

objectif du cours

L'objectif du cours est de répondre à la question suivante : la théorie de l'évolution biologique émise par Darwin est-elle valable aujourd'hui, étant donné que :

- elle a été publiée en 1859, soit il y a près de 150 ans ;
- certaines conceptions acceptées par Darwin et ses contemporains se sont révélées fausses ;
- de nombreux phénomènes et mécanismes biologiques étaient inconnus de Darwin et ses contemporains.

Donc, et nécessairement, par rapport aux conceptions initiales de Darwin, les conceptions actuelles sur l'évolution et la diversité biologiques comportent des suppressions et des ajouts. Pour savoir si, malgré ces modifications, les conceptions actuelles sont toujours « darwinienne », il faut savoir si le « cœur » de la théorie darwinienne, c'est-à-dire ses fondements, ont été abandonnés ou fondamentalement modifiés.

NB : la question est envisagée d'un strict point de vue scientifique, sans que les questions d'ordre métaphysique soient abordées.

Schéma général du cours

Pour répondre à cette question, nous définirons et utiliserons la notion de paradigme, qui correspond en gros à la notion de cadre conceptuel à l'intérieur duquel les questions scientifiques sont formulées et les réponses données. Reformulée, la question initiale devient donc : le paradigme darwinien, c'est-à-dire le cadre conceptuel défini par Darwin dans son ouvrage « L'Origine des espèces », est-il encore valable, malgré les modifications apportées depuis 1859 aux conceptions de Darwin ? Cette question est traitée dans une approche historique basée sur le découpage suivant :

- 1- définir le paradigme darwinien, c'est-à-dire identifier, dans les conceptions de Darwin, ce qui constitue les fondements de son explication de la diversité du vivant, et les distinguer des conceptions darwiniennes accessoires (dont l'abandon ne modifie pas les fondements de sa théorie).
- 2 - étudier les principales étapes chronologiques de modification (ajout/suppression) ou de remise en question de la théorie darwinienne, depuis sa publication jusqu'à nos jours.
- 3 - faire le point sur les conceptions actuelles de l'évolution biologique, c'est-à-dire identifier les points de consensus et les questions en débat, et voir si elles s'inscrivent ou non dans le paradigme darwinien.

Résumé du cours

Le cours présente la théorie de l'évolution par la sélection naturelle, telle qu'elle a été émise par Charles Darwin dans son ouvrage "L'Origine des espèces" paru en 1859, ainsi que les modifications de cette théorie depuis sa publication jusqu'à nos jours. Les principales étapes en sont : le néo-darwinisme ; la redécouverte des lois de Mendel et la théorie mutationniste ; l'émergence de la génétique des populations ; la théorie synthétique de l'évolution ; la "post-synthèse" et l'intégration des découvertes de la biologie moléculaire ; la théorie neutraliste de l'évolution ; la théorie des équilibres ponctués ; la théorie du "gène égoïste" ; la sociobiologie.

Évaluation des connaissances et compétences**connaissances et compétences à maîtriser**

- connaître et maîtriser les concepts fondamentaux de la théorie de Darwin (évolution par sélection naturelle) ;
- être capable de distinguer de façon argumentée les concepts fondamentaux de la théorie de Darwin - le paradigme darwinien – des concepts accessoires.
- être capable d'expliquer les différences majeures entre la théorie émise par Darwin (évolution par sélection naturelle) des autres conceptions de l'époque (fixisme ; évolution par transformisme lamarckien).
- connaître les principales étapes de remise en cause ou d'actualisation de la théorie darwinienne de l'évolution :
 - repères chronologiques
 - personnes-clés
 - concepts-clés et leur impact sur la théorie darwinienne

En particulier, être capable d'expliquer s'il y a remise en cause du paradigme darwinien, ou simplement reformulation de la théorie sans remise en cause du paradigme.

- dans la conception actuelle sur l'évolution biologique, identifier les principaux points de consensus et les principales questions en débat, et répondre de façon argumentée à la question : la conception actuelle de l'évolution, y compris les questions en débat, correspond-t-elle toujours au paradigme darwinien ?

évaluation

examen final basé sur une question rédactionnelle, avec éventuellement une réponse de type QCM.

exemples de sujets d'examen posés les années précédentes :

sujet 1 (2002)

question 1 : sur quels constatations Darwin s'est-t-il basé pour en déduire l'existence d'une concurrence pour la vie (" Struggle for life ") ?

question 2 : Sur quel point le néodarwinisme d'August Weismann diffère-t-il des conceptions de Darwin en matière d'hérédité et d'évolution ?

question 3 : De ces 3 affirmations, laquelle est vraie ? (entourer la bonne réponse) :

La génétique des populations développée à partir de 1918 par Fisher, Haldane, Wright, etc., a montré :

réponse a : l'absence de l'hérédité des caractères acquis.

réponse b : que les changements évolutifs sont dus à des mutations soudaines de grande ampleur.

réponse c : que la variation phénotypique continue n'est pas en contradiction avec l'hérédité particulière mendélienne.

sujet 2 (2002)

question 1 : sur quel(s) point(s) néo-darwinistes et mutationnistes étaient-ils en désaccord au début du XXe siècle ?

question 2 : Quel est le principe de la théorie neutraliste de Kimura, et sur quelles constatations est-elle basée ?

sujet 3 (2003)

« quelle que puisse être la cause déterminante des différences légères qui se produisent entre le descendant et l'ascendant, [...] nous avons raison de croire que l'accumulation constante des différences avantageuses a déterminé toutes les modifications les plus importantes de structure [...] », écrit Charles Darwin dans L'Origine des espèces (1859).

« la transformation de masse d'une population par le biais d'étapes imperceptibles paraît inconcevable », écrit Hugo de Vries dans La Théorie des mutations (1903).

Commentez ces deux citations et expliquez en quoi la théorie mutationniste de De Vries s'oppose à la théorie de la sélection naturelle selon Darwin.

sujet 4 (2005)

À quelle théorie évolutionniste la redécouverte des lois de Mendel a-t-elle donné lieu au tout début du XXe siècle ?

En quoi cette théorie s'opposait-elle au paradigme darwinien ?

Qu'est-ce qui a permis, au final, de réconcilier la génétique et la théorie de la sélection naturelle ? Quel nom a-t-on donné à cette nouvelle version de la théorie de l'évolution par sélection naturelle ?

sujet 5 (2006)

Exposer les conceptions de Darwin sur l'évolution et l'hérédité. Indiquez celles qui constituent ce que l'on appelle le « paradigme darwinien ».

Indiquez ce qui distingue les conceptions de Darwin lui-même de ce qu'on appelle le néo-darwinisme. Le néo-darwinisme respecte-t-il le paradigme darwinien ?

Le paradigme darwinien

Le paradigme darwinien

présentation du cours

 objectif du cours

 Schéma général du cours

 Évaluation des connaissances et compétences

connaissances et compétences à maîtriser

évaluation et exemples de sujets

visualisation (html) du diaporama de cours

documents à télécharger:

diaporama de cours : présentation powerpoint

polycopié pdf (29 pages)

www.e-fisio.net

www.ufrsdv.u-bordeaux2.fr

Le paradigme darwinien_____ plan

introduction

notion de paradigme darwinien

1859-1880 : "L'origine des espèces" : les conceptions de Darwin

1883-1886 : le néo-darwinisme

1900 : le mendélisme et l'objection mutationniste

1918-1933 : le fishérisme et la génétique des populations

1936-1947 : la théorie synthétique de l'évolution

1950-1970 : la "post-synthèse" : l'intégration des découvertes de la biologie moléculaire

après la synthèse

- la valeur sélective des mutations : la théorie neutraliste (1970)
- le gradualisme en question : la théorie des équilibres ponctués (1974)
- quelle est l'unité de sélection ? la théorie du "gène égoïste" (1976)
- darwinisme et comportement : La sociobiologie (1975)

Le darwinisme aujourd'hui

Le paradigme darwinien_____ introduction

qu'est-ce qu'un paradigme ?

- paradigme (sens premier) : mot-type qui est donné comme modèle pour une déclinaison ou une conjugaison.
- paradigme (philosophie des sciences) : cadre conceptuel dans lequel est pensée la recherche scientifique

Thomas Kuhn (*La Structure des révolutions scientifiques*).

peut-on parler d'un paradigme darwinien ?

