



UNIVERSITÉ
BORDEAUX
SEGALEN

Licence Biologie - UE culture générale

histoire des sciences biologiques

Le Paradigme darwinien

Etienne Roux

*Adaptation cardiovasculaire à l'ischémie INSERM U 1034
UFR des Sciences de la Vie Université Bordeaux Segalen*

contact: etienne.roux@u-bordeaux2.fr

support de cours :

*plateforme pédagogique l'UFR des sciences de la Vie
e-fisio.net*

objectif du cours

répondre à la question suivante :

la théorie de l'évolution biologique émise par Darwin est-elle valable aujourd'hui?

problèmes

- « Origine des espèces » publiée en 1859;
- certaines conceptions acceptées par Darwin = fausses ;
- nombreux phénomènes biologiques : inconnus de Darwin

conceptions actuelles \neq conceptions de Darwin

fondements de la théorie de Darwin : abandonnés ou non ?

→ notion de paradigme : cadre conceptuel

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

connaissances et compétences à maîtriser

- concepts fondamentaux de la théorie de Darwin (évolution par sélection naturelle) ;
- distinction concepts fondamentaux - concepts accessoires.
- différences entre : sélection naturelle / transformisme lamarckien / fixisme

- principales étapes de remise en cause/actualisation de la théorie darwinienne
 - repères chronologiques
 - personnes-clés
 - concepts-clés et leur impact sur la théorie darwinienne

- conception actuelle :
 - principaux points de consensus
 - principales questions en débat

- répondre à la question :
 - la conception actuelle de l'évolution correspond-t-elle toujours au paradigme darwinien ?

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.

Les années de formation

Naissance le 12 février 1809 (Shrewbery)

1825-1827 : étude à Edimbourg

-médecine, géologie, zoologie;

-élève d'Edmund Grant (zoologiste partisan de Lamarck)

-1827-1831 : étude à Cambridge

-Théologie; zoologie, botanique, géologie

-Élève de John Henslow (zoologie, botanique), d'Adam Sedgwick (géologie)

-1831-1836 : voyage autour du monde à bord du Beagle

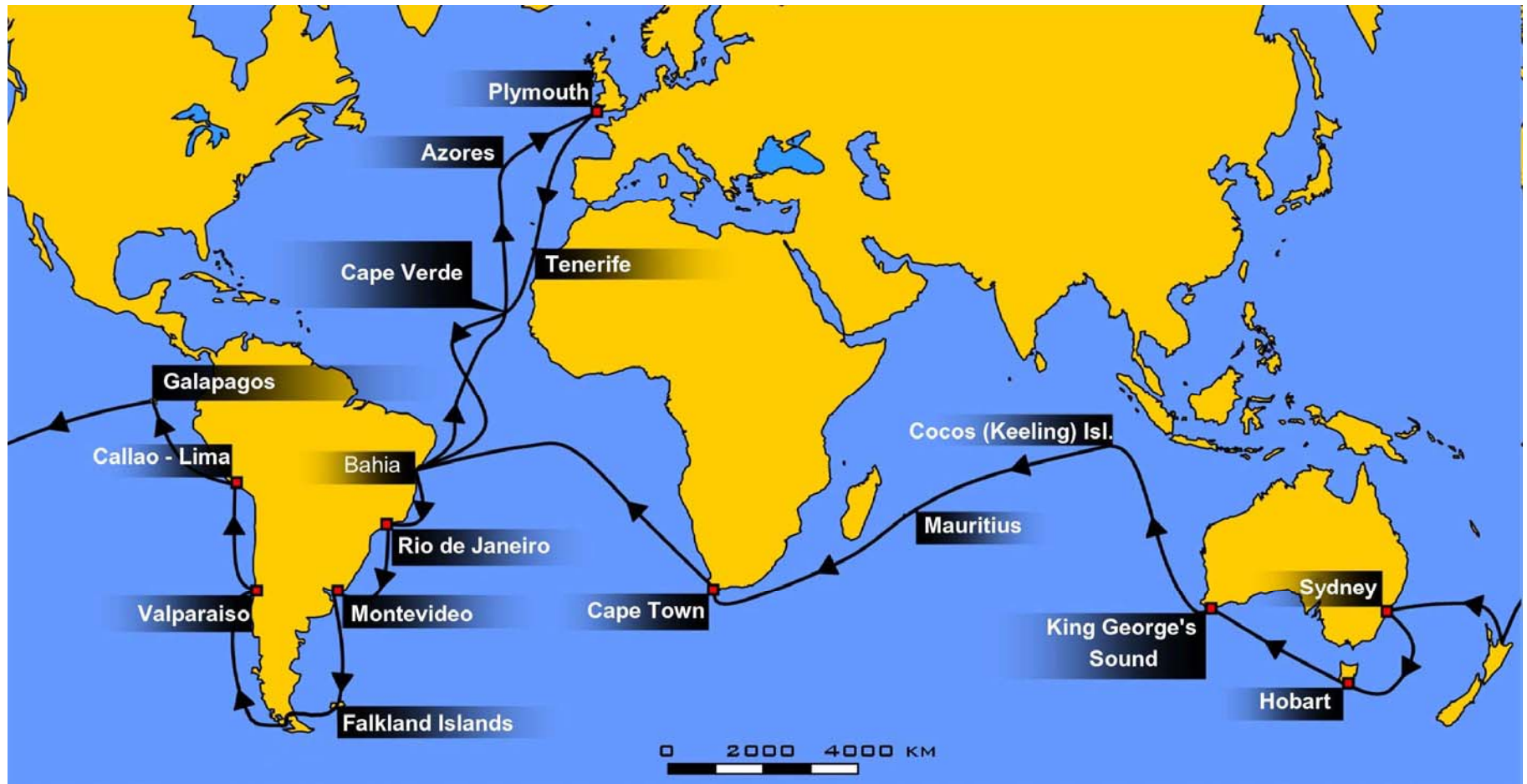
-Iles du Cap Vert; Amérique du Sud (Brésil, Argentine, Chili, Galápagos);

Tahiti; Nouvelle Zélande; Australie; Afrique du Sud

→« naturaliste »: géologie, zoologie, paléontologie, (botanique)

→Premiers doutes sur la fixité des espèces : dernière partie du voyage

Le voyage du Beagle



→ « naturaliste » : géologie, zoologie, paléontologie, (botanique)

→ Premiers doutes sur la fixité des espèces : dernière partie du voyage

La transmutation des espèces

2 octobre 1836 : retour en Grande-Bretagne

Exploitation des données recueillies et spécimens rapportés

Juillet 1837 : Début des « carnets sur la transmutation »

« transmutation notebooks »: 4 carnets (B, C, D, E) de 1837 à 1839.

De nouvelles espèces apparaissent par modification (transmutation) d'espèces ancestrales

Par quel mécanismes ?

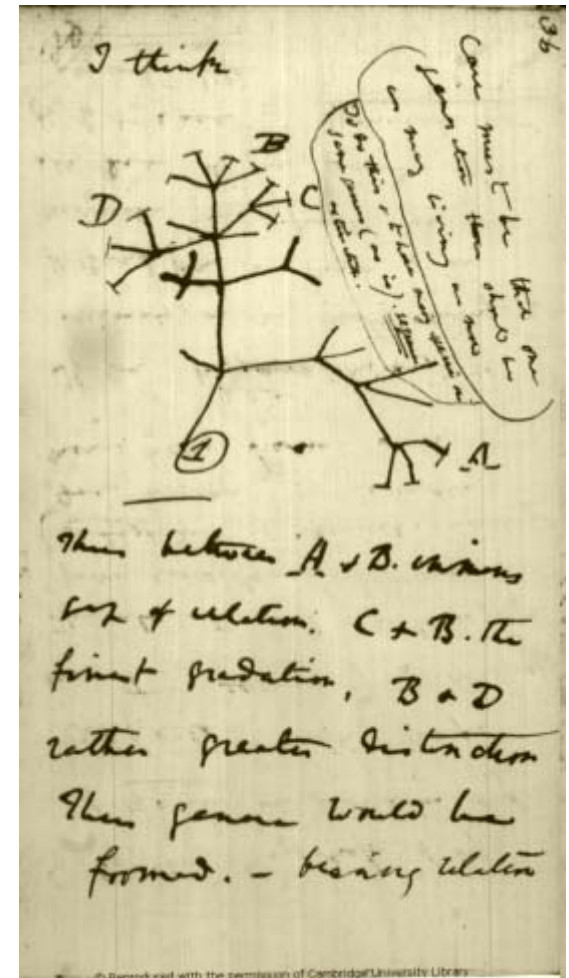


Figure de la page 36 du notebook B

Le mécanisme de l'évolution

28 septembre 1838 : lecture de la 6^e édition de l'essai de Thomas Malthus « An Essay on the Principle of Population »

- les population croissent de manière géométrique
- les ressources croissent de manière arithmétique
- la survie de tous les individus d'une génération est impossible

→ mécanisme de l'évolution :

- La survie de tous les individus d'une génération est impossible : « struggle for life »
- Les organismes présentent des différences qui peuvent être avantageuses pour la survie
- Les différences avantageuses s'accumulent au fil des générations
- L'accumulation des différences avantageuses aboutit à l'apparition d'espèces nouvelles

Sélection naturelle

La rédaction de la théorie de l'évolution

1842 : lettre au géologue Charles Lyell : premier exposé de sa théorie

Juin 1842 : « esquisse » (« sketch ») de sa théorie (35 pages)

1844 : lettre au botaniste Joseph Hooker: exposé de sa théorie (« like confessing a murder »)

 rédaction d'un « essai » (essay) sur sa théorie (200 pages)

1855: lettre d'Alfred Russel Wallace à Charles Lyell : exposé d'une théorie de l'évolution proche de Charles Darwin

18 juin 1858 : lettre de Wallace à Charles Darwin

1^{er} juillet 1858: lecture à la Linnean Society de Londres des travaux de Darwin et Wallace; établissement de la primauté de Darwin sur Wallace

24 novembre 1859: publication de « 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"

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

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”

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. . .

Chapter I: variations under domestication

Chapter II : variation under nature

Chapter III : struggle for existence

Chapter IV : natural selection

Existence de différences individuelle : matériau de l'évolution

« Hence I look at individual differences, though of small importance to the systematist, as of high importance for us [...] »
(chap. 2)

Lutte pour l'existence: processus de reproduction différentielle

“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) not only the life of the individual, but success in leaving progeny”. (chap. 3)

