

## Évolution

# Quelques apports à la théorie de l'Évolution, de la « Synthèse orthodoxe » à la « Super synthèse évo-dévo » 1970–2009 : un point de vue

Armand de Ricqlès<sup>a,\*</sup>, Kevin Padian<sup>b</sup>

<sup>a</sup> *Équipe ostéohistologie comparée, UMR 7179 CNRS, MNHN, université Paris-VI, Collège de France,  
32, rue du Calvaire, 92210 St. Cloud, France*

<sup>b</sup> *Department of Integrative Paleontology et Museum of Paleontology, University of California, Berkeley CA 94720-4780, USA*

Reçu le 7 septembre 2008 ; accepté après révision le 15 septembre 2008

Disponible sur Internet le 7 janvier 2009

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

## Résumé

La « synthèse moderne » de la biologie évolutionniste a structuré et revitalisé la théorie de l'évolution à partir des années 1930 et 1940. Elle mettait en avant la puissance explicative de la sélection naturelle et des changements graduels pour rendre compte des processus qui gouvernent aussi bien le devenir des populations naturelles aujourd'hui que le vaste déroulement historique de la vie dans son ensemble. Au cours des 40 dernières années, la synthèse a été contestée sur des fronts variés, allant de la paléontologie à la biologie du développement, en passant par la systématique, la biogéographie et la biologie moléculaire. En conséquence, beaucoup de ses propositions centrales en ont été changées ou modulées, mais aussi étendues et amplifiées. Dans quelle mesure la « Super synthèse » actuelle restera opérationnelle dépendra de sa capacité à tester ses propositions centrales et l'efficacité de ses mécanismes principaux par les données émanant des nouveaux champs de recherche. **Pour citer cet article : A. de Ricqlès, K. Padian, C. R. Palevol 8 (2009).**

© 2009 Publié par Elsevier Masson SAS pour l'Académie des sciences.

## Abstract

**Some contributions to evolutionary theory, from the “orthodox” Synthesis to the “Evo-devo Super synthesis” 1970–2009: A point of view.** The “Modern Synthesis” of evolutionary biology coalesced and revitalized evolutionary theory beginning in the 1930s. It stressed the explanatory power of natural selection and gradual change to account for the processes that govern natural populations today, as well as patterns in the history of life. In the past 40 years, the synthesis has been challenged on various fronts ranging from paleontology to developmental biology, systematics, biogeography, and molecular and developmental biology. Several of its central propositions have been modified and expanded as a result. How well the synthesis continues to be effective will depend on its continued ability to test its central propositions and the efficacy of its central mechanisms, particularly on the basis of new evidence from emerging fields of study. **To cite this article: A. de Ricqlès, K. Padian, C. R. Palevol 8 (2009).**

© 2009 Publié par Elsevier Masson SAS pour l'Académie des sciences.

*Mots clés* : Évolution ; Darwin ; Histoire de la biologie ; « Synthèse moderne » ; Biologie du développement évolutionniste

*Keywords*: Evolution; Darwin; History of biology; “Modern Synthesis”; Evolutionary developmental biology

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [armand.de\\_ricqlès@upmc.fr](mailto:armand.de_ricqlès@upmc.fr) (A. de Ricqlès).

*A study of the effects of genes during development is as essential for an understanding of evolution as are the study of mutation and that of selection. J. Huxley 1942, quoted by S.B. Carroll 2008.*

« Une étude des effets des gènes au cours du développement est aussi essentielle à la compréhension de l'évolution, que le sont l'étude de mutations et celle de la sélection ».

*We need an expanded version of Darwinian theory to explain how natural selection operates, not only on organisms but on a hierarchy of units under selection – genes, organisms, local populations and species. S.J. Gould in R.T. Bakker 1985.*

« Nous avons besoin d'une version élargie de la théorie de Darwin pour expliquer comment opère la sélection naturelle, non seulement sur les organismes, mais aussi sur une hiérarchie d'unités soumises à la sélection – gènes, organismes, populations locales et espèces ».