« Différents éléments du paradigme darwinien ont été particulièrement intéressants à différentes époques. À chaque étape de l'histoire du darwinisme, ce terme désigna une théorie particulière du paradigme : anticréationnisme contre orthodoxie chrétienne, gradualisme contre mutationnisme, sélectionnisme contre lamarckisme ou finalisme, et ainsi de suite. Ce changement perpétuel de signification pose l'embarrassante question de ce qui établit la **continuité entre tous ces darwinismes** . Ces divers darwinismes ont-ils quelque chose en commun ? La réponse est bien sûr qu'ils sont tous fondés sur le **paradigme originel de Darwin**, tel qu'on le trouve dans « L'Origine [des espèces] ».

Ernst Mayr, *Darwin et la pensée moderne de l'évolution*,
ed. Odile Jacob, Paris, 1991.

1859 : « L'Origine des espèces »
titre de l'ouvrage de Darwin :

"The origin of species by mean of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life"

« *L'Origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la lutte pour l'existence dans la nature* »

théorie de l'évolution par la sélection naturelle :
Charles Darwin (1809-1882)
Alfred Russel Wallace (1823-1913)

Le paradigme darwinien _____ "L'Origine des espèces"

1859 : « L'Origine des espèces »

titre de l'ouvrage de Darwin :

« L'Origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la lutte pour l'existence dans la nature »

mise en évidence du phénomène d'évolution : modification des individus au cours de la descendance

- ? apparition de **nouvelles** espèces à partir d'espèces antérieures
- ? opposition au fixisme

mécanismes explicatif principal : sélection naturelle

analogie avec la sélection artificielle (agriculture, élevage)

- ? sélections **successives** au sein d'une population des individus plus « performants » : apparition de variétés **nouvelles**
- ? oppositions : néo-lamarckisme, mutationnisme. . .

Le paradigme darwinien _____ "L'Origine des espèces"

1859 : « L'Origine des espèces »

titre de l'ouvrage de Darwin :

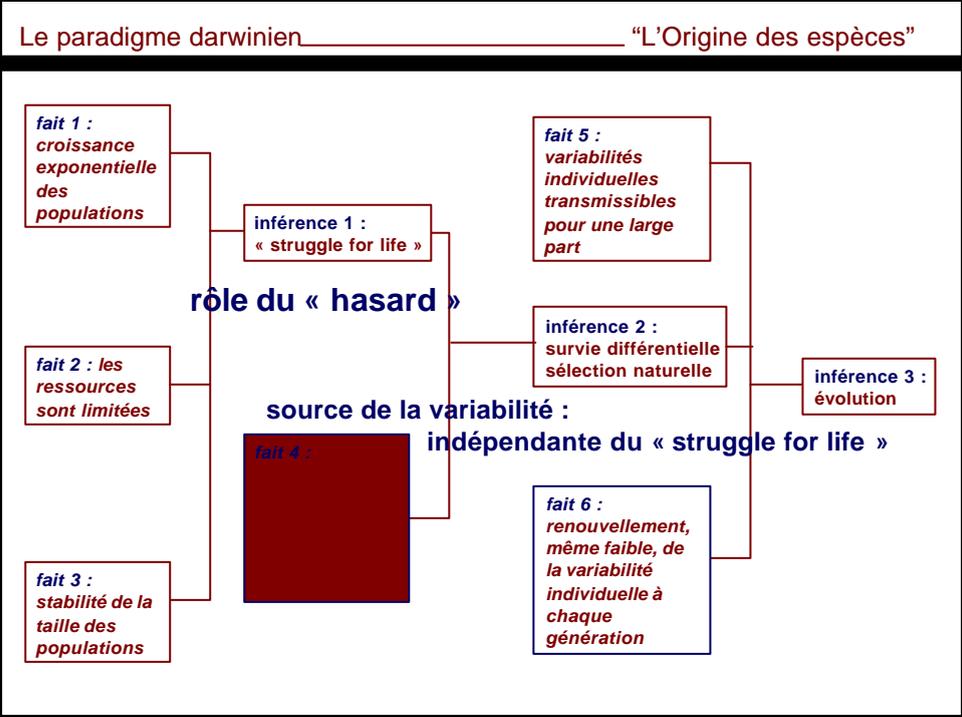
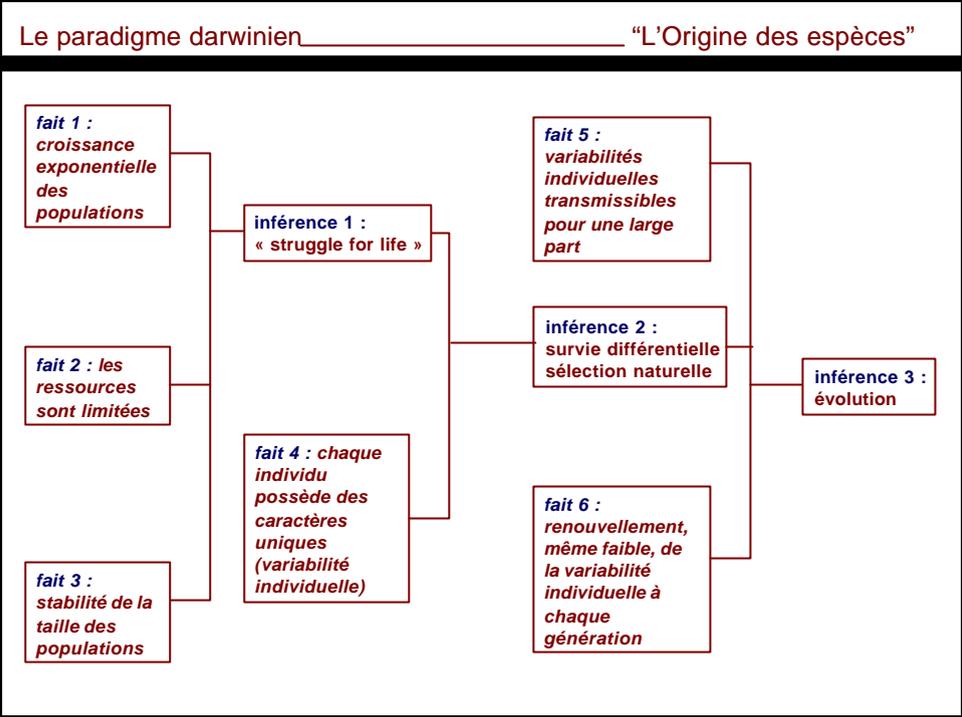
"The origin of species by mean of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life"

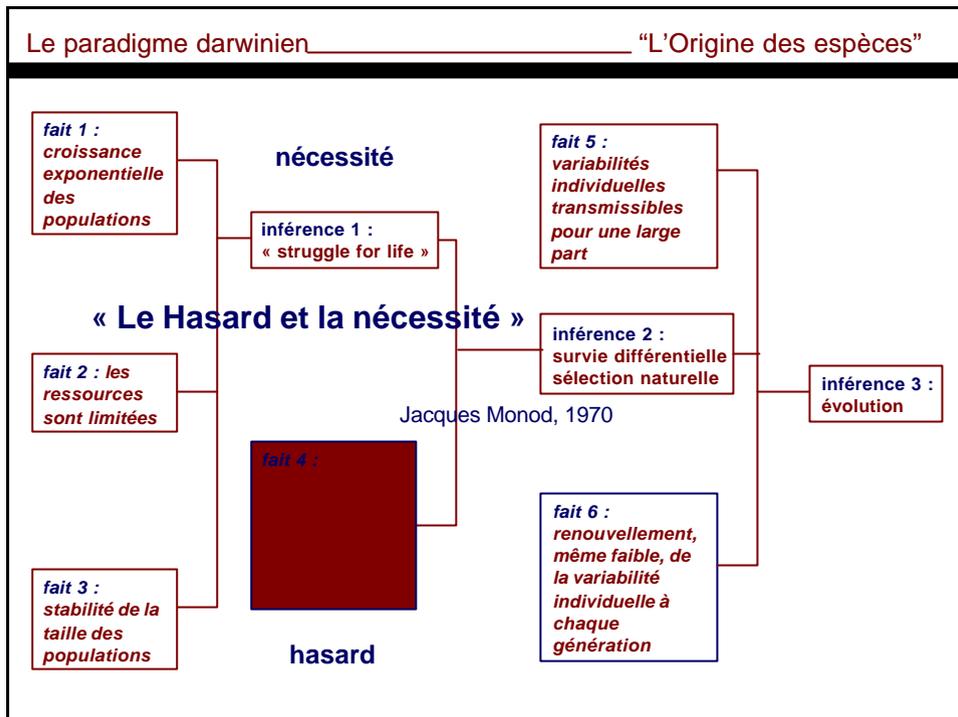
? sens du mot Struggle

"I should premise that I use the term Struggle for Existence in a large and metaphorical sense, including dependence of one being on another, and including (which is more important) nor only the life of the individual, but success in leaving progeny". (chap. 3)

(struggle : lutte, difficulté, mal qu'il faut se donner)

notion-clé : succès dans la reproduction





exemple théorique :

population initiale 
 caractéristiques :
 5 descendants par individu ; 1 survivant par génération

variations : apparaissent sur 1 individu sur 10

variation 1 : « jaune » 

variation 2 : « rectangle » 

apparition d'individus « rectangle jaune » ? 