schéma explicatif

*fait 1 :
croissance
exponentielle
des
populations*

*fait 2 : les
ressources
sont limitées*

*fait 3 :
stabilité de
la taille des
populations*

schéma explicatif

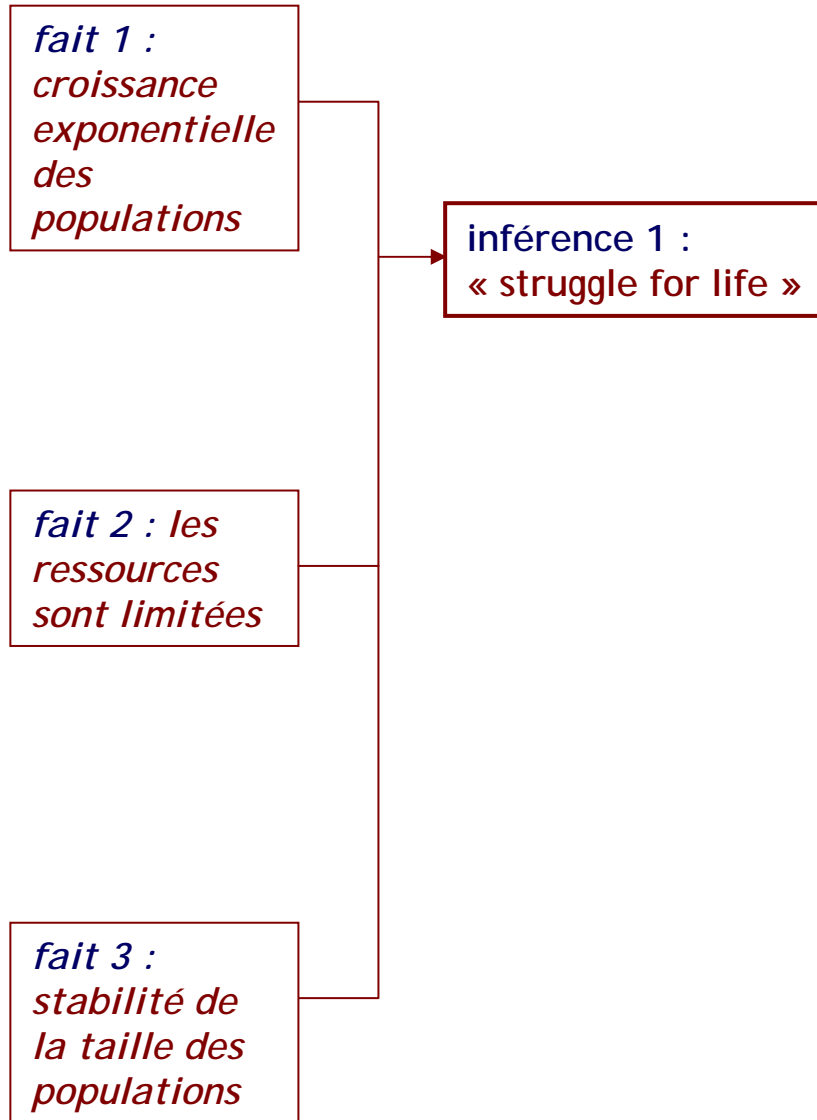


schéma explicatif

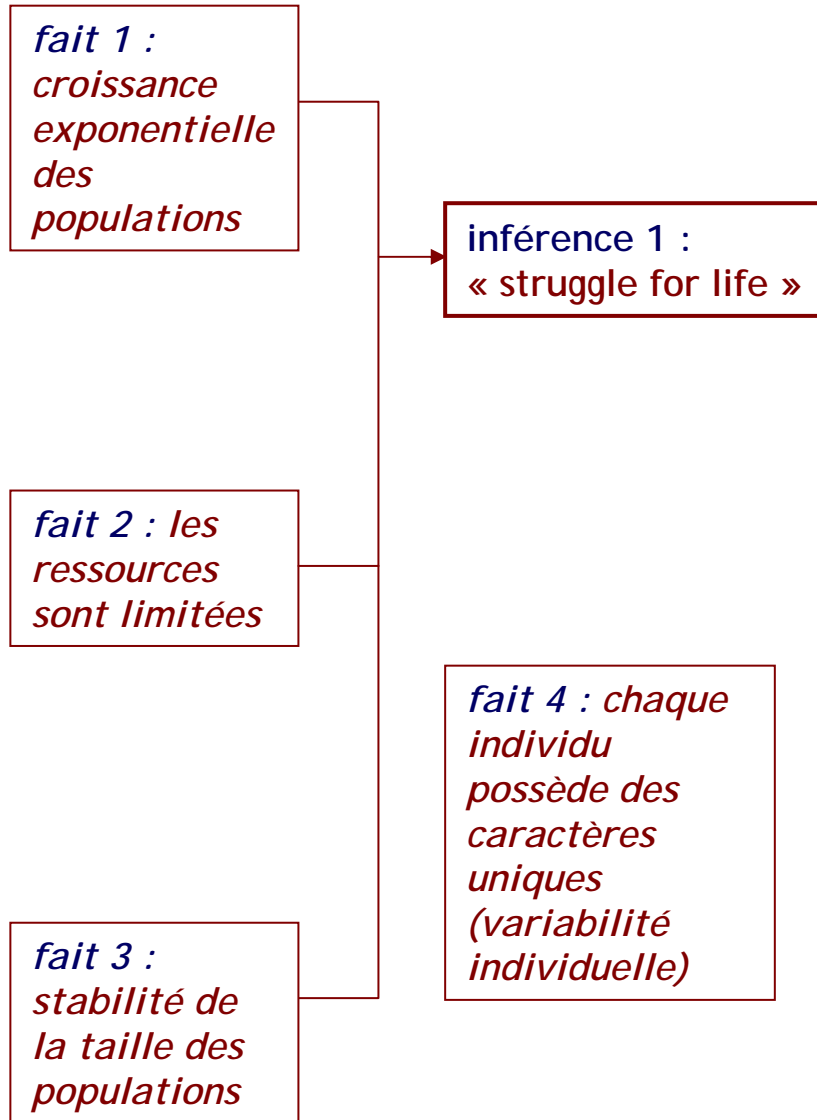


schéma explicatif

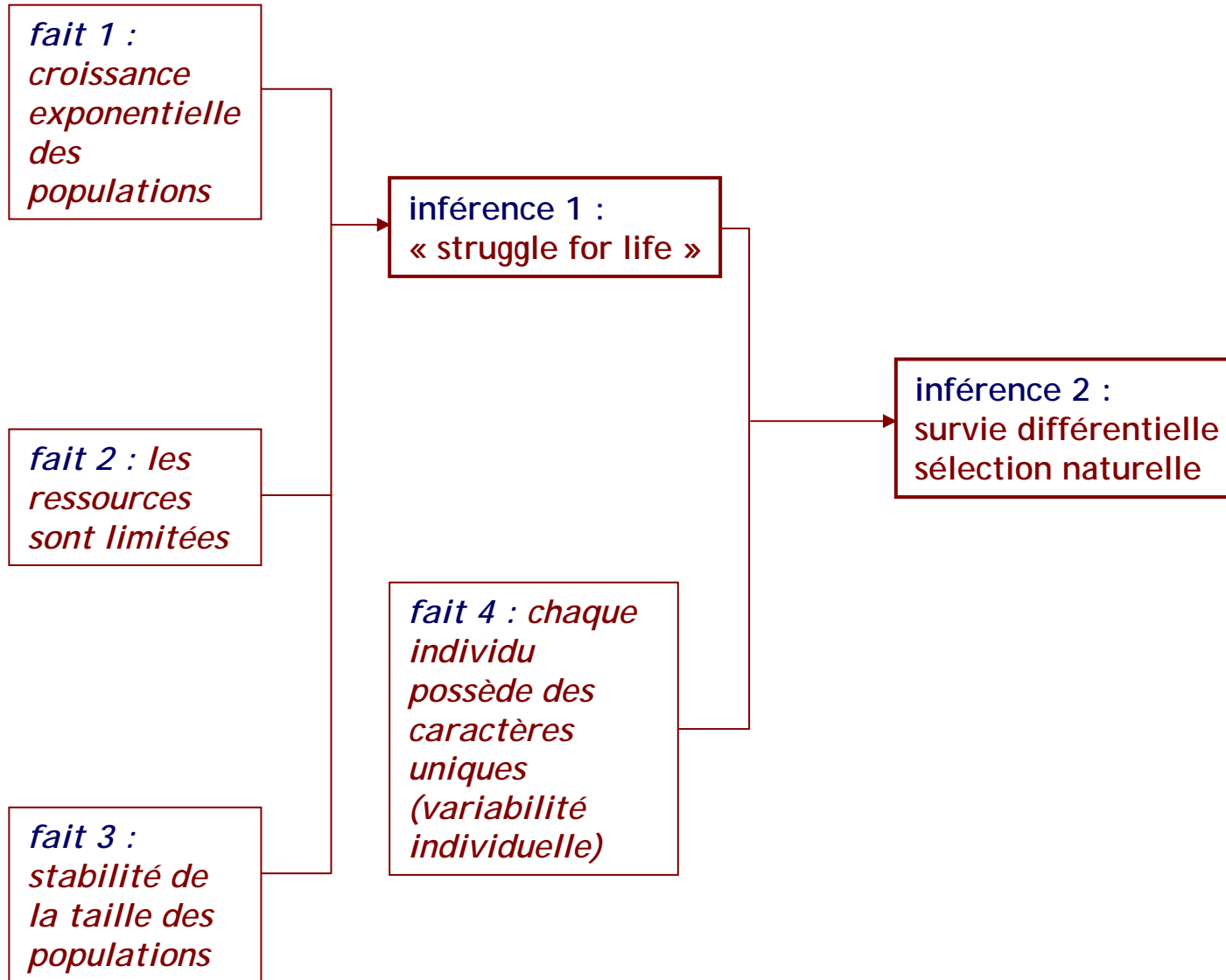


schéma explicatif