## Abridged English version

### Introduction

The spread of Charles Darwin's ideas [17], both during his lifetime and since, in a variety of domains including anthropology, economics, politics, and philosophy, has fostered a variety of interpretations of his thought, many of which are debatable or contradictory, and actually represent a betrayal of his ideas. In this essay, we treat mostly the evolution of evolutionary theory since the 1970s, when the Modern Synthesis was challenged by new developments in various fields.

In his last great work, Stephen Jay Gould [50] set out three distinct possibilities for the future of evolutionary theory: (1) accept that the synthetic theory had failed in its fundamental propositions and either reconfigure it drastically or abandon it; (2) account for and incorporate new evidence that will lead to a reconstruction and expansion of the theory, without destroying its fundamental tenets; or (3) conclude that new discoveries, whatever their scope, do not require any substantial revision of the theory [89].

New discoveries and views of the past 40 years have come from all levels of integration of the biological sciences, as well as the earth sciences. The integration of molecular information (genomics, developmental genetics) has brought new understanding of evolutionary processes, while systematics and plate tectonics, for example, have broadened our unders-

tanding of the dynamics that contribute to large-scale evolutionary patterns. Our current understanding of evolutionary patterns and processes relies as much on fine-scale molecular aspects as on highly integrative ones. However, we will concentrate on the “macro-world” of organismal biology, including systematics and paleontology.

### *The evolution of the Synthesis: challenges and expansions*

By the 1970s, the “orthodox” synthesis [46,47,102] had gained acceptance of the great majority of biologists and paleontologists. It showed a remarkable ability to incorporate new discoveries from a variety of fields [80,115]. However, a certain discontent was rooted in deep challenges from several quarters, whether sociological, epistemological, or scientific. A growing dialectic between evolutionary patterns and processes [71,85] had been neglected by the orthodox synthesis.

### *Origin and evolutionary value of adaptations*

In classic synthetic theory, evolutionary transformation is adaptive and occurs slowly and gradually, cumulatively, by the addition of small modifications under the control of natural selection. But, if the phenotypic changes produced by mutations are so tiny, how can they initiate the adaptive modification of the organism so that it becomes the “target” of a selection that specifically favors their persistence? Recent advances in ecophysiology and genetics consider that heritable adaptive changes are initially physiological, ecological, and behavioral, and that morphological modifications are coalesced only later in the process. So the real “targets” of natural selection could initially be non morphological.

### *The problem of gradualism*

Since Darwin, it has been customary to consider that all evolutionary change is slow, gradual, and cumulative. This point of view was strongly reinforced by mathematical models of population genetics, and it completely suffused the reading that the paleontologists of the Modern Synthesis, under the influence of Simpson [106], made of the succession of fossils in the stratigraphic column. But gradualism was jeopardized by a theoretical difficulty of scale: namely, repeated changes in the same direction comprised a pattern of orthoselection [106]. Such difficulties were doubtless why some noted biologists of the 20th century were ambivalent about the synthetic theory or even rejected it.

### *Species concepts*

In the living world, species or lineages of most clades appear as reproductive entities that are phenetically and genetically distinct from closely related species – an image quite different from the complete continuum that gradualism would suggest. This, as Darwin [17] noted, is a logical consequence of selective extinction of intermediate forms. Through time, according to the gradualist perspective, species metamorphose insensibly into others through a multitude of small transitions. But then what are species? The populational concept of a biological species (BSC), central to the orthodox theory was complemented – but also greatly contested – by many alternatives: the chronospecies of paleontologists, the phylogenetic species of the cladists, the “ecological species concept” that has greatly grown in popularity, the “species as individual” [40], etc. (reviews in [8,30,125]). It is clear that the entire philosophical and pragmatic value of the species concept will continue to be discussed for a long time.

### *Anagenesis and cladogenesis*

What are the respective roles of these two processes in evolution? Classically, the orthodox synthesis emphasized anagenesis, because this process fundamentally agreed with the gradual, adaptive view of speciation, although it also acknowledged cladogenesis as a way of increasing diversity (especially in the face of extinction). But anagenesis cannot increase taxic diversity, so how could diversity increase through time if cladogenesis did not outpace extinction?