- a) sans survie différentielle
- b) avec survie différentielle ( survit face à )
 ( survit face à )

Le paradigme darwinien _____ "L'Origine des espèces"

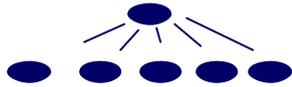
1



sans survie différentielle

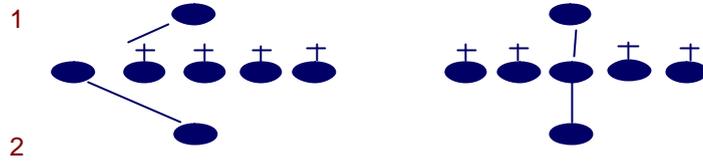
Le paradigme darwinien _____ "L'Origine des espèces"

1



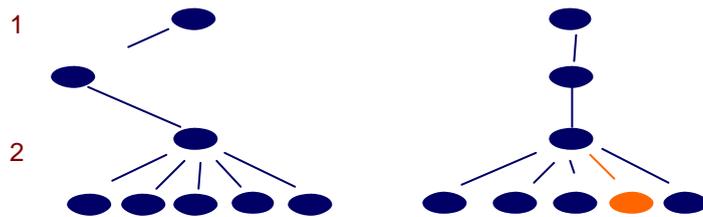
sans survie différentielle

Le paradigme darwinien _____ "L'Origine des espèces"



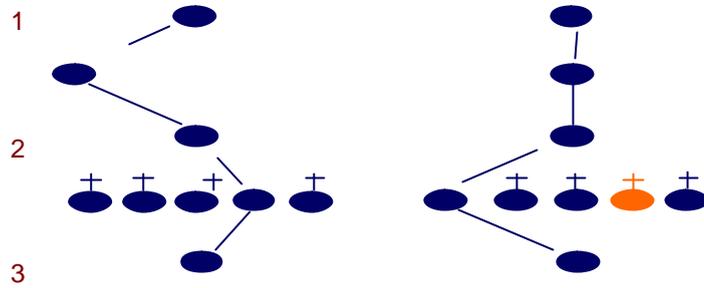
sans survie différentielle

Le paradigme darwinien _____ "L'Origine des espèces"



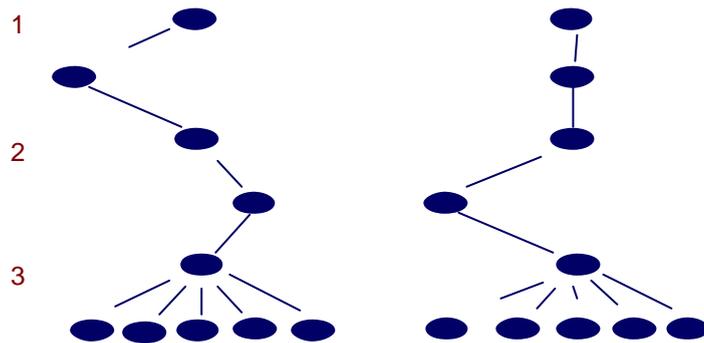
sans survie différentielle

Le paradigme darwinien _____ "L'Origine des espèces"



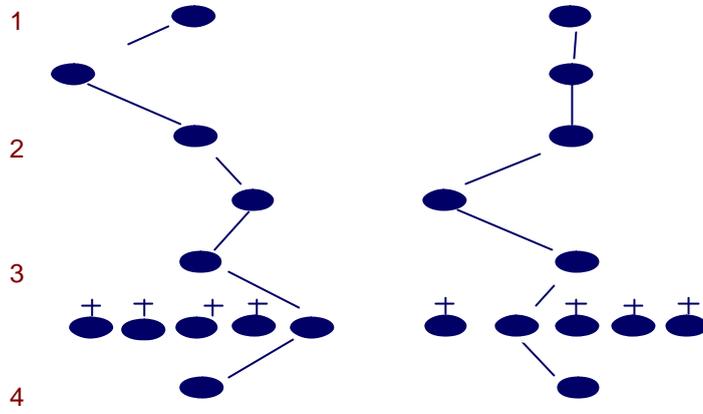
sans survie différentielle

Le paradigme darwinien _____ "L'Origine des espèces"



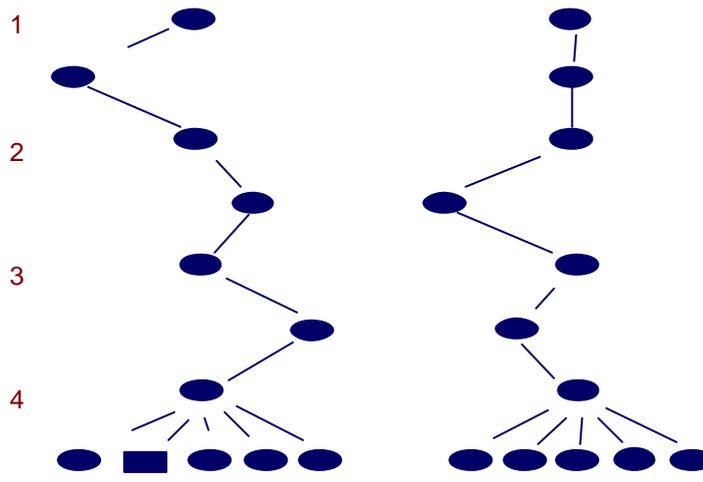
sans survie différentielle

Le paradigme darwinien _____ "L'Origine des espèces"



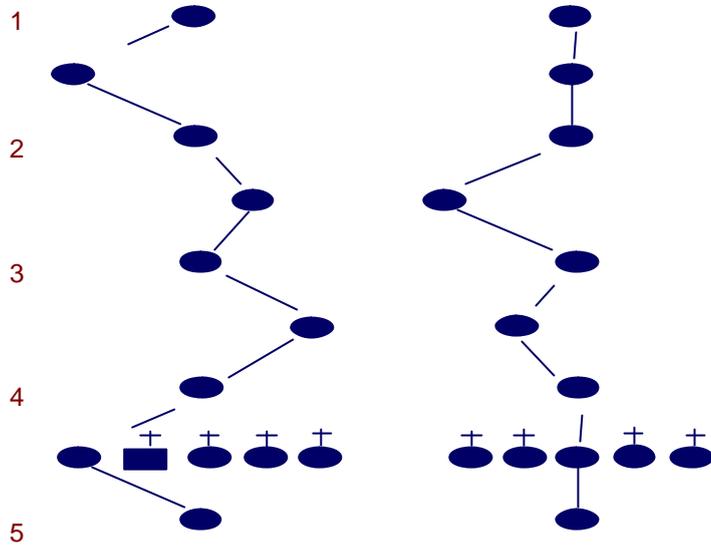
sans survie différentielle

Le paradigme darwinien _____ "L'Origine des espèces"



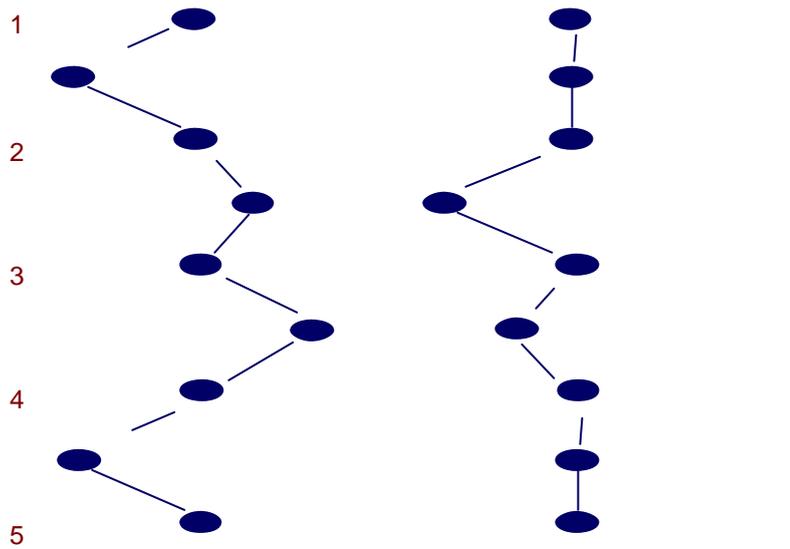
sans survie différentielle

Le paradigme darwinien _____ "L'Origine des espèces"



sans survie différentielle

Le paradigme darwinien _____ "L'Origine des espèces"



sans survie différentielle

pas d'apparition d'individu ■

Le paradigme darwinien _____ "L'Origine des espèces"