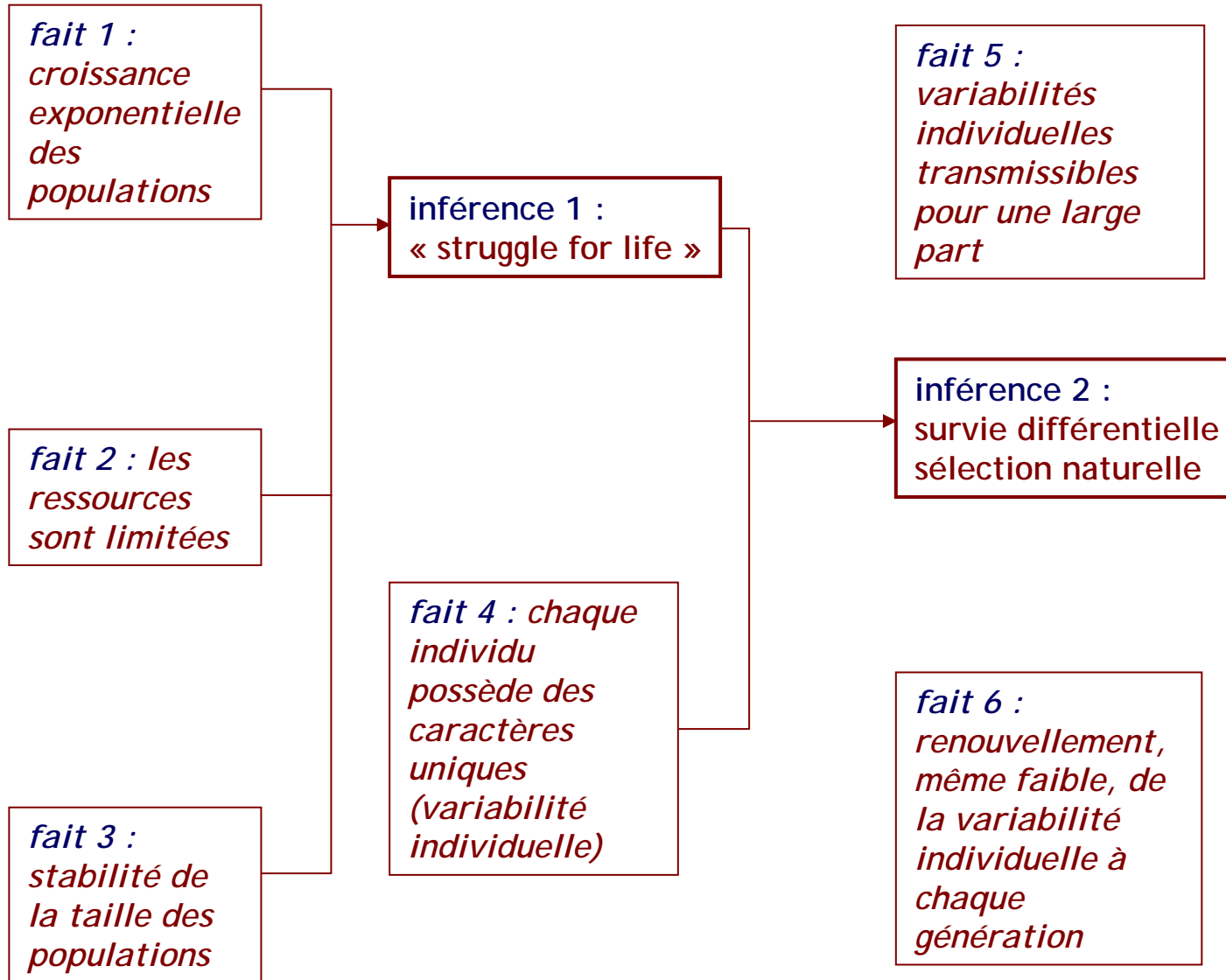
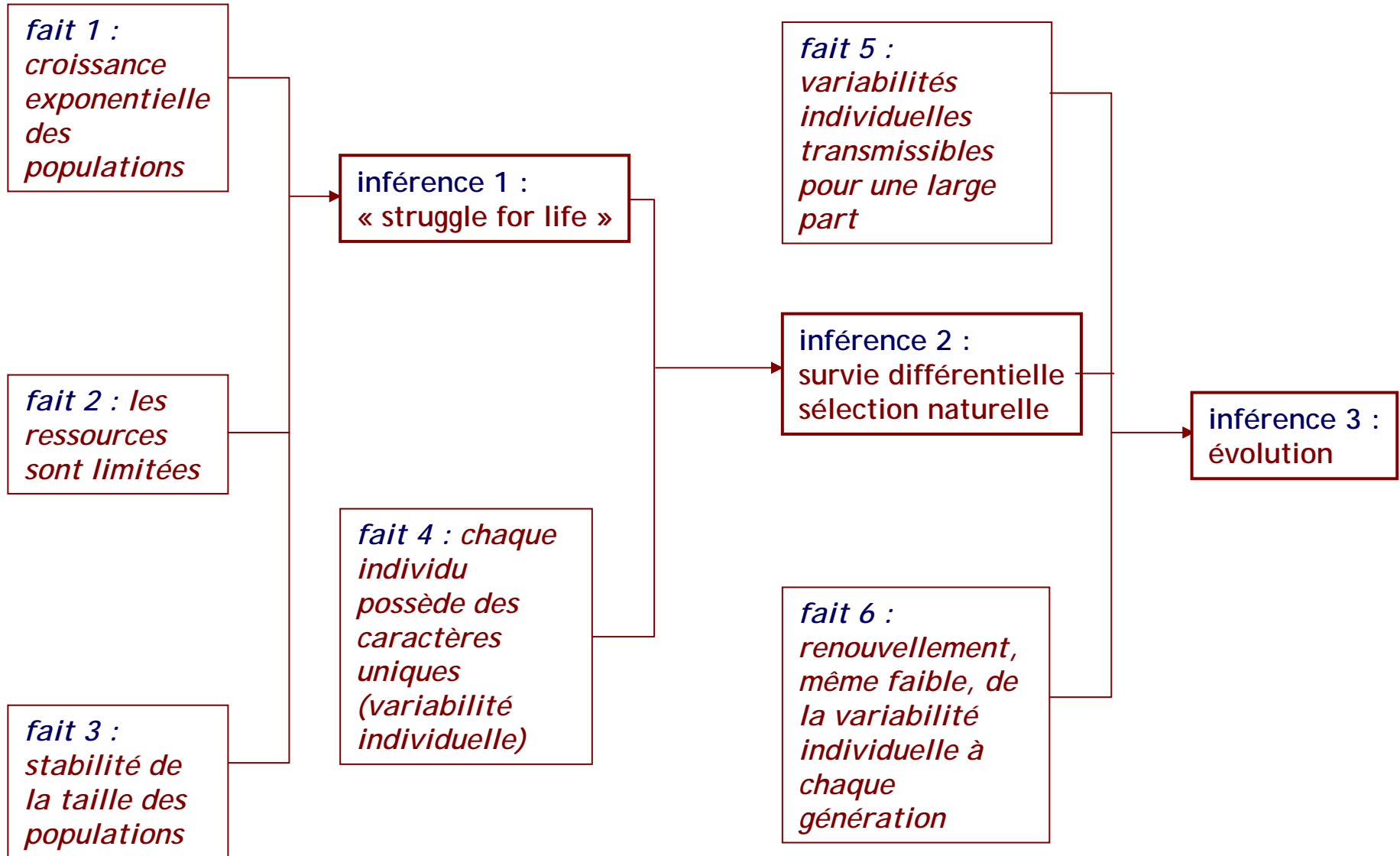
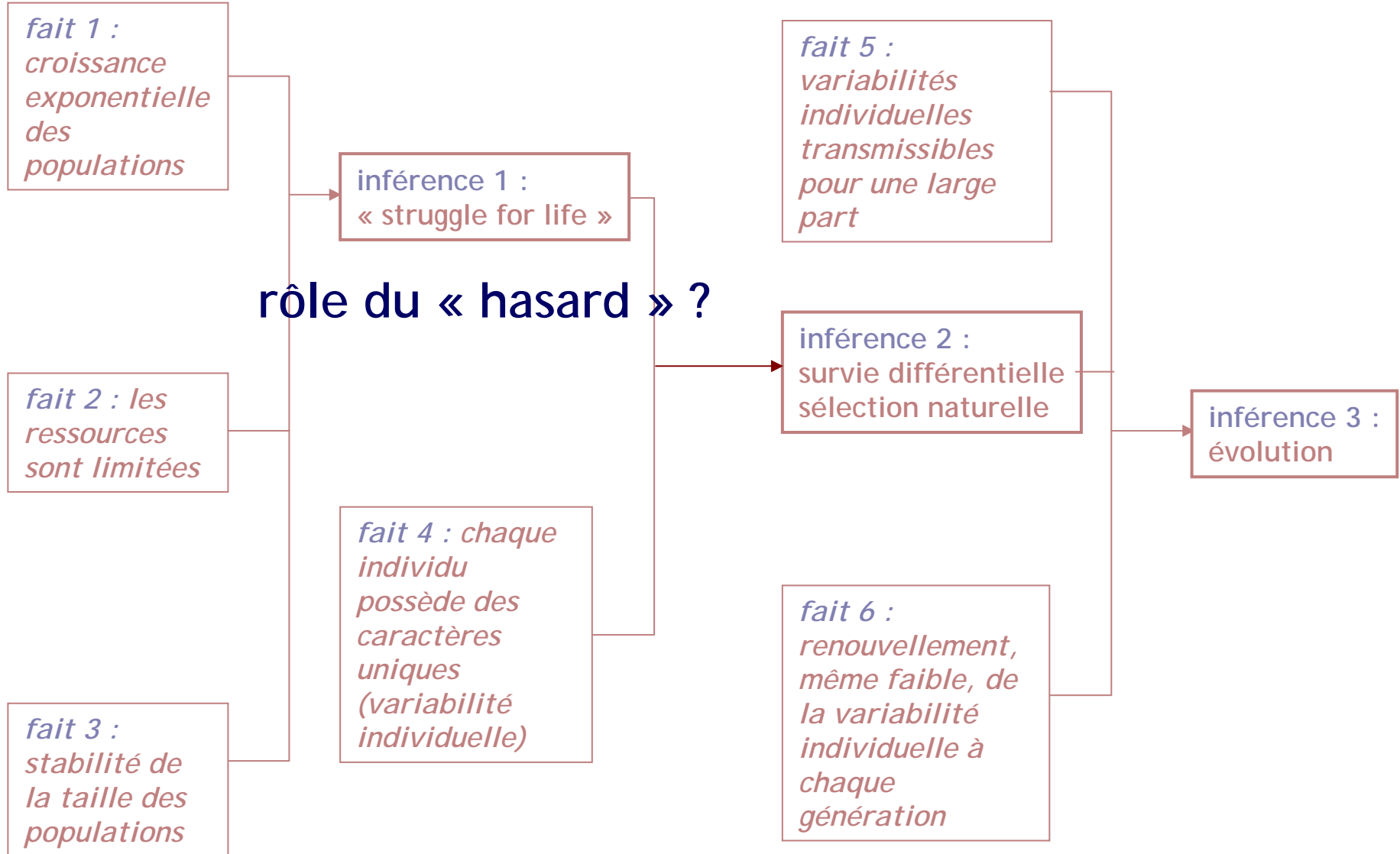


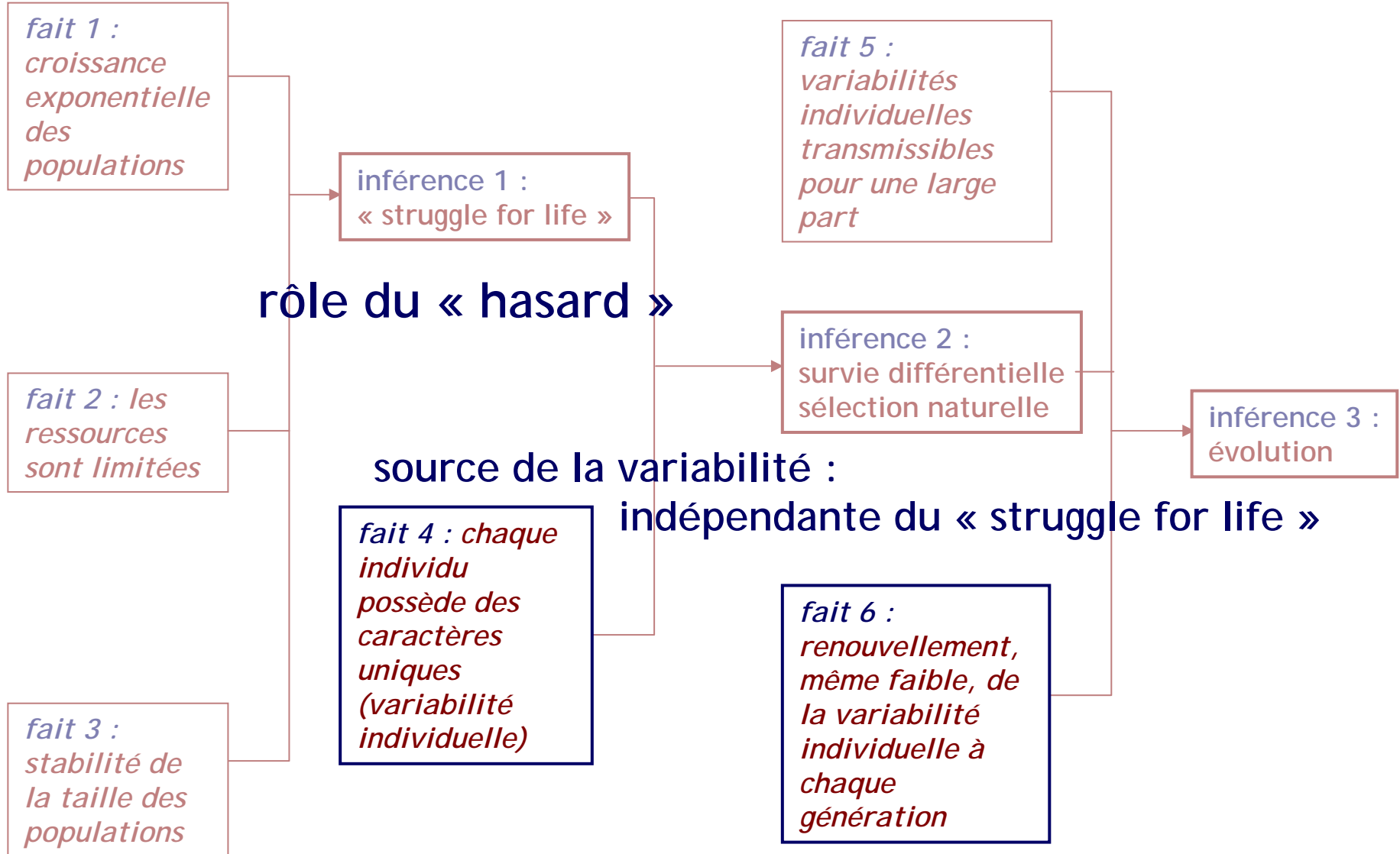
schéma explicatif



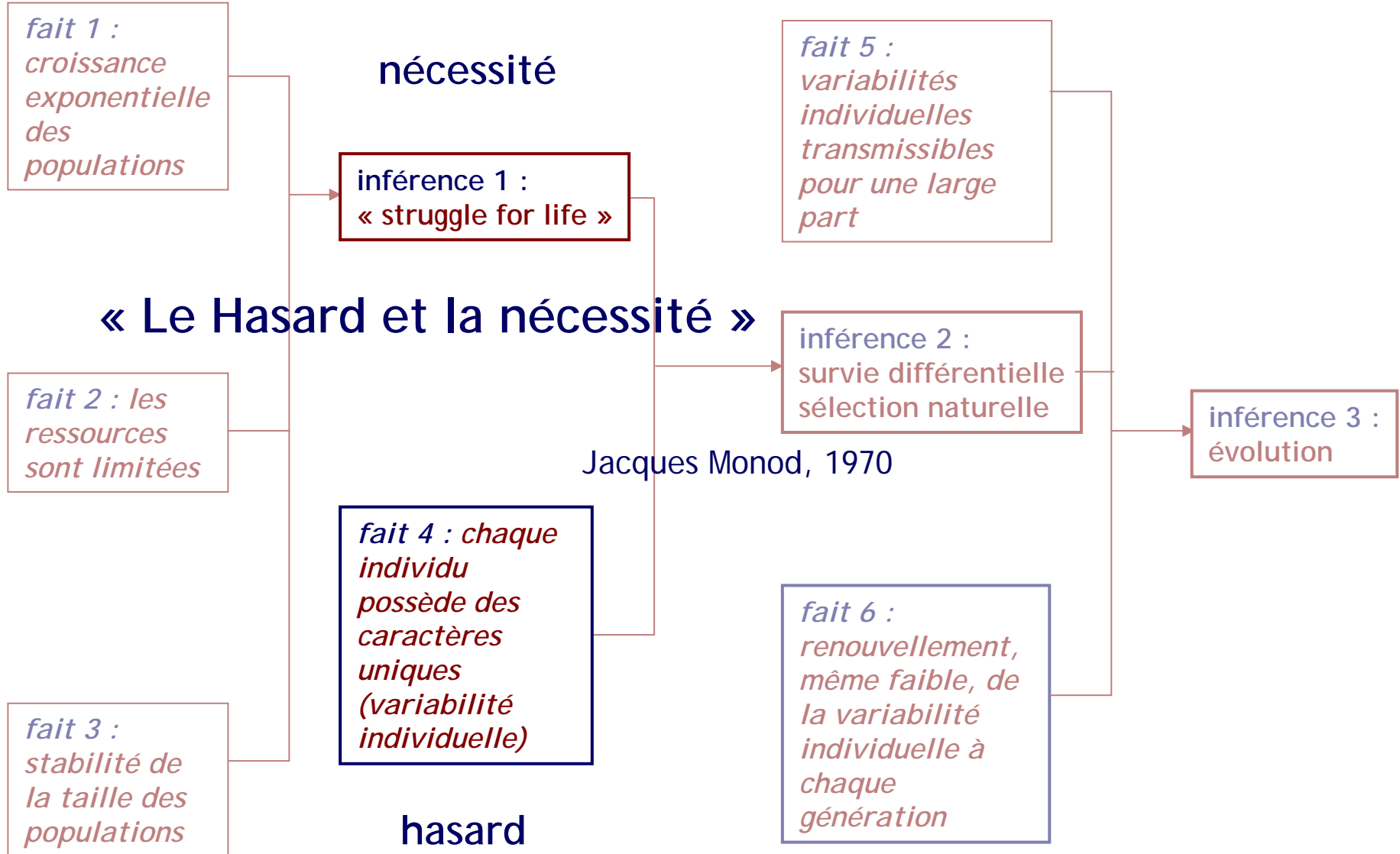
le rôle du hasard



le hasard et la nécessité



le hasard et la nécessité



la sélection élimine et façonne

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 )