### *Models of speciation*

The model of *punctuated equilibria*, developed by Eldredge and Gould [29], required an evolutionary tempo quite different from that of gradualism. It stressed long periods of “stasis” during which species morphology fluctuated without much change, separated by episodes of “punctuation” – long on an ecological time scale, but nearly instantaneous on a geological time scale. During these “episodes,” generally brought on by ecological and geographic changes, small local populations in a state of disequilibrium could give rise to new species with different features. The model could suggest, but does not require, a certain relaxation of selection and the effects of genetic drift tied to small populations. Eventually, with population growth and geographic dispersal, the daughter species could end up competing with each other. The result would translate into the fossil record as patterns of small “quantum leaps” in morphology from one species to the next. So essentially, punctuated equilibria is a hypothesis about the pace of

morphological change – whether or not an actual cladogenetic event can be observed in the fossil record.

What is critical to this model is that speciation does not follow adaptation but is independent of it. Thus “gradualism” and “punctuation” can be considered ends of a continuum of speciation mechanisms, in which the roles of selection and drift vary. In “punctuational” models, speciation is considered largely random with respect to the overall trends of the evolutionary lineage, much as, at another evolutionary level, mutation was seen with respect to the fate of the individual. In this view, evolutionary pathways result from the juxtaposition of phenomena of selective determinism and of a random component. Determinism through adaptation and selection plays a role, but it loses exclusive and absolute control of evolution. In other words, the fate of an evolutionary lineage seems historically “under-determined” by microevolutionary mechanisms. This introduces the possibility of a “macroevolutionary mechanism” (see below) partially decoupled from those of microevolution.

### *“Pan-adaptationism” and its critics*

In a seminal article, “The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme,” Gould and Lewontin [51] launched a frontal attack on some propositions of the role of natural selection that are not absolutely explicit in the synthetic theory but that in practice have always been part of it. With this article, Gould separated himself from the resolutely adaptationist point of view whose logic was allied to the orthodox Synthesis, in order to explore other factors than adaptation in the control of evolutionary processes.

Gould and Lewontin charged that an exaggerated “pan-adaptationism” had infiltrated evolutionary thought in the context of the modern synthesis, where the idea dominated that natural selection was an inevitable force of optimization. In practice, the organism was thus “pulverized” into a group of elementary characteristics, each of which could be explained in isolation by proposing an *ad hoc* “adaptive scenario.” Gould and Lewontin tried to temper these notions with another, more “structuralist” view alive and well since the ancient traditions of pre-Darwinian European biology, according to which organisms should be analyzed as integrated wholes [98,116]. Briefly, the emphasis was placed on internal constraints specific to each organism, rather than to the external causality of change, selection. They also deemed it impermissible to appeal to hypotheses of “what natural selection would do” and other untestable assertions of past processes in evolutionary history. The

debate was actually never about the importance of natural selection, but about whether selective determinism and the correlative principle of adaptationism were absolute – as they were traditionally used in the context of the synthetic theory or as they should be used in a more open vision.

### *Ontogeny*

For a good part of the twentieth century, developmental biology thrived without much fruitful interaction with the modern synthesis [96]. In fact, ontogeny was “the great missing piece of the synthetic theory,” as Charles Devillers noted. Despite the efforts of some (e.g., C.H. Waddington [123]), evolutionary change was presented as if the transition from genotype (the ensemble of genes) of the egg cell to the finished phenotype (adult individual) was a “black box” with no interest or importance to evolutionary mechanics. But it is clear that all evolutionary transformations from ancestor to descendant imply transformations of ontogeny itself [33]. In the 1980s, a true *developmental genetics* began to evolve, making the transition between molecular genetics and embryology by elucidating the complex processes that take place in the three dimensions of space (differentiation and segregation of embryonic tissues, the topology of their relationships, etc.) and in time (control of the succession of stages necessary for differentiation, etc.).

Recent developments in evolutionary developmental genetics tell us something very important. The synthetic theory, in its classic respects, was initially founded on an understanding of formal genetics and population genetics that may appear today if not obsolete, at least largely incomplete. Population genetics, central to the orthodox synthesis, had initially incorporated Darwinian natural selection as the dominant evolutionary mechanism, virtually as a matter of principle [36], but the evolution of genetics itself eventually developed means other than selection. The incorporation of new information from molecular biology has been a fantastic enrichment for the theory.

