

> 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

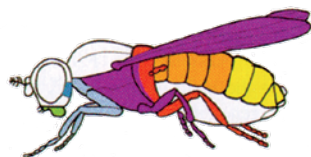
propagées dans les années 1960, la cladistique – la science des classifications du vivant – a exploité de manière rigoureuse le principe de descendance avec modification, menant à des phylogénies (du grec *phulon* – lignée – et *genesis* – genèse –, c'est-à-dire des arbres racontant la genèse de lignées) 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.

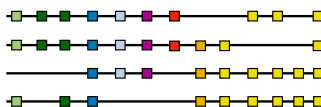
Si la cladistique a été d'une grande utilité pour critiquer les classifications générales incluant les fossiles, à partir des années 1990, elle a très vite été supplantée par les phylogénies moléculaires pour les organismes actuels. De fait, l'essor fulgurant de la biologie moléculaire a été à la source 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...

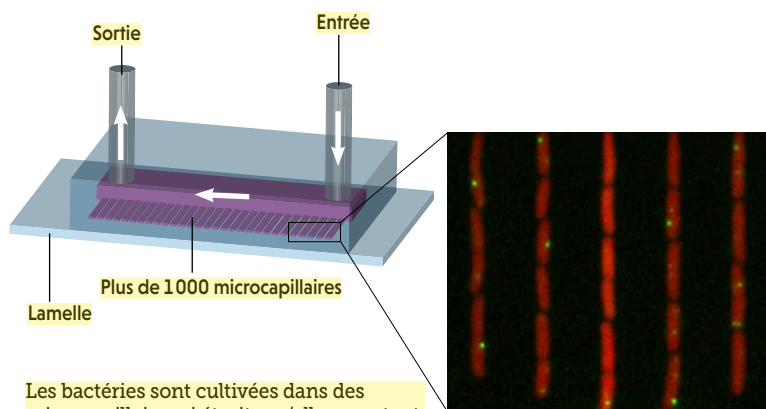
UN GÉNOME TRÈS MOBILE

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.