Les conceptions de Darwin

les mécanismes de l'évolution

la sélection élimine et façonne

1



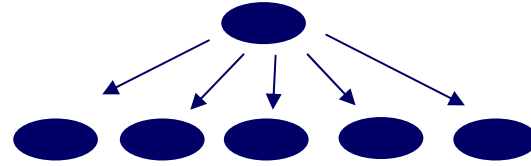
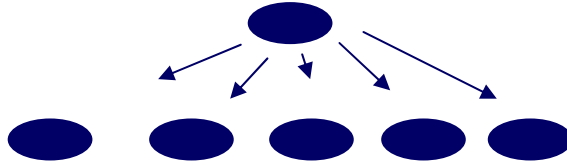
sans survie différentielle

Les conceptions de Darwin

les mécanismes de l'évolution

la sélection élimine et façonne

1



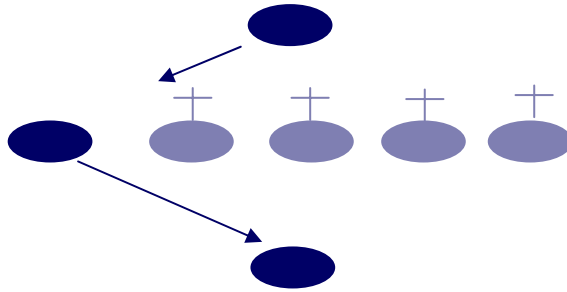
sans survie différentielle

Les conceptions de Darwin

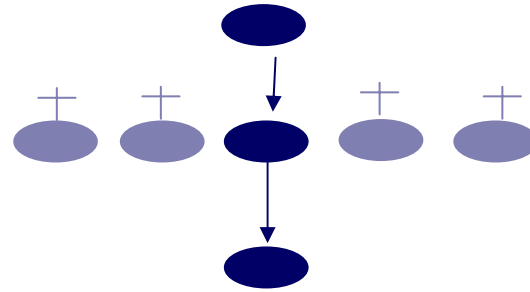
les mécanismes de l'évolution

la sélection élimine et façonne

1



2



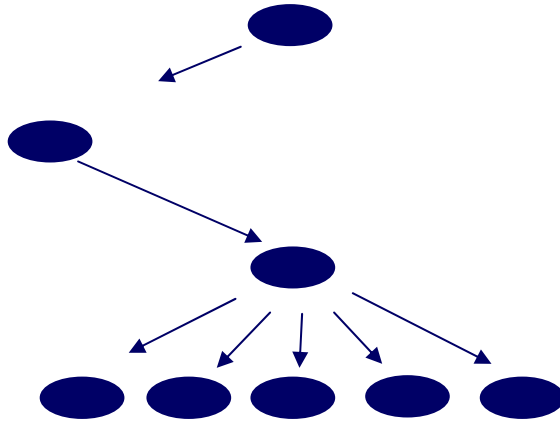
sans survie différentielle

Les conceptions de Darwin

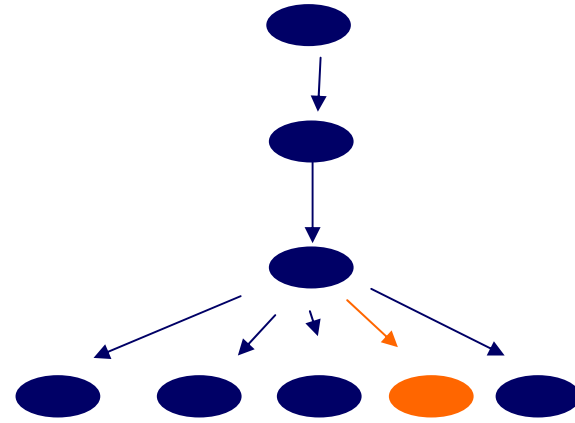
les mécanismes de l'évolution

la sélection élimine et façonne

1



2



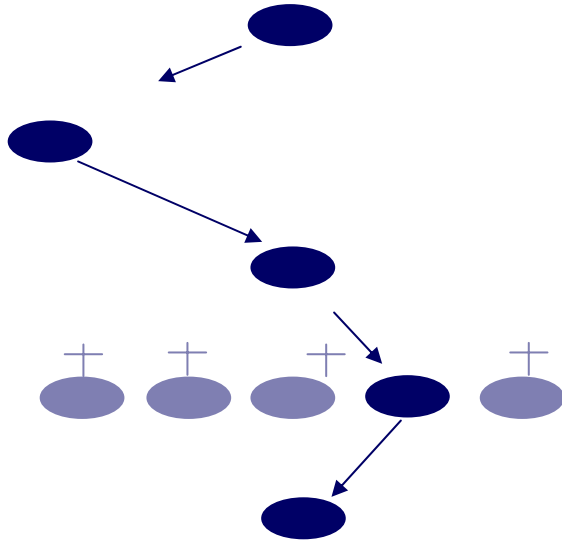
sans survie différentielle

Les conceptions de Darwin

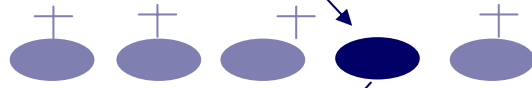
les mécanismes de l'évolution

la sélection élimine et façonne

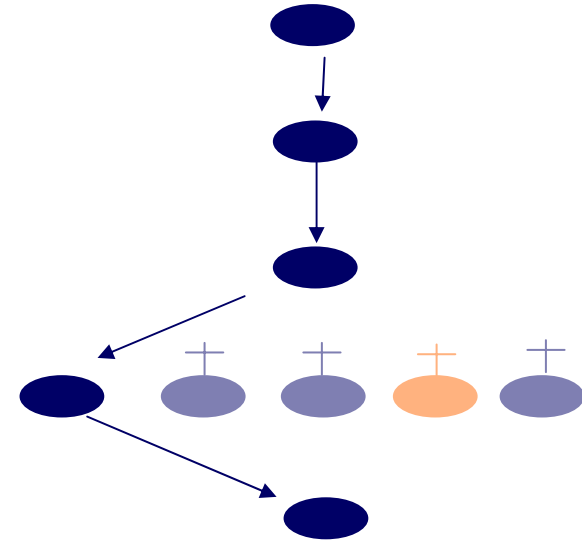
1



2



3



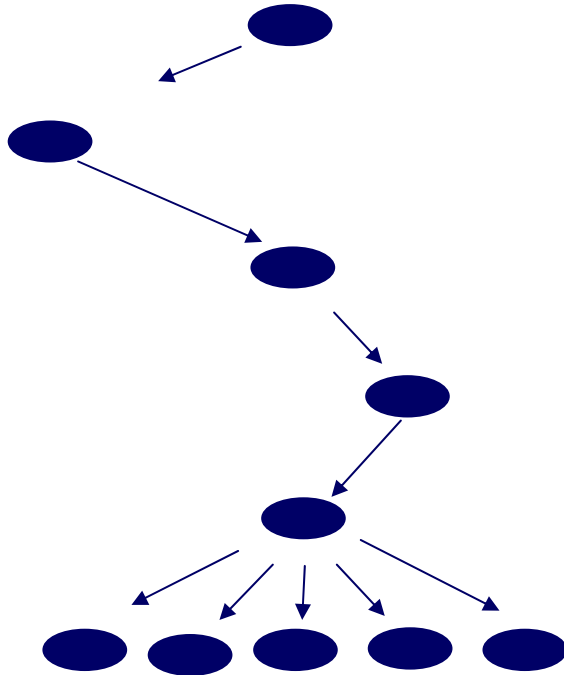
sans survie différentielle

Les conceptions de Darwin

les mécanismes de l'évolution

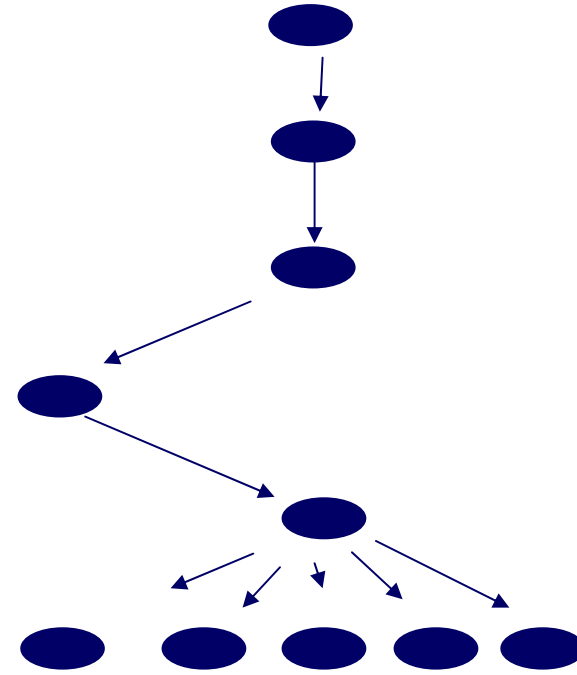