### *The maintenance of genetic polymorphism and the neutral theory*

A crisis for the classic synthetic theory resulted from the discovery in the 1960s that genetic polymorphism was much higher in natural populations than had been suspected. The maintenance of this polymorphism could not be explained easily by a simple appeal to natural selection, nor did experimental studies support it. Thus the significance of enzymatic polymorphism, an expression of the fact that many genes were not carried in natural populations in the homozygous stage (although

they might at some point be “favored” by selection), posed some difficult problems that were resolved by refining the models of population genetics. After that came the problem of neutralism, the concept that certain mutations could be “invisible” to selection. The neutral theory of molecular evolution through mutation and random drift of Motoo Kimura [62] and King and Jukes [65] appeared to question the selective determinism of evolution, much as a general alternative to the selectionist concept inherited from Darwin.

In the 1980s it became better understood how evolutionary processes that were largely neutral at the molecular level were compatible with those that were principally selectionist at the level of the phenotype [119]. In fact, a considerable number of “neutral” mutations can accumulate in coding portions of genes without being “seen” by natural selection. On the other hand, other genic regions, in particular those that code for functional sites of proteins, turn out to be highly resistant to change: selection is thus in full force here. It is no less true that the genome appears to be in a permanent state of flux. The old idea, according to which most nucleotides of the DNA result from a positive selection, became untenable.

### *The “selfish gene.”*

If some DNA sequences can promote their own replication while accumulating heritable mutations, these sequences could perpetuate themselves and evolve inside organisms without making any advantageous contribution to the phenotype (the “ultimate parasite”) [18,88]. In this way, if molecular processes permit the proliferation of this kind of sequences, there is no reason, in order to understand their existence, to search for a selective advantage to the organism that carries them. Moreover, such systems could compete among themselves within genomes. New levels of competition and selection, within the genomes themselves, could exist outside classical Darwinian selection.

### *The molecular clock*

Another major concept of molecular evolution has arisen since the 1960s: the “molecular clock”. Zuckerkandl and Pauling [130] initially showed that protein sequences evolve (by substitution of amino acids) following a constant rate. This feature was soon used to study the progressive accumulation of substitutions in homologous proteins present in different lineages. This accumulation depends directly on the time of separation of the lineages, which could be calibrated by paleontological evidence.

The notion of a constant rate of substitution as a function of time has nonetheless been constantly re-evaluated and its value appears to vary from one protein to the next and from one lineage to the next [69]. This has posed a multitude of theoretical and practical problems for the use of the “molecular clock,” especially because the rate of substitution has been linked to the function of a protein. Moreover, within each protein the rate of substitution differs according to the nature and position of amino acids [63]. Over the last 20 years, the technological revolution in molecular biology, made possible by mass sequencing techniques developed by Frederick Sanger et al. [101], allowed comparisons of genes and sequences among different species from varied levels of the “tree of life.” Thanks to the tools of information theory, we have witnessed an explosive development of a true *molecular phylogeny* that was immediately faced with the classic problem of homology [31]. To compare genes in a significant way, it was necessary to establish sequence “alignments,” which implies hypotheses that need to be made explicit and procedures that need to be justified and standardized.

#### *Hierarchical genomes*

Given recent developments in the structure and function of genomes, the view of the origin of hereditary variations in the “orthodox” synthetic theory could be called, in hindsight, simplistic. Models of gene action are “non linear” but hierarchical. They place some groups of structural genes, coding for structural proteins and enzymes, under the control of other genes that are themselves situated at different hierarchical levels. The proteins coded by these regulatory genes interact with the DNA to modulate the expression of other genes, regulatory or structural, following hierarchically organized systems. In this way, as a function of signals received by the cell, the activity of its genome is regulated by a functional and interactive network, conforming to the structure of the genome itself. One can thus understand that some mutations that affect regulatory genes at more or less higher levels can activate (or repress) groups of subordinate structural genes that control various features of the phenotype. The realization of an evolutionary trend would no longer depend only on the control of selection, external to the organism, but on the internal constraints tied to the hierarchical architecture and to the mode of function of the genome itself. Thus the current models of genomes, which take into account the great effects of “genetic fluidity,” split genes, splicing, partial readings, families of repetitive sequences, transposons, and so on, by the complexity of

