOGRAPHIE

S. Schmitt, *Histoire d'une question anatomique : la répétition des parties*, MNHN, 2004.

W. J. Gehring, *La Drosophile aux yeux rouges*, Odile Jacob, 1999.