la sélection élimine et façonne

1



2

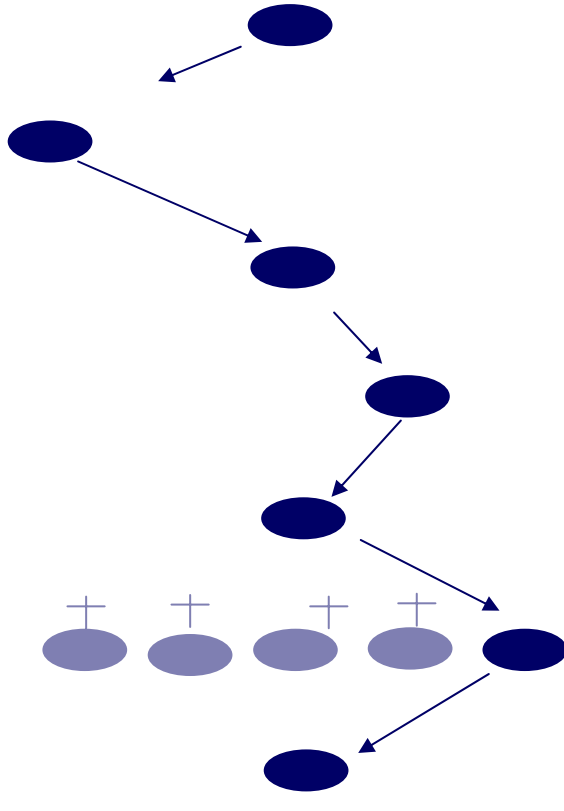
3



sans survie différentielle

la sélection élimine et façonne

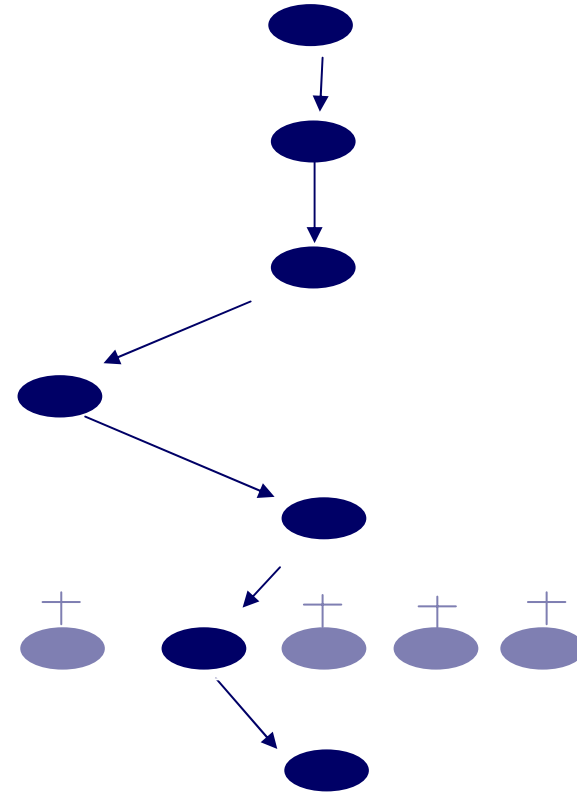
1



2

3

4



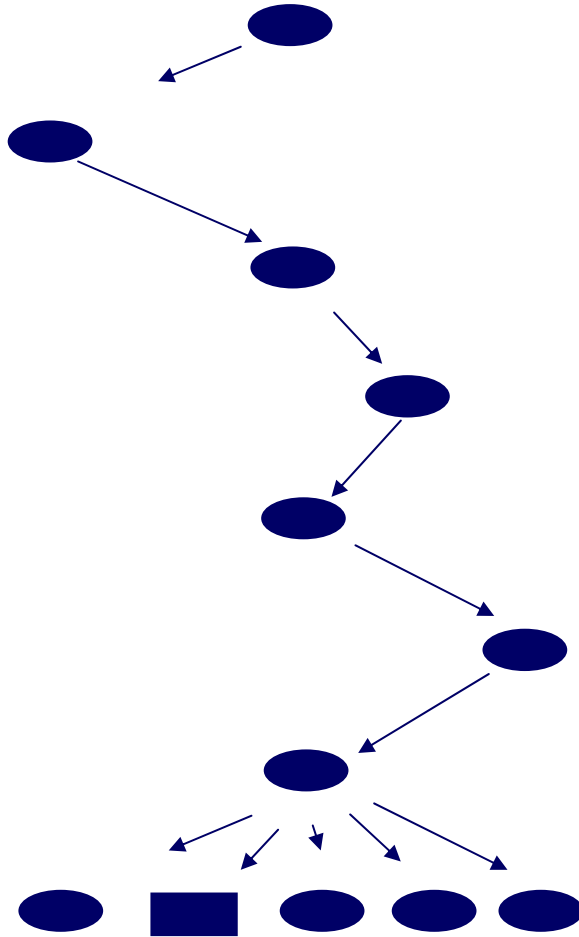
sans survie différentielle

Les conceptions de Darwin

les mécanismes de l'évolution

la sélection élimine et façonne

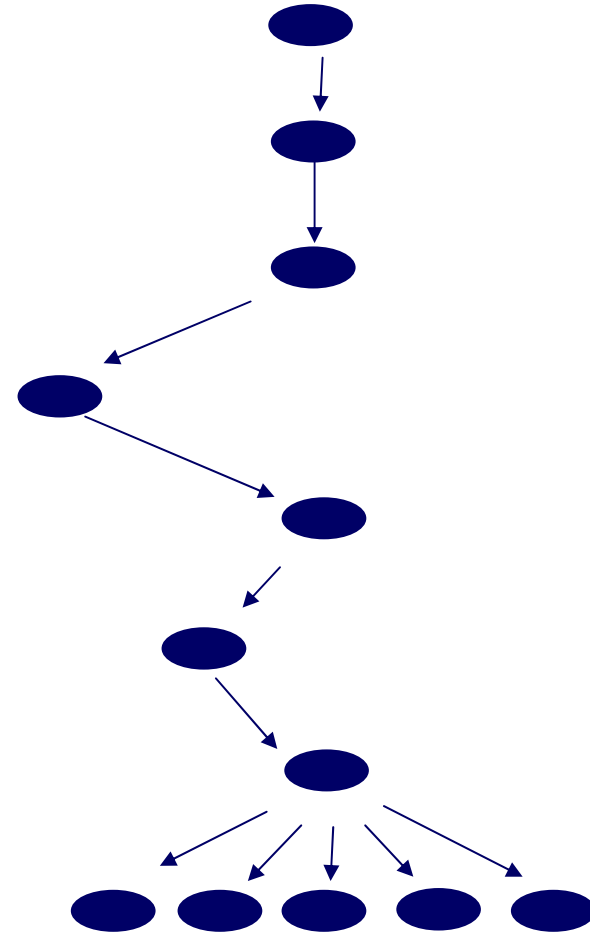
1



2

3

4



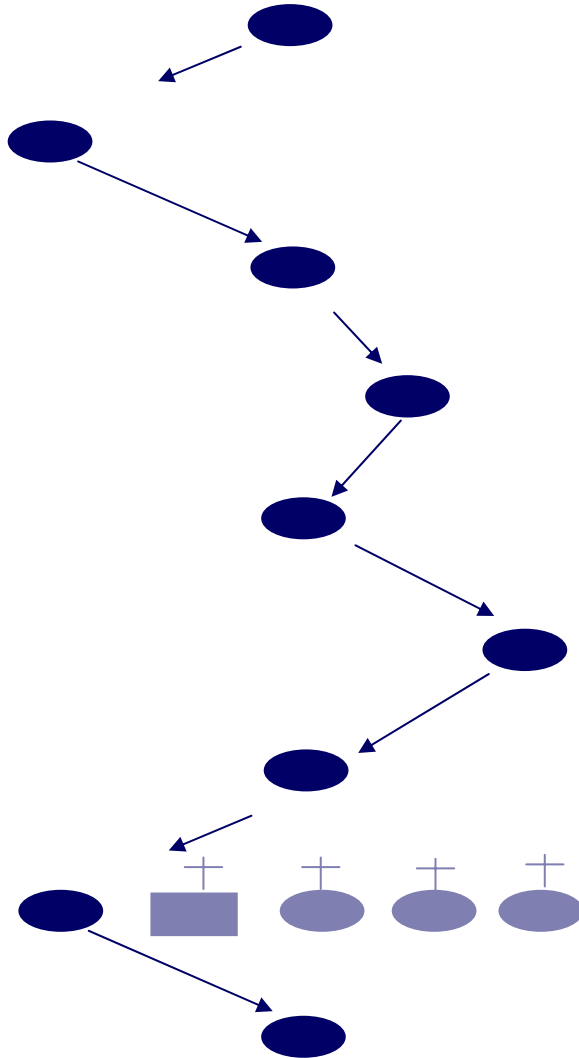
sans survie différentielle

Les conceptions de Darwin

les mécanismes de l'évolution

la sélection élimine et façonne

1



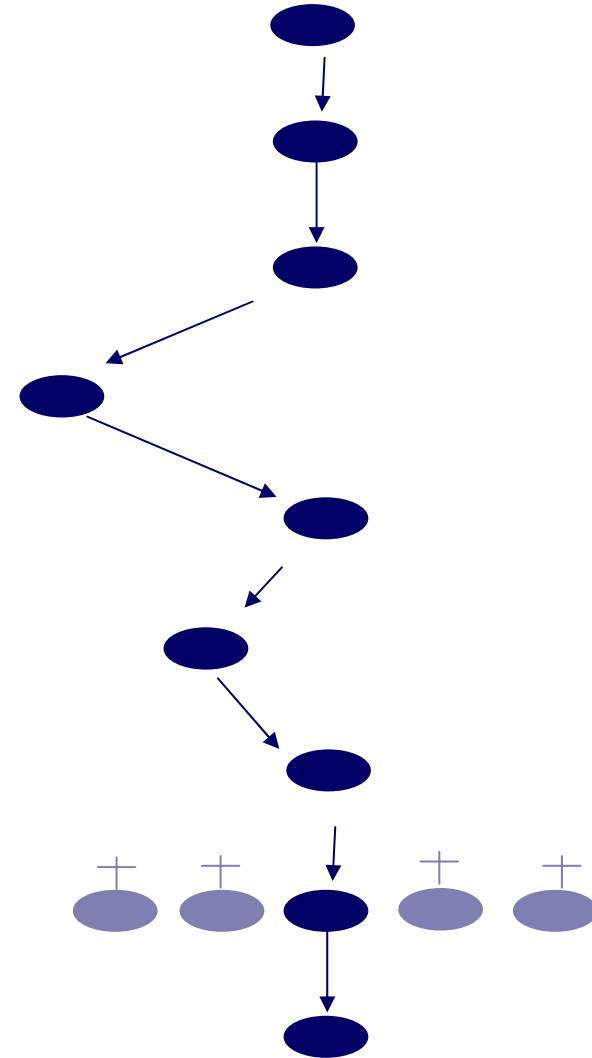
2

3

4

5

sans survie différentielle

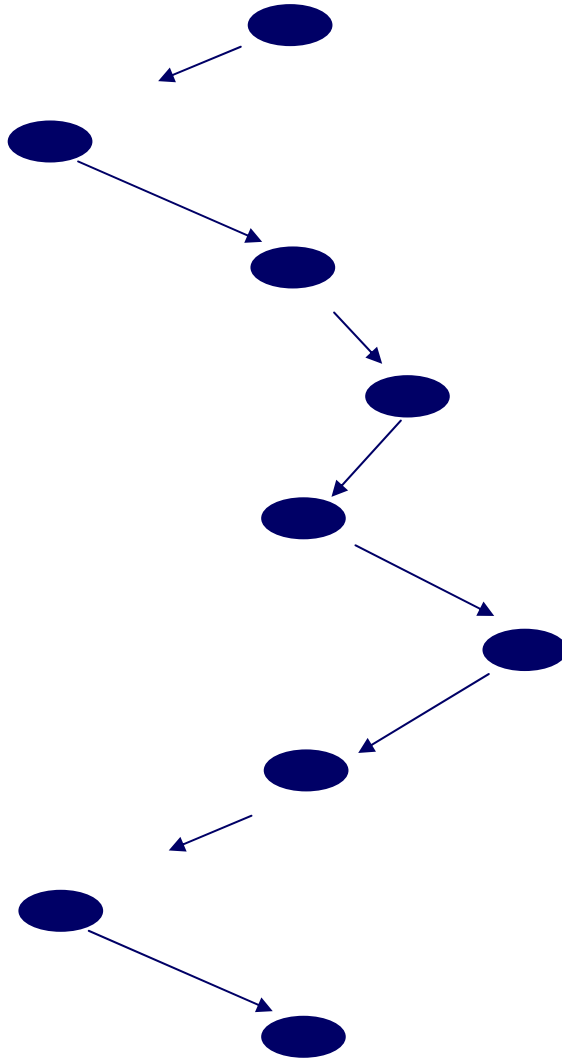


Les conceptions de Darwin

les mécanismes de l'évolution

la sélection élimine et façonne

1



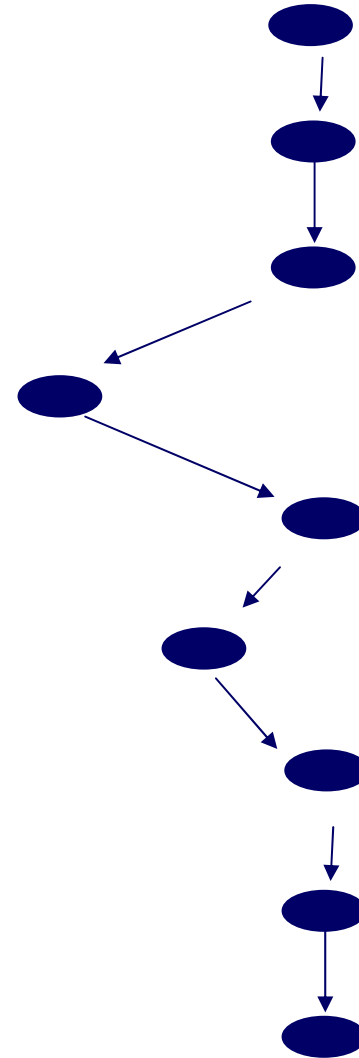
2

3

4

5

sans survie différentielle



pas d'apparition d'individu ■

Les conceptions de Darwin

les mécanismes de l'évolution

la sélection élimine et façonne

1



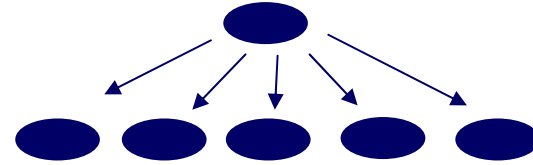
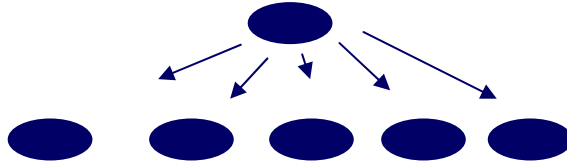
avec survie différentielle