their organization offer functional capabilities that are much more varied than those of the “classical” genome. Because it incorporates ontogeny (and its epigenetic mechanisms), the “evo-devo” “supersynthesis” tends to integrate the importance of “constructional constraints,” largely or completely neglected by the orthodox synthetic theory. All of this explains that developmental biology should occupy more and more a central and crucial position in the study of evolutionary mechanisms, because it represents the “common denominator” between the “micromerist” approaches of the molecular biologist and the geneticist on the one hand, and the “naturalist” approaches of the macroevolutionist, ecologist, and paleontologist on the other hand, as Waddington [123] insisted long ago.

#### *From the “new systematics” to phylogenetics*

The years 1970–1990 constituted a revolutionary and particularly stimulating period for reconstructing the concrete results of evolution, or “phylogenetic patterns.” The “new systematics” [58,78,107] was an integral part of the orthodox synthesis, but although it saw itself as resolutely evolutionary, its tools and procedures were derived very largely from classical Linnean systematics. Beginning in the 1970s, this “synthetic” systematics found itself vigorously challenged by two opposing currents: on the one hand numerical taxonomy, a quantitative approach based on biometrics [109], and on the other hand phylogenetic systematics or cladistics [55]. The first was short-lived and not explicitly evolutionary. The latter, explicitly evolutionary in its intent, took into account all the practical consequences of Darwin’s adage that “classifications... should become genealogies.” It turned into a radical approach to concepts, methods, and procedures in systematics that came to incorporate theory of Popperian falsification and vicariance biogeography [68].

Its result has been a radical revision of methods (much more computerized) and results of systematic analysis, with the revelation that most of the major traditional groups of the “tree of life” needed to be reconsidered [13,31]. Research in the last 30 years, however, has shown an additional role of the “horizontal” transfer of genetic information among different species, including distantly related contemporaneous phyla. At the moment, the degree of horizontal transfers among “prokaryotes” (bacteria and archaeans) is so great that it has set off a crisis in microbiology that reaches to its very core: what is, in the end, a bacterial species? It is clear that the recognition of horizontal transfers will require at least the reconfiguration of the tree of life to include reticulation [5,127–129].

### *Exaptation*

In the same article in which they criticized the “adaptationist program,” Gould and Lewontin [51] also reacted to the myopic pan-adaptationism that conflates current use of a structure with the reasons that it originated in the course of evolution. This reflection was considerably deepened and amplified in the presentation by Gould and Vrba [52] of the concept of exaptation. Briefly, the notion of exaptation inverts the classical difficulty of the origin of evolutionary innovations (see above). The central idea is that some structures or characteristics that are initially present in an organism (a population) for whatever reason, could become new grist for the mill of selection in the context of ecological modifications, to the point of changing their functions. It is important here to distinguish between secondary adaptation – a structure with one function being co-opted to a second function (which may or may not supersede or replace the original one) – and true exaptation, which is the co-option of a structure with no apparent previous function to a function. Structures that are amenable to exaptation usually are those that are formed by some kind of constructional process necessary to the development of the organism.

### *Heterochrony*

During ontogeny the temporal action of certain groups of genes is of primary importance to evolutionary change. The on-off signals that regulate such activities can be displaced temporally (heterochrony) and can manifest themselves in considerable (and geologically rapid) modifications, not tied initially to the action of selection, and not entailing the intervention of gradual transitions. Heterochronic phenomena were well studied since the end of the 19th century beginning with Haeckel, but were unceremoniously buried by the synthetic theory [96]. They recovered pride of place in modern models of evolutionary mechanics [1,45]. They can explain the rapid occurrence of very important evolutionary changes from small causes, such as a single mutation affecting a regulatory gene for the timing of expression of other genes. By their diversity, working in selective situations, heterochronic mechanisms appear susceptible to explain numerous evolutionary phenomena where massive, rapid, and not necessarily adaptive (in all their respects) transformations have occurred. Their reintroduction into the evolutionary synthesis has strongly contributed to the rapprochement between developmental biology and evolution, as witnessed by the dozens of books and the hundreds of articles published in the last 15 years. This is therefore an extremely important contribution from the morphological sciences, along-

side those of molecular biology, to the emergence of the “evo-devo synthesis” [96].