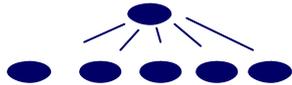
1



avec survie différentielle

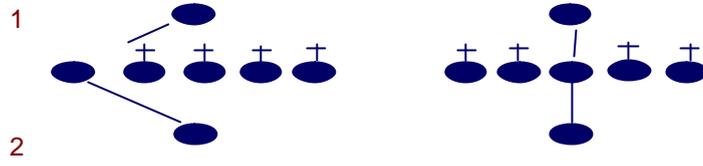
Le paradigme darwinien _____ "L'Origine des espèces"

1



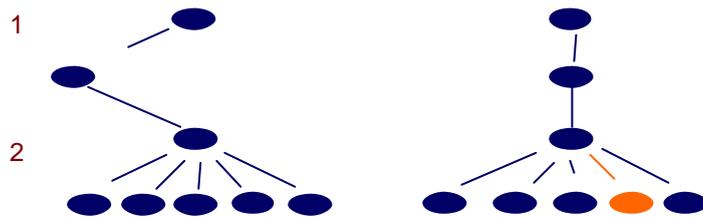
avec survie différentielle

Le paradigme darwinien _____ "L'Origine des espèces"



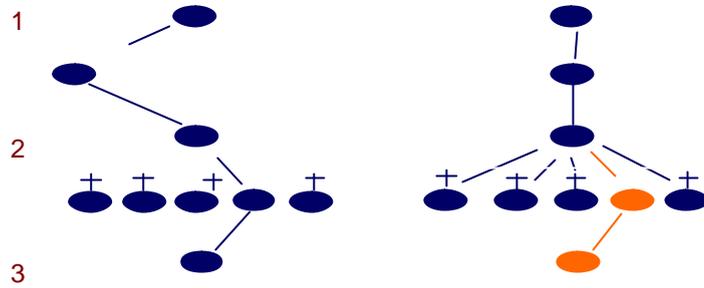
avec survie différentielle

Le paradigme darwinien _____ "L'Origine des espèces"



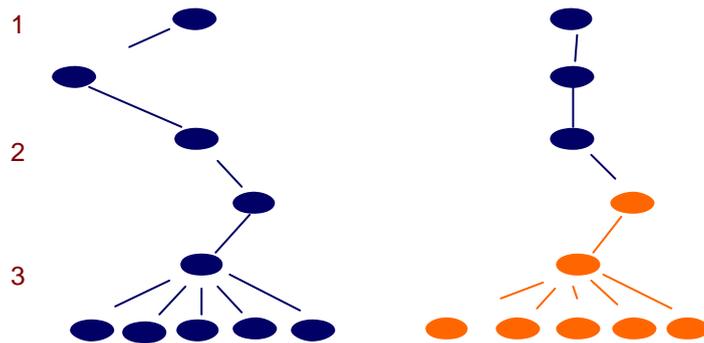
avec survie différentielle

Le paradigme darwinien _____ "L'Origine des espèces"



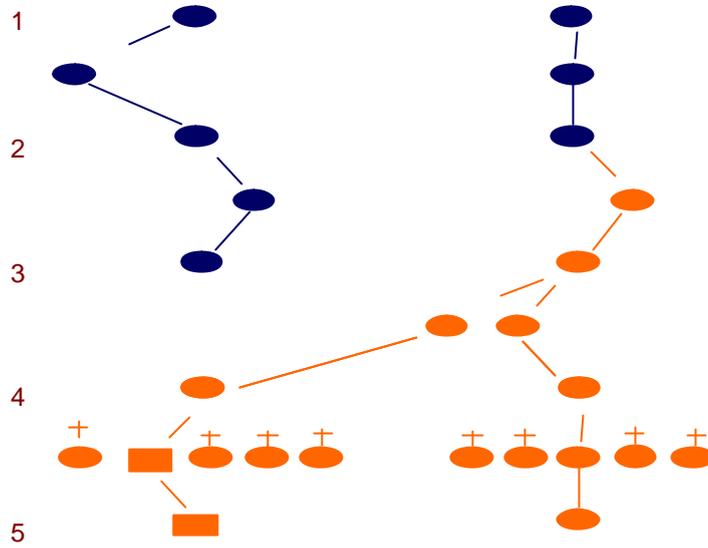
avec survie différentielle

Le paradigme darwinien _____ "L'Origine des espèces"

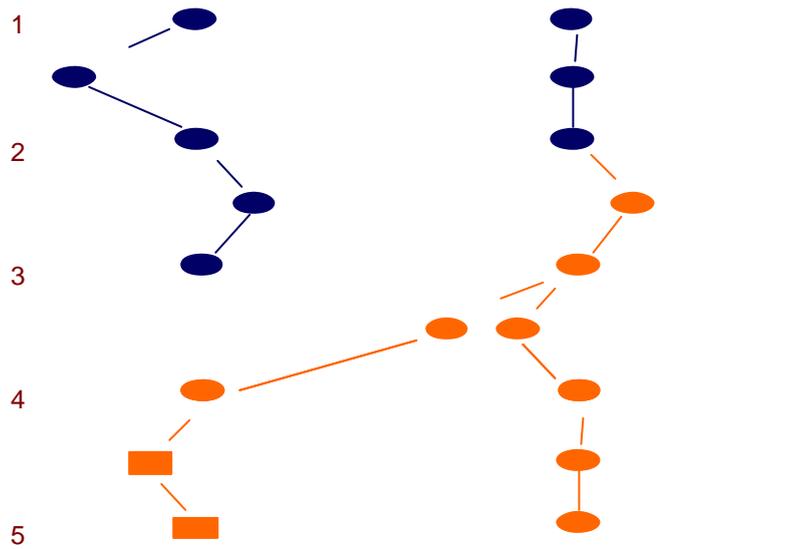


avec survie différentielle

Le paradigme darwinien _____ "L'Origine des espèces"



Le paradigme darwinien _____ "L'Origine des espèces"



théorie de la sélection naturelle selon Darwin :

- théorie probabiliste
- processus itératif

à chaque étape :

variabilité individuelle hasard (probabilité de variation = nouveauté)
sélection naturelle élimination (probabilité de survie = struggle for life)
? probabilité de transmission de la nouveauté

addition d'étapes successives :

probabilité d'accumulations de nouvelles variations
? accumulations de variations nouvelles : évolution

lente accumulation de petites variations : évolution **graduelle**

à chaque étape, la sélection naturelle élimine
par addition d'étapes successives, la sélection naturelle façonne

les réactions à la publication de *L'Origine des espèces*

mise en évidence du phénomène d'évolution

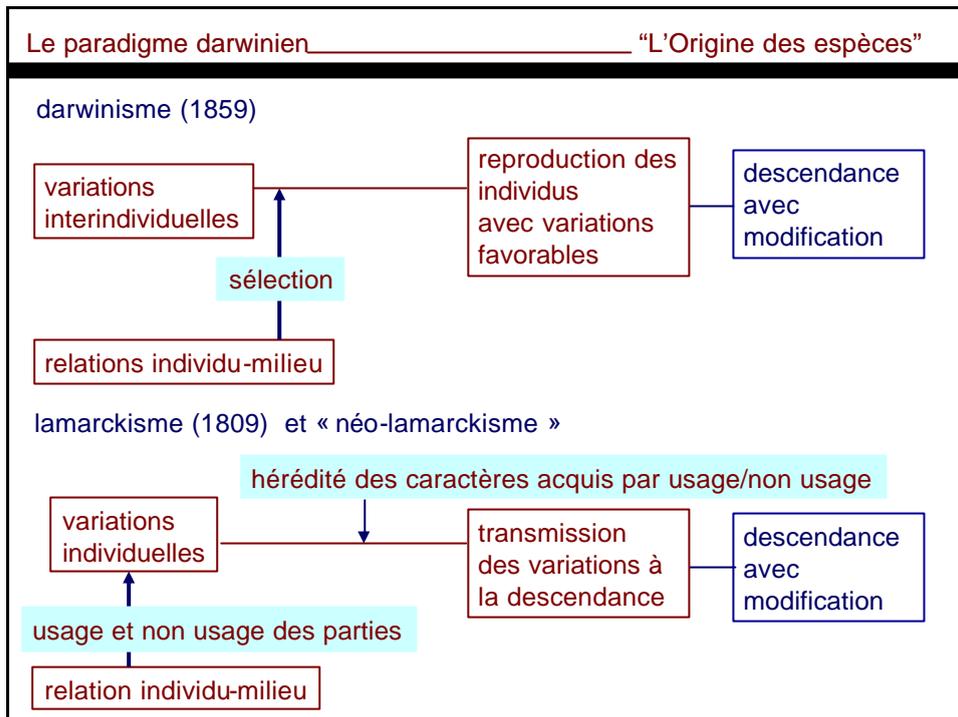
opposants : créationnistes (surtout hors scientifiques)
partisans : évolutionnistes (rapidement, consensus parmi les biologistes)