Les conceptions de Darwin

les mécanismes de l'évolution

la sélection élimine et façonne

1



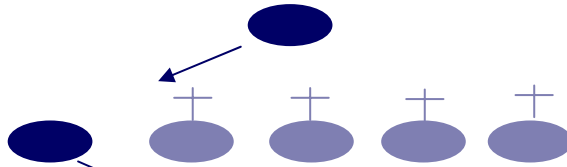
avec survie différentielle

Les conceptions de Darwin

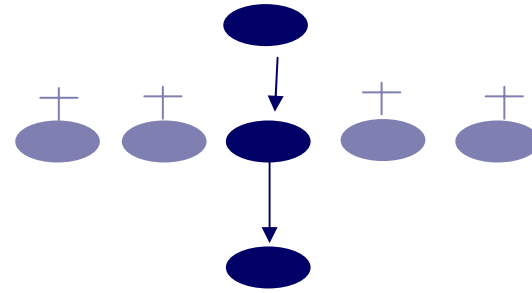
les mécanismes de l'évolution

la sélection élimine et façonne

1



2



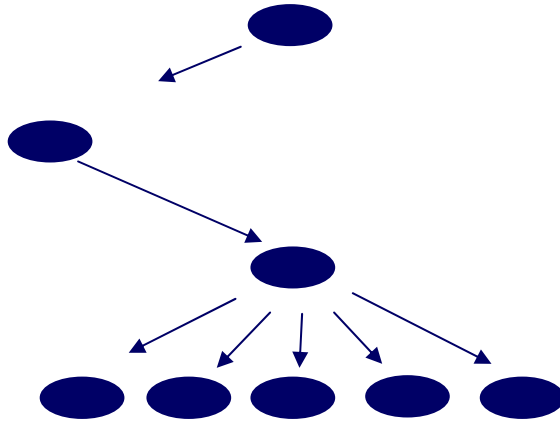
avec survie différentielle

Les conceptions de Darwin

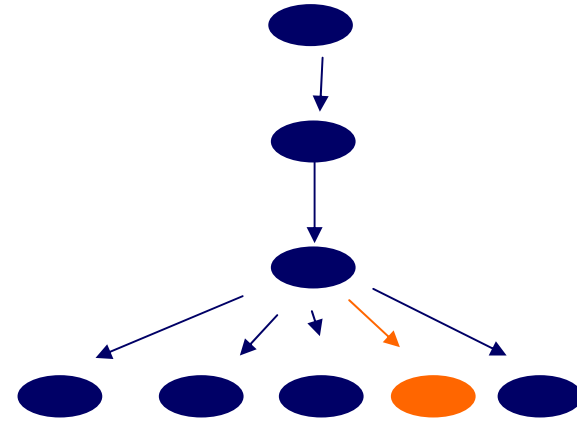
les mécanismes de l'évolution

la sélection élimine et façonne

1



2



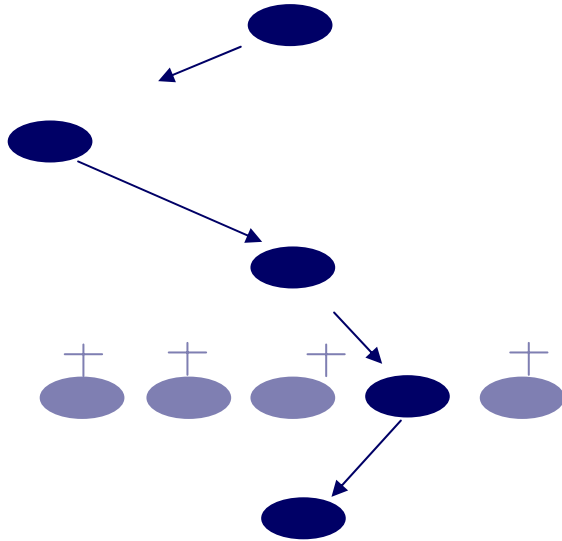
avec survie différentielle

Les conceptions de Darwin

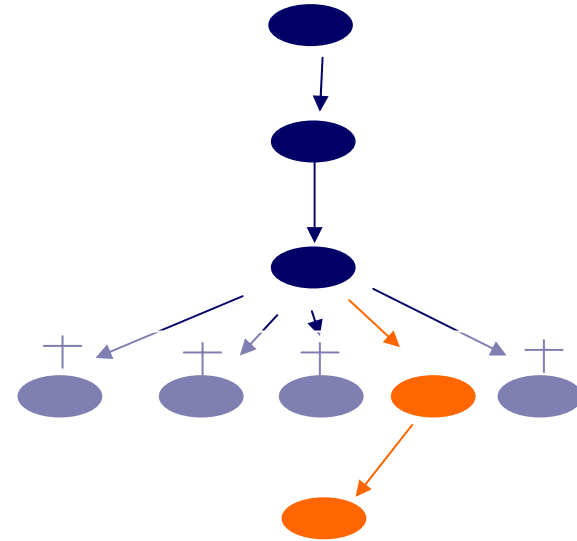
les mécanismes de l'évolution

la sélection élimine et façonne

1



2



3

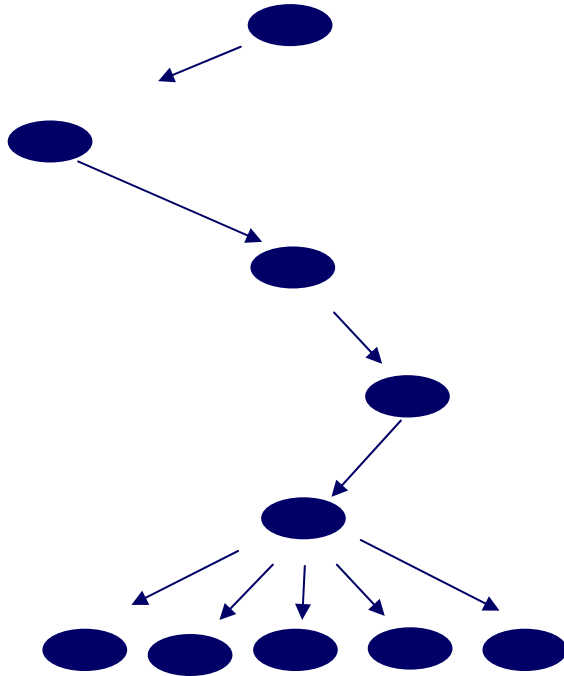
avec survie différentielle

Les conceptions de Darwin

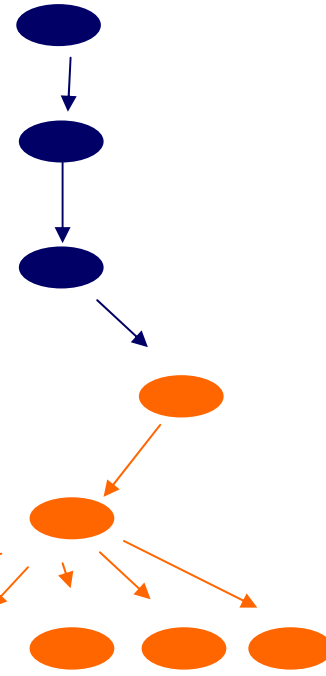
les mécanismes de l'évolution

la sélection élimine et façonne

1



2



3

avec survie différentielle

Les conceptions de Darwin

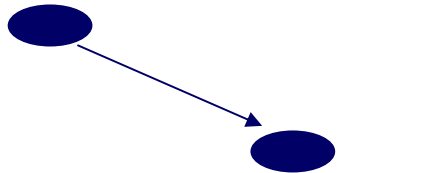
les mécanismes de l'évolution

la sélection élimine et façonne

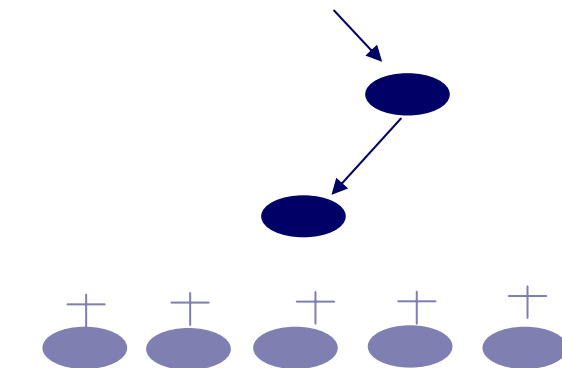
1



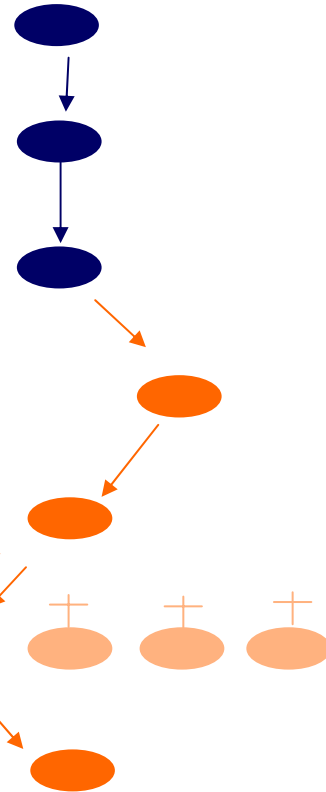
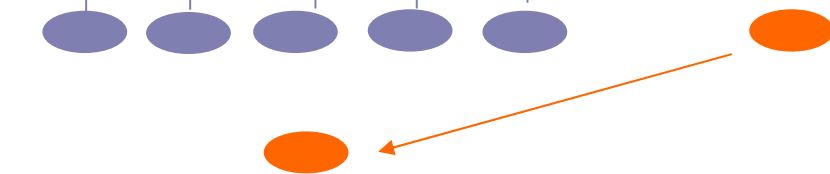
2



3



4



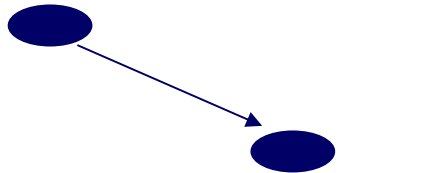
avec survie différentielle

la sélection élimine et façonne

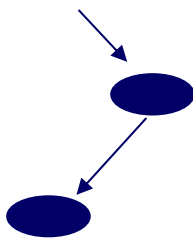
1



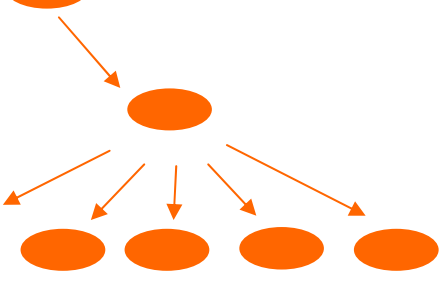
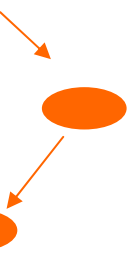
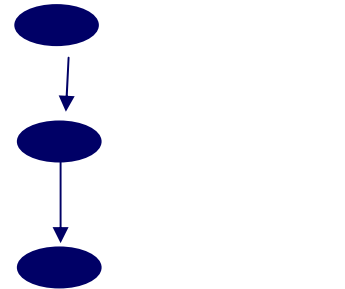
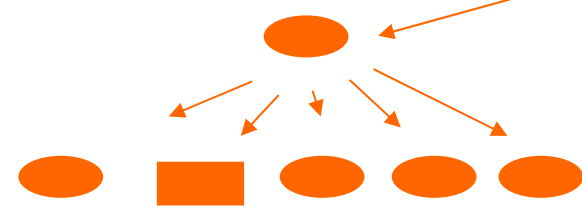
2



3



4



avec survie différentielle

Les conceptions de Darwin

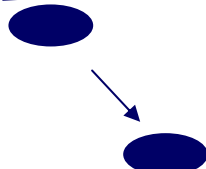
les mécanismes de l'évolution

la sélection élimine et façonne

1



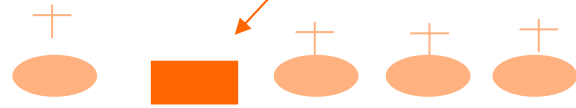
2



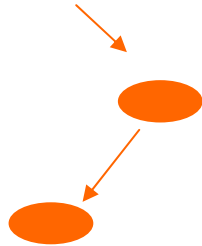
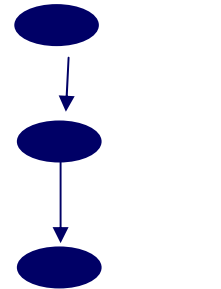
3