### *Mobilist biogeography and vicariance*

The biogeography traditionally associated with the “orthodox” synthetic theory was “dispersalist.” It was based on the idea of a geographic “cradle” for a species, followed by migrations and successive range expansions, following concepts partly inherited from Darwin’s time and before. This biogeography had developed within the context of a generally “fixist” view of paleogeography (stability of continental and oceanic areas). In this context, the explanation of geographic distributions of biomes generally appealed to ideas of ancient migrations, and to the existence of postulated “continental bridges.” Although various paleontologists and biogeographers accepted Wegener’s [124] idea of “continental drift” to explain the distribution of ancient and modern biotas, a revolution in historical biogeography had to await the discovery and acceptance of plate tectonics in the early 1960s. A critical synthesis of the “panbiogeography” of Croizat [14] and cladistics [83,92] resulted in a “vicariance biogeography” based on the progressive fragmentation of continental areas that were originally joined and occupied by “generalized” ancestors to explain the endemism of “specialized” descendants in areas that had since separated. However, vicariance is an addition to rather than a substitution for dispersalist biogeography. At the level of speciation studies, an active “phylogeography” has developed on these new bases.

### *Perspective*

Stephen Jay Gould, in a variety of works over nearly four decades, proposed an expanded version of the orthodox synthesis, substituting a hierarchical vision for its reductionism. For him, natural selection remained the motor of evolution, but it acted at all the levels of integration in living beings. The “units of selection” are thus multiple and bounded: conflicts within genomics, individuals (the standard level of selection recognized by the orthodoxy), populations, but also species (species selection) and clades [50]. Thus general evolutionary patterns are underdetermined by microevolutionary processes. The result is a certain “decoupling” among hierarchical evolutionary levels. Intrinsic properties of clades can play a major macroevolutionary role, without reference to the degree of individual adaptation of the species that comprise them. If, for example, the specific selective regime at the end-Cretaceous event 65 million years ago eliminated all terrestrial organisms greater than 25 kg

adult body mass, the particular adaptations of individual species would not have mattered: it would have been a property of the clade in its entirety that thus eliminated all the non avian dinosaurs.

*The current situation: evolution and development, or the “evo-devo Super synthesis”*

What do recent advances in the field suggest about evolutionary mechanisms? As noted earlier, all evolutionary transformations between ancestor and descendant imply transformations in ontogeny itself [33], and to this end developmental biology currently represents the essential bridge between molecular and genetic approaches to evolution, on one hand, and morphological-systematic and paleontological on the other. The advent of molecular biology effectively opened the “black box” of ontogeny, neglected for far too long by the classic synthetic theory.

The molecular analysis of the genetic systems that control the fundamental organization of bodyplans and its subsequent differentiation and regionalization among metazoans is still relatively recent. The remarkable coincidence between the presence of the *Hox* complex, its mode of expression (colinearity), and the morphological organization of all bilaterians clearly shows a cause–effect relationship. Homeotic genes clarify the mechanistic interpretation of the great morphological modifications seen over the course of evolution. The acquisition of the *Hox* complex in the ancestor of triploblastic metazoans, with the extraordinary possibilities of variation in body plan that it controls, permits the understanding of “rapid” diversification among the major metazoan lineages since the beginning of the Cambrian Period 545 million years ago, and doubtless earlier.

Historically, a current of thought proceeding in some respects from the pre-Darwinian “structuralist” biology of the 19th century, exemplified by E. Geoffroy Saint-Hilaire and Richard Owen, then by E.S. Russell [98] and d’Arcy Thompson [116], was carried on in Germany in the form of a persistent interest in theoretical morphology [53,97,103]. This general approach was rejected from the main field of evolution by Darwinism, which substituted an analysis of organic form based on functional explanations founded on natural selection and its resulting adaptations. Investigations of the 1970s reopened interest in morphogenesis: Adolf Seilacher’s school of “constructional morphology” [103] proposed a “causal triangle” of integrated phylogenetic, adaptive (functional-ecological), and architectural (constructional) factors that determine morphology. Seilacher [103]

put particular emphasis on architectural factors, which should be understood as inherent to the constructional materials of the organism and to the morphogenetic rules (topologies) of their growth [15].