mécanismes explicatif principal : sélection naturelle

partisans / opposants : avis controversés des biologistes
oppositions : néo-lamarckisme = évolution par hérédité des caractères acquis

publication de *L'Origine des espèces* :

- ? consensus sur l'idée d'évolution
- ? controverses sur ses mécanismes



Le paradigme darwinien _____ “L’Origine des espèces”

Darwin, darwinisme et hérédité des caractères acquis

Darwin croit à l’hérédité des caractères acquis **MAIS** ne les fait pas intervenir dans sa théorie de la sélection naturelle

sélection naturelle

« 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 atteindre la même hauteur, aurait suffi à produire ce quadrupède remarquable ; **mais** l’usage prolongé de toutes les parties, ainsi que l’hérédité des caractères acquis, ont dû aussi contribuer d’une manière importante à leur coordination ».

hérédité des caractères acquis

chap. VII, rajouté à la 6^e édition de *L’Origine des espèces*

sélection naturelle et hérédité des caractères acquis
pour Darwin : deux mécanismes explicatifs **distincts** permettant d’expliquer l’évolution

Le paradigme darwinien _____ “L’Origine des espèces”

pour Darwin : mécanisme principal de l’évolution = sélection naturelle

« quelle que puisse être la cause déterminante des différences légères qui se produisent entre le descendant et l’ascendant [...], nous avons raison de croire que l’accumulation constante de différences avantageuses a déterminé toutes les modifications les plus importantes de structures [...] »

source des variations : inconnues

NB : les travaux de Gregor Mendel sur l’hérédité (1868) demeurent méconnues

Le paradigme darwinien _____ la théorie de la “pangénèse”

La conception de Darwin de l’hérédité

partisan de l’hérédité inflexible, sans exclure l’hérédité flexible

« hypothèse provisoire » de la pangénèse

(Variations of animals and plants under domestication, 1868)

gemmules : particules invisibles porteuses des caractères héréditaires portés par les cellules.

théorie du transport : émission par les cellules à tout stade de gemmules circulant librement dans l’organisme, et pouvant s’accumuler dans les organes sexuels.

permet d’expliquer l’hérédité des caractères acquis

Le paradigme darwinien_____ la théorie de la "pangénèse"

Les conceptions de Darwin – le cœur du paradigme darwinien

- Les espèces évoluent les unes à partir des autres

- La sélection naturelle existe

*variations entre individus, transmissibles en partie
survie et reproduction différentielle*

- La sélection naturelle est la cause majeure de l'évolution

accumulation lente de petites variations, façonnée par la sélection naturelle

- L'usage prolongé et l'hérédité des caractères acquis sont possibles

- Ils peuvent être une cause – mineure – de l'évolution

- Les caractères héréditaires sont portés par des particules circulant dans l'organisme

*il peut y avoir passage de particules héréditaires des cellules somatiques aux
cellules germinales*

Le paradigme darwinien_____ 1883-1886 : le néo-darwinisme

August Weismann : *Sur l'hérédité* (1883)

- la séparation soma/germe et le rejet de l'hérédité flexible

séparation des lignées somatiques et germinales : impossibilité de transmission de la lignée somatique vers la lignée germinale.

? impossibilité théorique de l'hérédité des caractères acquis

- réfutation de l'hérédité des caractères acquis

section répétée de la queue sur plusieurs générations de souris

- preuve expérimentale de la sélection naturelle

prédation différentielle de chenilles placées sur des fonds de couleurs différentes

- postulat des recombinaisons génétiques (amphimixis) comme source de la variation

« À chaque génération des combinaisons apparaissent, qui n'ont jamais existé auparavant et qui n'existeront peut-être jamais plus ».

Le paradigme darwinien_____ 1883-1886 : le néo-darwinisme

« néo-darwinisme » (mot créé en 1896) :
acceptation de tous les idées darwiniennes, sauf l'hérédité flexible.

• Les espèces évoluent les unes à partir des autres

• La sélection naturelle existe

• La sélection naturelle est la cause **unique** de l'évolution

sélectionnisme strict

Le paradigme darwinien_____ 1883-1886 : le néo-darwinisme

« néo-darwinisme » : les réactions

? durcissement des positions néo-lamarckiennes

• L'usage prolongé et l'hérédité des caractères acquis existent

• Ils sont la cause majeure de l'évolution

• La sélection naturelle peut exister

• elle peut être une cause – mineure – de l'évolution

évolution = hérédité des caractères acquis

expériences pour démontrer la réalité de l'hérédité des caractères acquis (jusque dans les années 30, voire au delà)

exemple : expérience de Kammerer (début XXe siècle)
apparition d'appendices copulatoires chez les crapauds forcés
de l'accoupler en milieu aquatique ? « preuve » de l'hérédité
des caractères acquis.
découverte de fraude : injection d'encre de Chine sur les
pattes antérieures de mâles

Le paradigme darwinien_____ 1883-1886 : le néo-darwinisme

« néo-darwinisme » : les réactions

? durcissement des positions néo-lamarckiennes

évolution = hérédité des caractères acquis

? théorie mutationniste/saltationniste

évolution = mutations brutales et de grande ampleur

différentes des variations darwiniennes

Le paradigme darwinien____ 1900 : le mendélisme et l'objection mutationniste

la redécouverte du mendélisme

1868 : publication des travaux de Gregor Mendel (lois générale de la formation et du développement des hybrides)

1900 : redécouverte des lois de Mendel par les botanistes : Hugo De Vries, Carl Erich Correns, Erich Tschermak

années 1900 : extension des lois de Mendel aux animaux : William Bateson (inventeur du terme « génétique »), Lucien Cuénot

Le paradigme darwinien____ 1900 : le mendélisme et l'objection mutationniste

la redécouverte du mendélisme

la théorie chromosomique de l'hérédité

les chromosomes sont le support de l'hérédité : Sutton, Johanssen, Morgan

Sutton (1903) : localisation des facteurs mendéliens sur les chromosomes

Johanssen (1910) : inventeur du mot « gène »

Morgan (1910) : étude de la drosophile

- ? Les chromosomes sont le support de l'hérédité
- ? Les mutations sont discrètes (pas de continuum)

Le paradigme darwinien____ 1900 : le mendélisme et l'objection mutationniste

la théorie mutationniste : De Vries *Die Mutationstheorie (1903)*

« *La variation, quelle qu'en soit la cause, est le phénomène essentiel de l'évolution* » (W. Bateson)

questions : quelle variation ? uniquement la variation ?

1. La variation individuelle continue ne joue aucun rôle dans l'évolution, et n'a pas de base génétique ;
2. la sélection naturelle est sans importance ;
3. les changements évolutifs sont dûs à des mutations soudaines de grande ampleur ; les espèces connaissent des périodes de mutabilité et d'immutabilité.
4. la sélection naturelle ne peut qu'exterminer les nouvelles espèces, pas les engendrer.

« *la transformation de masse d'une population par le biais d'étapes imperceptibles paraît inconcevable* ».