4



5



avec survie différentielle

Les conceptions de Darwin

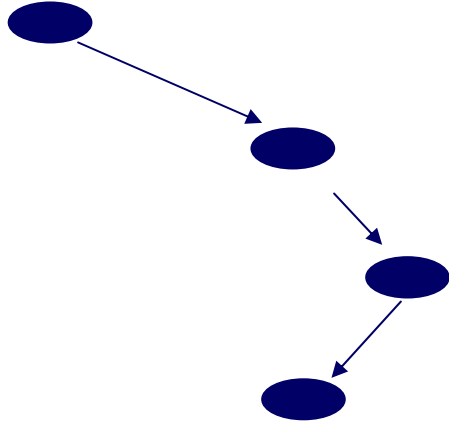
les mécanismes de l'évolution

la sélection élimine et façonne

1



2

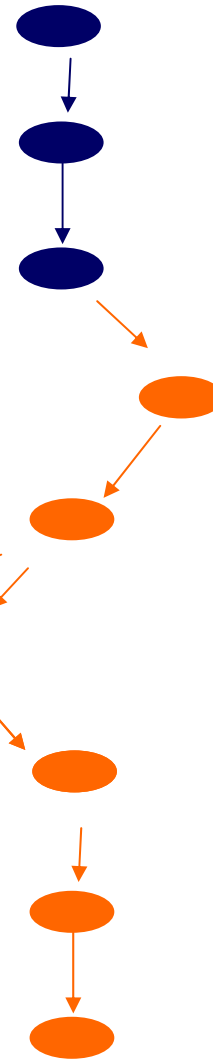


3

4



5



avec survie différentielle

d'apparition d'individu



la sélection élimine et façonne

théorie de la sélection naturelle selon Darwin :

- théorie probabiliste

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

à chaque étape, la sélection naturelle élimine

la sélection élimine et façonne

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

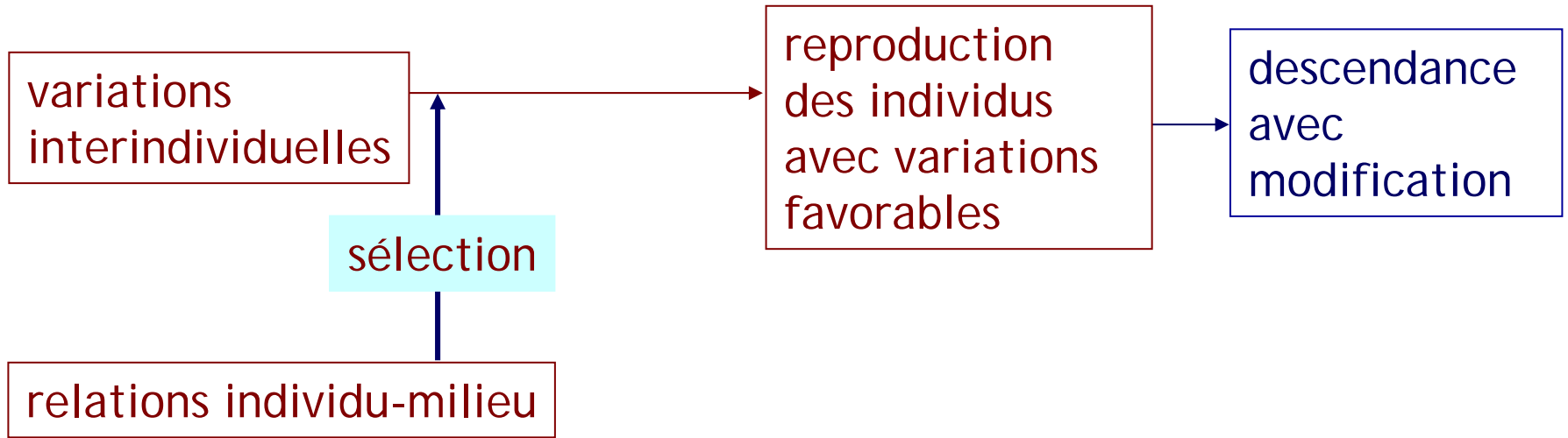
oppositions : néo-lamarckisme = évolution par hérédité des caractères acquis

publication de *L'Origine des espèces* :

→ *consensus sur l'idée d'évolution*

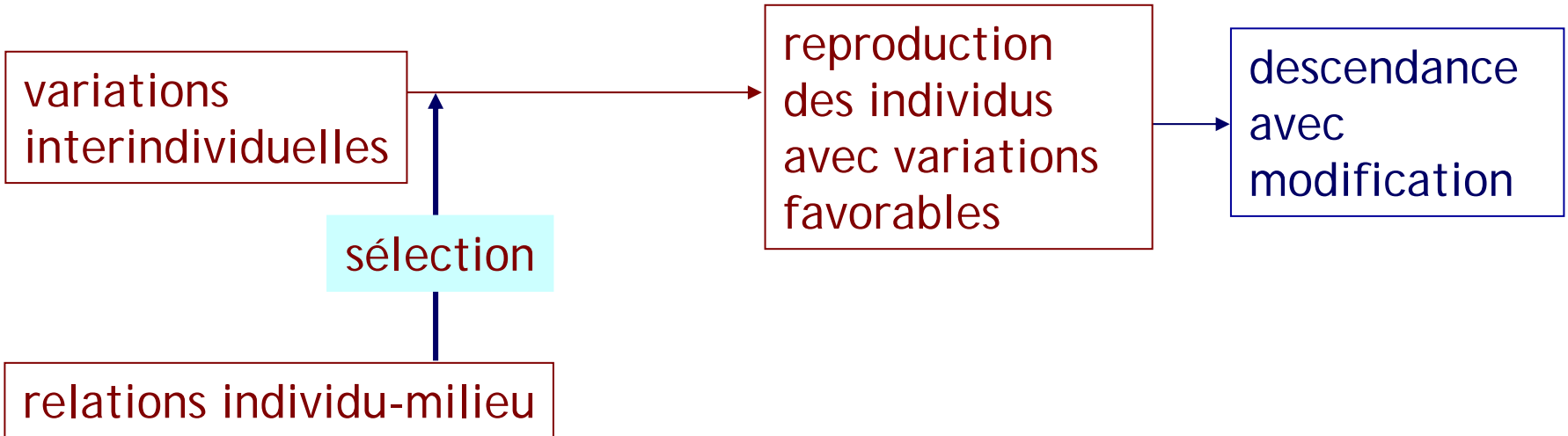
→ *controverses sur ses mécanismes*

le néo-lamarckisme



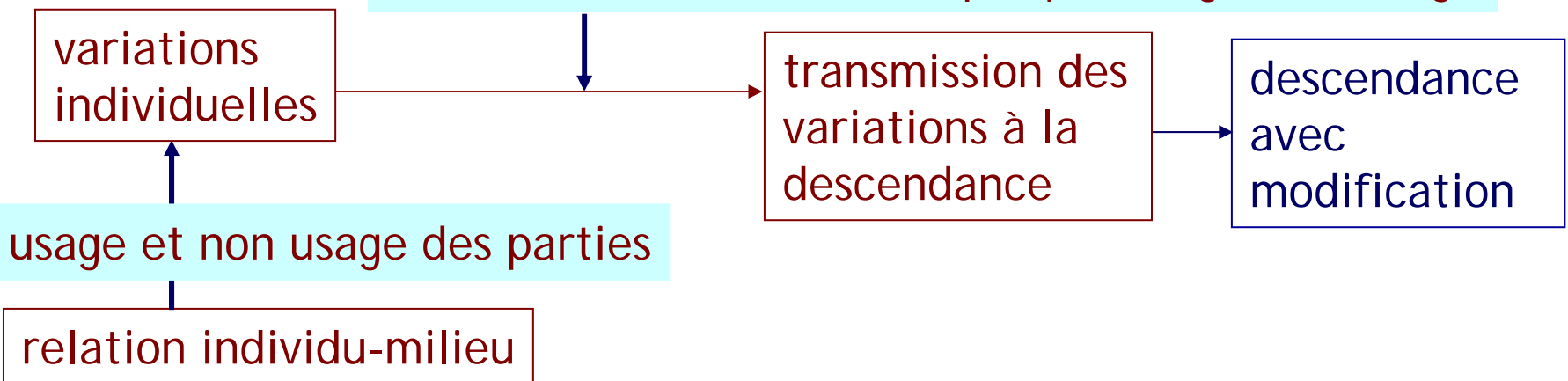
le néo-lamarckisme

darwinisme (1859)



lamarckisme (1809) et « néo-lamarckisme »

hérédité des caractères acquis par usage/non usage



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

« 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 ».

chap. VII, rajouté à la 6^e édition de *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 ».*

chap. VII, rajouté à la 6^e édition de *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 par l'usage prolongé des parties

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

sélection naturelle et hérédité des caractères acquis par l'usage
pour Darwin : deux mécanismes explicatifs distincts permettant d'expliquer l'évolution

Darwin, darwinisme et hérédité des caractères acquis

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

Hérédité des caractères acquis : théorie de l'hérédité, non une théorie de l'évolution

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

Admet la possibilité de l'hérédité des caractères acquis au cours du développement sous l'influence du milieu

La théorie de la « pangénèse »

« 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 la transmission héréditaire des variations individuelles, ainsi que l'hérédité des caractères acquis au cours du développement par l'influence directe du milieu

les idées-clés

- Les espèces évoluent les unes à partir des autres

les idées-clés

- Les espèces évoluent les unes à partir des autres
- La sélection naturelle existe
*variations entre individus, transmissibles en partie
survie et reproduction différentielle*

les idées-clés

- 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*

les idées-clés

- 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

les idées-clés

- 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 idées-clés

- 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 coeur du paradigme

- 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*

August Weismann (1834-1914)

1868-1882 : évolution par effet direct du milieu

« *de la justification de la théorie de Darwin* » (1868)

1882-1895 : *continuité du plasma germinatif*

« *Sur l'hérédité* » (1883)

« *Le plasma germinatif, une théorie de l'hérédité* » (1893)

1896-1910 : travaux sur l'embryologie de l'oursin

Description de la mitose et de la méiose

- la séparation soma/germen 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

- postulat des recombinaisons génétiques 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 ».

« néo-darwinisme » (mot créé en 1896) :
acceptation des 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

« les êtres vivants dérivent les uns des autres par de petites variations fortuites continues passées au crible de la sélection naturelle ».

→ 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 par effet direct du milieu au cours du développement

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

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

1901 : redécouverte des lois de Mendel par les botanistes : Hugo De Vries, Carl Erich Correns, Erich von Tschermak

1902 : extension des lois de Mendel aux animaux : Lucien Cuénot, William Bateson (inventeur du terme « génétique » en 1906),

Génétique mendélienne : étude des lois de transmission héréditaire des caractères généalogiques

les chromosomes sont le support de l'hérédité :

Walter Sutton (1902) : localisation des facteurs mendéliens sur les chromosomes

Wilhem Johanssen (1909) : inventeur du mot « gène »

Thomas Morgan (1910) : étude de la drosophile
Mise en évidence des phénomènes de mutations, réarrangements chromosomiques et recombinaisons génétiques

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

Hugo 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. les changements évolutifs sont dûs à des mutations soudaines de grande ampleur ; les espèces connaissent des périodes de mutabilité et d'immutabilité.
3. 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* ».

Hugo De Vries *Die Mutationstheorie* (1903)

- 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 génétique mendélienne paraît incompatible l'existence de petites variations continues entre individus, à la base de la théorie darwinienne

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

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 la fréquence d'allèles dans une population 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.