Le paradigme darwinien____ 1900 : le mendélisme et l'objection mutationniste

la théorie mutationniste : De Vries

- La sélection naturelle existe
- La sélection naturelle n'est pas la cause majeure de l'évolution
- des mutations brutales et de grande ampleur apparaissent
- elles sont la cause majeure de l'évolution

La sélection naturelle peut éliminer de nouvelles espèces, mais elle ne peut pas les façonner

Le paradigme darwinien_____ 1900-1930 : les oppositions

1900-1930 : opposition irréductible

sélectionnistes, mutationnistes et néo-lamarckistes

paléontologistes / généticiens / naturalistes

différences :

- d'objets d'études
- de méthodologie

perte d'influence du néo-darwinisme

Le paradigme darwinien_____1918-1933 : la génétique des populations

nouvelle approche de la génétique, née d'une controverse entre biométriciens et mendéliens sur l'importance de la variation continue.

génétique mathématique des populations (fishérisme)

construction de modèles théoriques de l'évolution de populations à partir des lois de Mendel.

génétique écologique des populations

mise en évidence expérimentale des prédictions des modèles (cages à drosophiles)

cages à drosophile : élevage d'une population nombreuse de drosophiles sur plusieurs générations, sans introduction de gènes étrangers ? étude de l'effet du milieu sur la variation génétique.

Le paradigme darwinien_____1918-1933 : la génétique des populations

principe de Hardy-Weinberg : 2 allèles a et a' resteront à la même fréquence dans la population, à moins que leur fréquence ne soit affectée par l'immigration, la sélection ou les dérives dues à l'échantillonnage.

Norton (1915) : importance d'un avantage sélectif, même faible, sur la fréquence d'un allèle dans la population

Fisher (1918), Haldane : articles sur la mathématique de la distribution des gènes dans une population

Sewall Wright : étude de l'effet des petits échantillonnage (dérive génétique)

Tcheverikov : étude de la variabilité génétique cachée : dans les populations diploïdes, un allèle récessif peut rester caché dans la population, car seuls les homozygotes sont exposés à la sélection.

Tessier, L'Héritier : mise en évidence expérimentale des prédictions des modèles (cages à drosophiles)

Le paradigme darwinien_____1918-1933 : la génétique des populations

- le matériel génétique est invariant
- toutes les mutations ne sont pas nuisibles
- la recombinaison est la source la plus importante de variation dans la population
- un seul gène peut affecter plusieurs caractères du phénotype (effet pléiotropique)
- la variation phénotypique continue n'est pas en conflit avec l'hérédité particulière
- les données théoriques et expérimentales montrent l'efficacité de la sélection

Le paradigme darwinien____1936-1947 : la théorie synthétique de l'évolution

Les conditions de la synthèse

généticiens : développement de la génétique des populations

naturalistes : développement d'une systématique des populations aisément traduisibles en terme de génétique des populations

objet d'étude : la population plutôt que la lignée phylétique

étude de masse et traitement statistique des données

étude quantitative de la variabilité de la population

Le paradigme darwinien____1936-1947 : la théorie synthétique de l'évolution

acteurs majeurs : Dobzansky, Huxley, Mayr, Simpson...

1937 : «Genetics and the origin of species », Dobzansky (1937)
« synthèse évolutionniste » : expression de Julian Huxley (1942)
1947 : symposium international (2-4 janvier 1947) à Princeton

approche populationnelle de l'espèce et de la spéciation
la définition « biologique » de l'espèce
(espèce = population reproductivement isolée des autres populations)

? *étude de la spéciation : étude de la mise en place de l'isolement reproductif, plutôt que de la génèse d'un type nouveau.*
(*isolement géographique ; isolement reproductif*)

spéciation : apparition d'une nouvelle espèce par bifurcation

anagénèse : transformation progressive d'une espèce en une autre

Le paradigme darwinien____1936-1947 : la théorie synthétique de l'évolution

le point sur la théorie synthétique

nouvelle approche génétique

- approche théorique : modèle de distribution de la variabilité génétique
- approche expérimentale : vérification expérimentale des prédictions des modèles mathématiques.

nouvelle approche naturaliste

- définition « biologique » de l'espèce : notion d'isolement reproductif
espèce : ensemble d'individus (potentiellement) interféconds
- définition populationnelle de l'espèce : rejet de l'essentialisme
espèce : ensemble d'individus et non représentant d'un type
- rôle de la distribution géographique

accord entre la génétique les populations et des observations de la variabilité des populations naturelles :
renforcement de la théorie darwinienne de l'évolution

Le paradigme darwinien____1936-1947 : la théorie synthétique de l'évolution

le point sur la théorie synthétique

respect du « coeur » du paradigme darwinien

- La sélection naturelle existe

variations entre individus, transmissibles en partie

survie et reproduction différentielle

- La sélection naturelle est la cause majeure de l'évolution

accumulation lente de petites variations, façonnée par la sélection naturelle

ajouts :

variation individuelle : hérédité particulière (gènes), mutation et recombinaison, effet pléiotropique

Le paradigme darwinien____1936-1947 : la théorie synthétique de l'évolution

le point sur la théorie synthétique

respect du « coeur » du paradigme darwinien

- La sélection naturelle existe

variations entre individus, transmissibles en partie

survie et reproduction différentielle

- La sélection naturelle est la cause majeure de l'évolution

accumulation lente de petites variations, façonnée par la sélection naturelle

ajouts :

variation individuelle : hérédité particulière (gènes), mutation et recombinaison, effet pléiotropique

pression de sélection : modification de la distribution génétique d'une population (modèles mathématiques, études expérimentales)

Le paradigme darwinien____1936-1947 : la théorie synthétique de l'évolution

le point sur la théorie synthétique

respect du « coeur » du paradigme darwinien

- La sélection naturelle existe
variations entre individus, transmissibles en partie
survie et reproduction différentielle
- La sélection naturelle est la cause majeure de l'évolution

accumulation lente de petites variations, façonnée par la sélection naturelle

ajouts :

variation individuelle : hérédité particulière (gènes), mutation et recombinaison, effet pléiotropique

pression de sélection : modification de la distribution génétique d'une population (modèles mathématiques, études expérimentales)

évolution façonnée par la sélection naturelle :

la microévolution explique la macroévolution

Le paradigme darwinien____1936-1947 : la théorie synthétique de l'évolution

limites, problèmes et objections

limites et problèmes

- modèles mathématiques simples : les interactions entre gènes sont négligées
- génétique allélique : répartition d'allèles dans une population
- « génétique du sac de haricot » (E. Mayr)
- étude focalisée sur la microévolution
- pas de prise en compte des données embryologiques

objections

- la théorie synthétique ne rend pas compte de la macroévolution (évolution des taxons au-delà de l'espèce)
- la génétique mendélienne ne rend pas compte de l'embryologie

Le paradigme darwinien____1936-1947 : la théorie synthétique de l'évolution

objections et réponses

objection : la théorie synthétique ne rend pas compte de la macroévolution

discontinuité des archives paléontologiques (gradualisme non visible dans les séries fossiles)

valeur adaptative des ébauches de structures nouvelles ? (ex : oeil, aile)

mécanismes alternatifs proposés (paléontologistes) :

- processus saltatoires
- processus auto-génétiques
- hérédité flexible

réponse de la théorie synthétique : macroévolution = microévolution

les phénomènes macro-évolutifs ne sont pas en contradiction avec l'interprétation darwinienne de la génétique.

la discontinuité apparente des séries fossiles est un artéfact (séries incomplètes)

les mécanismes alternatifs proposés sont en contradiction avec les données de la génétique

Le paradigme darwinien____1936-1947 : la théorie synthétique de l'évolution

objections et réponses

objection : la génétique mendélienne ne rend pas compte de l'embryologie génétique de la transmission des caractères ? génétique du développement

**comment les gènes contrôlent-ils le développement embryonnaire ?
macroévolution : changement du développement embryonnaire**

mécanismes alternatifs proposés (Goldschmidt) :

- gènes de taux de changement (« rate genes ») : un petit changement génétique produit un gros changement morphologique et physiologique

« Le gène mutant produit son effet en changeant les taux des processus partiels de développement. Il peut s'agir des taux de croissance ou de différenciation [...] ».