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, Haldane : articles sur la mathématique de la distribution des allèles 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)

- la variation phénotypique continue n'est pas en conflit avec l'hérédité particulaire et la génétique mendélienne
- les données théoriques et expérimentales montrent l'efficacité de la sélection (au niveau de la distribution allélique)

Les variations individuelles darwiniennes, matériau de base de l'évolution par sélection naturelle, sont compatibles avec la génétique mendélienne

Théorie de l'hérédité et théorie de la sélection naturelle sont compatibles

acteur majeurs et points marquants

Theodosius Dobzhanski (généticien)

Ronald Fisher (statisticien, généticien)

John Haldane (généticien)

Sewall Wright (généticien)

Serguei Tcheverikov (généticien)

Edmund Ford (génétiqe écologique)

George Simpson (paléontologiste)

Ernst Mayr (taxonomiste, ornithologiste)

Bernhart Rensch (ornithologiste, éthologiste)

George Stebbins (botaniste, généticien)

Julian Huxley (zoologiste)

1937 : «Genetics and the origin of species », Dobzansky

1942 : « evolution: the new synthesis» : Julian Huxley

1947 : symposium international (2-4 janvier 1947) à Princeton

Les conditions de la synthèse : approche populationnelle

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
- étude de la spéciation : étude de la mise en place de l'isolement reproductif, plutôt que de la génèse d'un type nouveau.

renforcement du coeur du paradigme darwinien

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

accumulation lente de petites variations, façonnée par la sélection naturelle

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

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

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

objections à la théorie synthétique et réponses

objection : la théorie synthétique ne rend pas compte de la macro-évolution

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, orthogenèse*
- *hérédité flexible*

(congrès « paléontologie et transformisme » , CNRS et fondation Rockefeller, avril 1947)

objections à la théorie synthétique 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)

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

objections à la théorie synthétique 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 (Richard 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 particulière et de la notion de gène
(pas de gènes indentifiables sur les chromosomes)

objections à la théorie synthétique et réponses

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

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

réponse de la théorie synthétique :

La théorie du « montre prometteur » est en contradiction avec le principe du gradualisme

l'idée de l'hérédité « chromosomique » est indéfendable

la post-synthèse (1950-1970)

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, Franklin)
- réplication semi-conservative de l'ADN (1956-1958)
- immunologie : théorie sélectionniste de Macfarlane Burnet (1957)
- ARN messagers (1960 : Monod, Jacob)
- code génétique (1961-1967)
- relation structure primaire / structure tertiaire des protéines
- horloge moléculaire (1961 : Zuckerkandl, Pauling)

la post-synthèse (1950-1970)

l'intégration des découvertes de la biologie moléculaire

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

renforcement de la théorie synthétique
approche réductionniste du vivant

Le trépied darwinien (selon S. J. Gould)

- La sélection naturelle façonne l'évolution
- La sélection naturelle agit sur les organismes
- La micro-évolution explique la macro-évolution

1968 : la théorie neutraliste (Motoo Kimura)

principe :

la grande majorité des changements évolutifs au niveau moléculaire sont créés par la dérive génétique fortuite sélectivement 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

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

1974 : la théorie des équilibres ponctués
(Niles Eldredge & 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

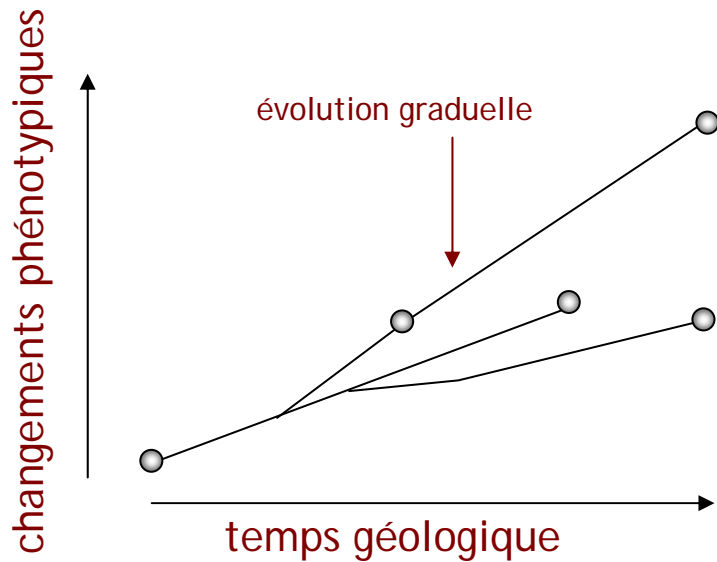
« *stasis is data* »

1974 : la théorie des équilibres ponctués (Niles Eldredge & Stephen J. Gould)

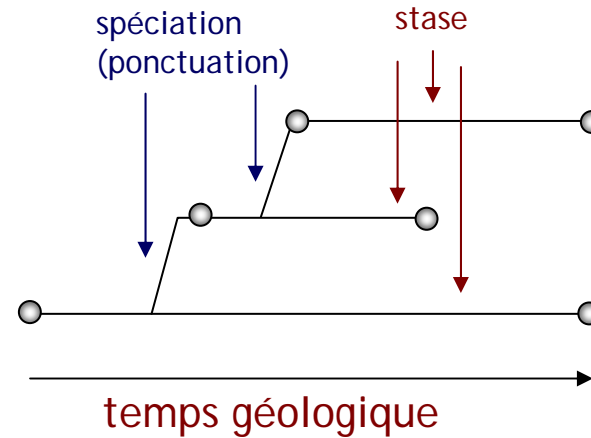
observation :

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 :



1974 : la théorie des équilibres ponctués
(Niles Eldredge & Stephen J. 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

« vague mineure sur l'océan du néodarwinisme » (Richard Dawkins)

apports

validation expérimentale de la stase

importance de la spéciation dans l'évolution

notion d'exaptation : changement d'utilisation d'une structure

après la synthèse

quelle est l'unité de sélection ?

les différentes conceptions

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

niveau de sélection = individu

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)

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* ».

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

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.

1974 : la théorie du « gène égoïste » (Richard Dawkins)

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 = réplicateurs

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

1975 : La sociobiologie (Edward O. Wilson)

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

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.

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.

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)

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.

- 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

l'origine de la vie

unité(s) de sélection

la macroévolution ; évolution et développement

Conservation des gènes du développement

Unicité fondamentale des facteurs de développement chez les
Métazoaires

Possibilité de modification profonde du phénotype très rapidement

La macro-évolution s'explique-t-elle uniquement par la micro-
évolution ?

liens entre génétique, développement, physiologie

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

« 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

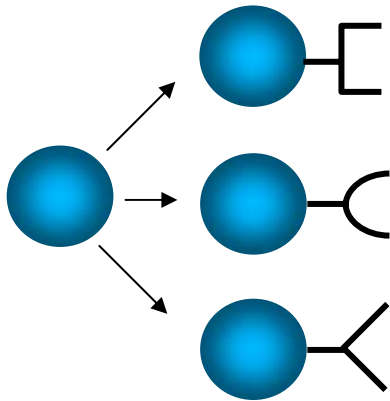
- Blanc M. Les Héritiers de Darwin. Paris: Seuil, 1990.
- Brown A. The Darwin wars. London: Simon & Schuster, 1999.
- Darwin C. L'Origine des espèces (traduction française de la 6e édition 1880). Paris: La Découverte, 1985.
- Darwin C. The Origin of species (texte de la 1re édition 1959). London: PenguinBooks, 1985.
- Dawkins, R. The selfish gene. Oxford: Oxford University Press, 2006.
- 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
- 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.
- Noble, D. 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.
- Smith, J. M. La construction du vivant: gènes, embryons et évolution. Paris: Cassini, 2001
- Tort P. Darwin et le darwinisme. Paris: PUF, 1997.

la post-synthèse (1950-1970)

l'intégration des découvertes de la biologie moléculaire

la production d'anticorps : un mécanisme sélectionniste

lymphocytes-anticorps



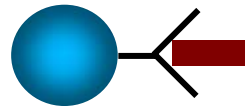
chaque lymphocyte produit un anticorps différent
(variation individuelle aléatoire)

la post-synthèse (1950-1970)

l'intégration des découvertes de la biologie moléculaire

la production d'anticorps : un mécanisme sélectionniste

liaison anticorps-antigène



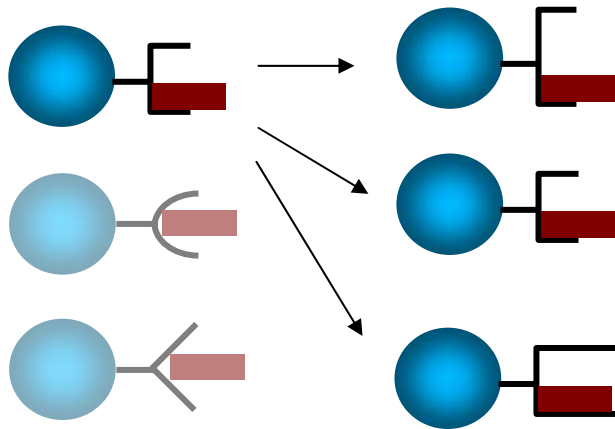
l'antigène se lie
préférentiellement
à certains anticorps

la post-synthèse (1950-1970)

l'intégration des découvertes de la biologie moléculaire

la production d'anticorps : un mécanisme sélectionniste

liaison anticorps-antigène



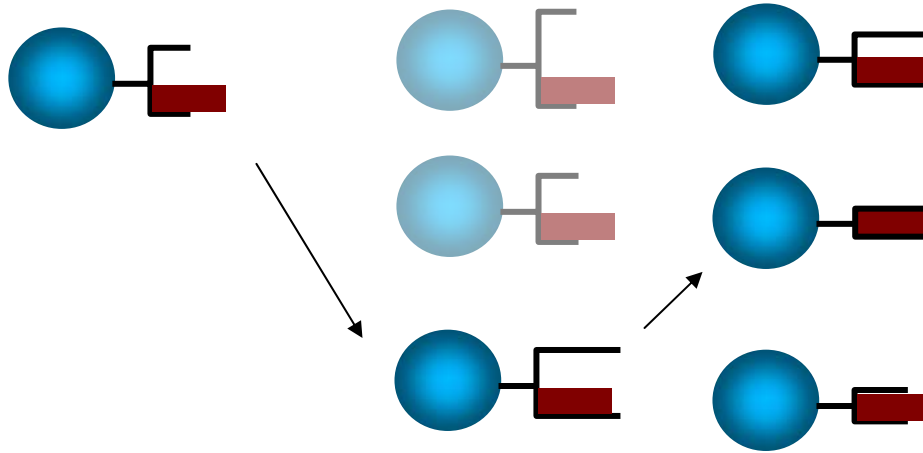
liaison antigène-
anticorps →
multiplication (avec variations interindividuelles aléatoires)

la post-synthèse (1950-1970)

l'intégration des découvertes de la biologie moléculaire

la production d'anticorps : un mécanisme sélectionniste

liaison anticorps-antigène



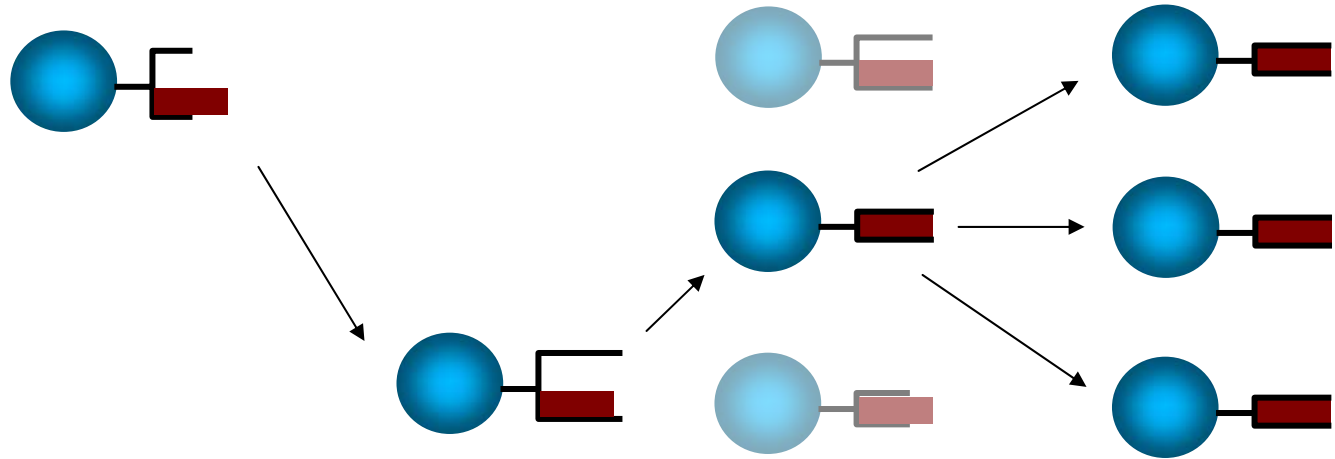
processus itératif

la post-synthèse (1950-1970)

l'intégration des découvertes de la biologie moléculaire

la production d'anticorps : un mécanisme sélectionniste

liaison anticorps-antigène



processus itératif : apparition d'anticorps très spécifiques