? **théorie du « monstre prometteur » (évolution « saltationniste »)**

**-hérédité « chromosomique » : remise en cause de l'hérédité particulaire et de la notion de gène
(pas de gènes indentifiables sur les chromosomes)**

Le paradigme darwinien_____1936-1947 : la théorie synthétique de l'évolution

objections et réponses

objection : la **génétique mendélienne ne rend pas compte de l'embryologie**
génétique de la transmission des caractères ? génétique du développement

comment les gènes contrôlent-ils le développement embryonnaire ?
macroévolution : changement du développement embryonnaire

mécanismes alternatifs proposés (Goldschmidt) :

- *gènes de taux de changement (« rate genes ») : un petit changement génétique produit un gros changement morphologique et physiologique*

« *Le gène mutant produit son effet en changeant les taux des processus partiels de développement. Il peut s'agir des taux de croissance ou de différenciation [...] ».*

? *théorie du « monstre prometteur »*

- *hérédité « chromosomique » : remise en cause de la notion de gène*

réponse de la théorie synthétique : mépris

causes : remise en cause du dogme gradualiste

hérédité « chromosomique » indéfendable

Le paradigme darwinien_____1950-1970 : la post-synthèse

l'intégration des découvertes de la biologie moléculaire

principales découvertes

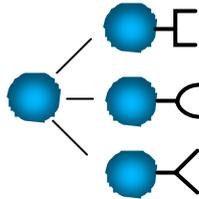
- principe un gène ? une fonction (1941 : Beadle, Tatum, Lederberg)
- structure de l'ADN (1953 : Watson, Crick, Wilkins)
- réplication semi-conservatrice de l'ADN (1956-1958)
- ARN messagers (1960 : Monod, Jacob)
- code génétique (1961-1967)
- relation structure primaire / structure tertiaire des protéines
- horloge moléculaire (1961 : Zuckerkandl, Pauling)

immunologie : théorie sélectionniste de Macfarlane Burnet (1957)

Le paradigme darwinien_____1950-1970 : la post-synthèse

la production d'anticorps spécifiques

lymphocytes - anticorps

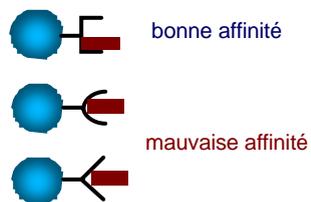


chaque lymphocyte produit un anticorps différent (variation individuelle aléatoire)

Le paradigme darwinien_____1950-1970 : la post-synthèse

la production d'anticorps spécifiques

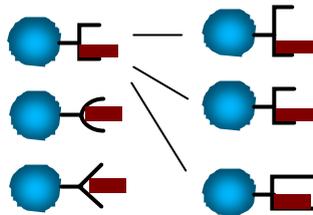
liaison anticorps - antigène



l'antigène se lie préférentiellement à certains anticorps

la production d'anticorps spécifiques

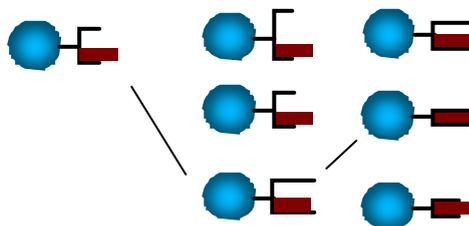
liaison anticorps - antigène



liaison antigène-
anticorps ?
multiplication (avec variations interindividuelles aléatoires)

la production d'anticorps spécifiques

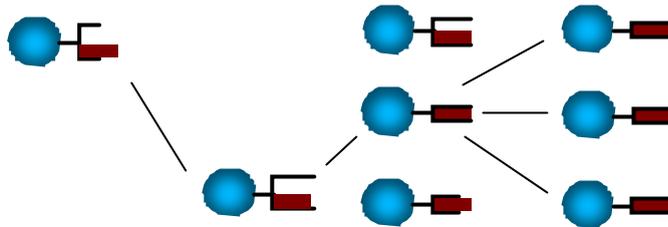
liaison anticorps - antigène



processus itératif

la production d'anticorps spécifiques

liaison anticorps - antigène



processus itératif : apparition d'anticorps très spécifiques

l'intégration des découvertes de la biologie moléculaire

conséquences sur la théorie de l'évolution

- relation unidirectionnelle gène-protéine ? rejet de l'hérédité des caractères acquis
- code génétique unique : origine commune de la vie
- base moléculaire de la variation

Mécanisme « darwinien » de la production d'anticorps spécifiques

un processus sélectif façonne la production d'anticorps spécifiques

renforcement de la théorie synthétique
approche réductionniste du vivant

Le paradigme darwinien_____ la valeur sélective des mutations

1968 : la théorie neutraliste (Motoo Kimura)

principe :

la grande majorité des changements évolutifs au niveau moléculaire sont créés par la dérive génétique fortuite s'électivement neutre ou presque neutre. La sélection naturelle ne joue qu'un faible rôle dans les changements de séquences d'ADN.

autre définition de l'évolution : « *tous les changements grands ou petits, visibles ou invisibles, adaptatifs ou non adaptatifs, décelable au niveau moléculaire.* »

bases :

bases théoriques de la génétique des populations

données de la biologie moléculaire

taux de substitution des amino-acides par année presque uniforme dans les différentes lignées (horloge moléculaire)

aspect aléatoire des substitutions

Le paradigme darwinien_____ la valeur sélective des mutations

1968 : la théorie neutraliste (Motoo Kimura)

observations

Etude des vitesses de changement moléculaire au niveau de l'ADN

substitutions synonymes

substitutions au niveau du 3e élément du codon 5 fois plus rapides au autres niveaux.

ex : **CCA** : proline **CCC** : proline **CAA** : glutamine **ACA** : thréonine

introns (*parties non codantes, éliminés par épissage de l'ARNm*)

substitutions au niveau des introns plus rapides

pseudogènes (*parties de l'ADN similaires à des gènes, mais non codantes*)

substitutions au niveau des pseudogènes plus rapides ; vitesse identique pour les trois éléments du codon.

conclusions

? mise en évidence d'une variabilité moléculaire sélectivement neutre

? mise en évidence de la pression de sélection au niveau moléculaire
(pression de sélection : phénomène conservateur au niveau moléculaire)

relation entre génotype et phénotype : modèle dynamique non linéaire

Le paradigme darwinien_____ le gradualisme en question

1974 : la théorie des équilibres ponctués (Nils Elredge & Stephen J. Gould)

(« *pattern of punctuated equilibria* »)

observation :

les archives géologiques montrent des discontinuités, des variations de vitesse de divergence entre lignées, et de longues périodes de stase

explication gradualiste classique :

artéfact dû à l'incomplétude des archives géologiques

(ex : « explosion » du Cambrien : les données antérieures manquent, ce qui donne cet apparence de rapidité évolutive)

explication de la théorie des équilibres ponctués :

les épisodes d'évolution rapide et de stase sont une réalité

les stases évolutives observées dans les archives fossiles ne peuvent pas être des artéfacts

Le paradigme darwinien_____ le gradualisme en question

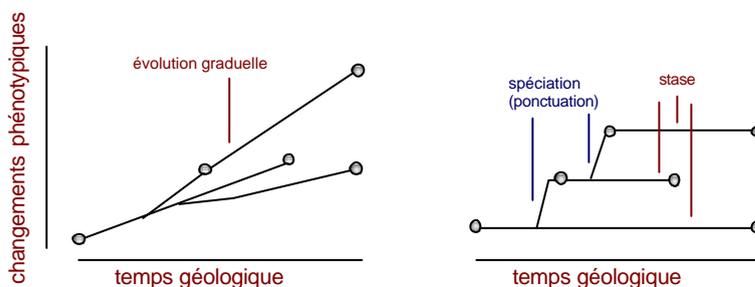
1974 : la théorie des équilibres ponctués (Elredge & Gould)

observation :

les archives géologiques montrent des discontinuités, des variations de vitesse de divergence entre lignées, et de longues périodes de stase

explication gradualiste classique :

explication de la théorie des équilibres ponctués :



Le paradigme darwinien_____ le gradualisme en question

1974 : la théorie des équilibres ponctués (Elredge & Gould)

mécanismes proposés

déroulement rapide de la spéciation dans des populations marginales à faible effectif : dérive génétique
variation phénotypique brutale : gènes du développement
niveau de sélection : espèce

conclusion

objections :

l'explication classique est la bonne
le gradualisme ne suppose pas une vitesse constante de divergence phénotypique ? la théorie des équilibres ponctués n'est qu'une variante du gradualisme

apports

validation expérimentale de la stase
importance de la spéciation dans l'évolution
niveau de sélection ? individu, espèce...
notion d'exaptation : changement d'utilisation d'une structure

Le paradigme darwinien_____ quelle est l'unité de sélection ?

les différentes conceptions

darwinisme classique (Darwin, théorie synthétique de l'évolution)

niveau de sélection = individu

1^{re} théorie de la sélection de groupe (V. C. Wynne-Edwards)

niveau de sélection = groupe d'individus

« *L'évolution est une lutte entre groupe, non entre les individus. Et les groupes survivent s'ils ajustent leur population par les actes altruistes d'individus* ».

explication à un certain nombre de comportement sociaux ou altruistes : cris d'un oiseau à l'approche d'un prédateur, coassement des grenouilles...

objection

explication de beaucoup de ces caractères par le darwinisme classique (unité de sélection = individu)

théorie du « gène égoïste » (R. Dawkins, 1976)

niveau de sélection = gène

« *un corps est un moyen utilisé par les gènes pour préserver les gènes de toute altération* ».

Le paradigme darwinien_____ quelle est l'unité de sélection ?

les différentes conceptions

darwinisme classique (Darwin, théorie synthétique de l'évolution)

niveau de sélection = individu

1^{re} théorie de la sélection de groupe (V. C. Wynne-Edwards)

niveau de sélection = groupe d'individus

« L'évolution est une lutte entre groupe, non entre les individus. Et les groupes survivent s'ils ajustent leur population par les actes altruistes d'individus ».

explication à un certain nombre de comportement sociaux ou altruistes : cris d'un oiseau à l'approche d'un prédateur, coassement des grenouilles...

objection

explication de beaucoup de ces caractères par le darwinisme classique (unité de sélection = individu)

théorie du « gène égoïste » (R. Dawkins, 1976)

niveau de sélection = gène

« un corps est un moyen utilisé par les gènes pour préserver les gènes de toute altération ».

théorie de la hiérarchie des niveaux de sélection (S. J. Gould, 2002)

niveaux de sélection = gènes, cellule, individu, dème, espèce, clade

Le paradigme darwinien_____ quelle est l'unité de sélection ?

1976 : la théorie du « gène égoïste » (Richard Dawkins)

« un corps est un moyen utilisé par les gènes pour préserver les gènes de toute altération ». Ce qui est continu, ce ne sont pas les individus, qui meurent à chaque génération, mais les gènes.

objections :

? simple effet de formulation : « la poule n'est que le moyen utilisé par l'œuf pour faire un autre œuf ».

? la sélection s'exerce sur le phénotype.

la controverse Dawkins – Gould

réductionnisme (R. Dawkins) : lien direct génotype phénotype : la sélection phénotypique correspond à la sélection génotypique.

contrainte phénotypique (SJ Gould) : dynamique non linéaire de la relation génotype – phénotype ; effet pléiotropique.

L'effet de la sélection se voit toujours au niveau des gènes ; mais la sélection n'agit pas toujours au niveau des gènes

gènes = répliqueurs

pression de sélection : s'exerce sur des interacteurs (interagissent avec le milieu)

Le paradigme darwinien_____ Darwinisme et comportement

Les comportements peuvent être le fruit de la sélection naturelle : *The Descent of man (La Filiation de l'homme)*, C. Darwin.

La sociobiologie : Edward O. Wilson (1975)

principe

le comportement fait partie du phénotype. Les comportements sont génétiquement déterminés et sont soumis à la pression de sélection. La sociologie est réductible à la biologie par l'analyse des avantages adaptatifs des comportements sociaux

sociobiologie version « douce »

les comportements sont très largement génétiquement déterminés, au moins chez les animaux et, lorsque c'est le cas, peuvent être la conséquence de la pression de sélection.

sociobiologie version « dure »

tous les comportements, ou presque, sont génétiquement déterminés, y compris chez l'homme ; chaque trait du comportement est déterminé par la pression de sélection.

Le paradigme darwinien_____ Darwinisme et comportement

La sociobiologie : Edward O. Wilson (1975)

objections

extrapolation à l'homme : certainement vrai dans une certaine mesure, mais il existe des comportements culturels à base non génétique

réductionnisme : les traits de caractère sont considérés comme génétiquement déterminés indépendamment les uns des autres, vision simpliste de la réalité

La sélection de parentèle et l'altruisme : Hamilton, Maynard-Smith

principe 1 : La théorie darwinienne = théorie probabiliste :

sélection naturelle : modifie la probabilité de transmission d'une variation à la génération suivante
(« success in leaving progeny »)

Si un caractère génétiquement déterminé porté par un individu favorise la survie de sa progéniture, ce caractère se répandra à la génération suivante.

principe 2 : ce principe reste valable si le caractère génétiquement déterminé favorise la survie de la progéniture des individus porteur du même caractère (parentèle)

conséquence : un comportement « altruiste » (sacrifice au profit d'autrui) peut être sélectionné positivement si le « sacrifice » se fait au profit de la parentèle.

Le paradigme darwinien_____ le darwinisme aujourd'hui

les données actuelles

- intégration des données de la génétique et de la biologie moléculaire
- intégration des données phylogénétiques
- intégration de théories parfois présentées dans leur version initiale comme non darwiniennes
 - théorie neutraliste de l'évolution
 - théorie des équilibres ponctués
- ? modification de la théorie synthétique
- ? respect du coeur du paradigme darwinien

paradigme darwinien : cadre conceptuel très élaboré

modèles mathématiques

études expérimentales

traitements quantitatifs de grands nombres de données

questions conceptuelles : apport des philosophes des sciences

Le paradigme darwinien_____ le darwinisme aujourd'hui

questions et controverses

les controverses

« ultradarwinisme » :

sélectionnisme, réductionnisme (1 niveau de sélection = gène)

adaptationnisme : pression de sélection ? une adaptation optimum

« antiréductionnisme »

non-adaptationnisme : pression de sélection ? compromis fonctionnel

notion de contrainte phénotypique

? les questions

l'origine de la vie

la macroévolution

unité(s) de sélection

liens entre génétique, développement, physiologie

(développement, physiologie : interactions complexes des produits de plusieurs gènes)

Le paradigme darwinien_____ le darwinisme aujourd'hui

les opposants au paradigme darwinien

les créationnistes

fondamentalisme religieux

littéralité des textes bibliques

? en contradiction avec les données empiriques

les évolutionnistes antidarwiniens

1 point commun : opposition métaphysique : finalité visible dans l'évolution

+ conceptions divergentes (finalité génétique, non génétique...)

pas de mécanismes alternatifs crédibles au paradigme darwinien

appel à une « finalité » hors du champ de la science

science : suppose un matérialisme méthodologique

Le paradigme darwinien_____ conclusion

« En étudiant les controverses sur la théorie de l'évolution qui ont fait rage ces dernières années, j'ai maintes fois constaté qu'on leur donnait plus d'importance qu'elles ne le méritaient. Des orientations novatrices, des éclairages originaux, sont abusivement devenus de nouveaux paradigmes ; des hypothèses intéressantes mais mineures ont été exagérées et transformées en théories anti-darwiniennes ».

Mark Ridley

éléments de bibliographie

- Blanc M. Les Héritiers de Darwin. Paris: Seuil, 1990.
Brown A. The Darwin wars. London: Simon & Schuster, 1999.
Darwin C. L'Origine des espèces (traduction française de la 6e édition 1880). Paris: La Découverte, 1985.
Darwin C. The Origin of species (texte de la 1re édition 1959). London: PenguinBooks, 1985.
Dupouey P. Epistémologie de la biologie. Paris: Nathan, 1997.
Duris P, Gohau G. Histoire des sciences de la vie. Paris: Nathan, 1997.
Gould S J. Darwin et les grandes énigmes de la vie (traduction française). Paris: Pygmalion, 1979
Gould S J. Le Pouce du panda (traduction française). Paris: Grasset, 1980.
Gould S J. The structure of evolutionay theory. Cambridge (USA):Belknap Press, 2002
Kuhn T. La Structure des révolutions scientifiques (traduction française). Paris: Flammarion, 1983.
Lamarck J. Philosophie zoologique (1909). Paris: Garnier-Flammarion, 1994.
Maddox J. Ce qu'il reste à découvrir (traduction française). Paris: Bayard, 2000.
Mayr E. Histoire de la biologie (traduction française). Paris: Fayard, 1989.
Mayr E. Darwin et la pensée moderne de l'évolution (traduction française): ed. Odile Jacob, 1993.
Mayr E. Qu'est-ce que la biologie ? (traduction française). Paris: Fayard, 1998.
D. Noble. La musique de la vie (traduction française). Paris: Seuil, 2007.
Popper K. Conjectures et réfutations (traduction française). Paris: Payot, 1985.
Raup D. De l'extinction des espèces (traduction française). Paris: Gallimard, 1991.
Ridley M. L'Evolution. Paris: Belin, 1987.
Schmitt S. L'Oeuvre de Richard Goldschmidt. Rev hist sci 2000;53:381-399.
Tort P. Darwin et le darwinisme. Paris: PUF, 1997.