In conclusion, the arrival of developmental biology on the scene of the “Super synthesis” has provided several very important considerations: the role of epigenesis, the hierarchical conception of levels of integration, the importance of internal constraints, the role of heterochronic mechanisms [11]. All these aspects have played decisive roles in evolutionary concepts elaborated during the past three decades. Evolutionary theory is not “finished,” but is rather an open system, a vast program of fertile research, whose heuristic value is constantly being tested and affirmed. It is enriched by the constant construction and testing of hypotheses at all levels of integration of the organism, using all available lines of evidence. Its causality is complex and non linear, because it depends on multiple, independent sources of evidence. To the extent that the “orthodox” synthetic theory has integrated new advances, softened the dogmatic approach of “pan-selectionism” for which it has been roundly criticized, and moved beyond strictly “particulate” population genetic models of evolutionary change in populations, the state of evolutionary theory appears to be good, as its evolution continues.

## 1. Introduction

Cent cinquante ans après la publication de *l’Origine des espèces* (1859), le maître livre de Darwin conserve sa valeur fondamentale. L’importance extrême et la signification majeure de l’œuvre darwinienne dans son ensemble, pour le domaine proprement « technique » de l’évolution biologique n’est plus à souligner. En revanche, la diffusion et l’émigration de la pensée darwinienne – réalisées dès le vivant de Darwin et le plus souvent sans son aval – vers une multitude de domaines : anthropologie, économie, politique, philosophie. . . a pu donner lieu, en un siècle et demi, à des extrapolations de valeurs très contradictoires. Ces transpositions se révèlent encore extrêmement fructueuses dans de nombreux domaines des sciences humaines mais aussi de la technologie. En revanche, certaines d’entre elles représentent bien souvent une véritable trahison de la pensée de Darwin. Ainsi, le soi-disant « darwinisme social » constituerait un contresens complet de l’anthropologie darwinienne [118]. Il résulte de cette histoire complexe que le terme de « darwinisme », tel qu’actuellement employé par les médias, est d’une grande ambiguïté, car il connote une multitude de résonances contradictoires

qui n'ont, pour la plupart, rien à voir avec le problème de l'évolutionnisme biologique [37]. L'absurde résurgence moderne d'un néocréationnisme fixiste se proclamant antidarwinien souligne à la fois l'importance scientifique de Darwin et les ambiguïtés multiples véhiculées, encore aujourd'hui, par le terme de darwinisme.

Dans le présent essai, nous tiendrons pour connue la filiation intellectuelle continue et revendiquée liant le darwinisme de Darwin (de 1858 à 1882) à la théorie synthétique de l'évolution ou « synthèse moderne » [59], par l'entremise du « néodarwinisme » (Weismann de 1886 à 1914), puis des développements de la génétique classique et des populations (1900–1940) [36,102].

Nous tiendrons également pour connues les propositions fondamentales de la théorie synthétique de l'évolution, spécialement dans ses aspects et formulations « orthodoxes » (circa-1940–1970) [35,60,80,106].

Nous nous intéresserons principalement ici à l'évolution de la théorie synthétique, au cours des trois dernières décennies du xx<sup>e</sup> siècle et jusqu'à aujourd'hui.

Au cours de cette période récente, la théorie synthétique de l'évolution s'est trouvée confrontée à une multitude d'avancées scientifiques dans les domaines les plus divers, impliquant pour ainsi dire la naissance de champs scientifiques entièrement nouveaux (par ex. le génétique du développement [93]) et le renouvellement profond de champs plus anciens ou traditionnels (par exemple, la systématique [55] et la biogéographie [14]), tous domaines pertinents quant à la structure et à la valeur de la théorie.

Il n'est donc pas étonnant de constater, au cours de cette période contemporaine, le développement de trois attitudes générales plus ou moins contradictoires vis-à-vis de la théorie synthétique « orthodoxe » :

1. Pour certains synthéticiens, la théorie avait atteint, dès les années 1950 ou 1960, un degré de maturité tel, qu'elle pouvait rendre compte du problème de l'évolution biologique de façon globalement satisfaisante. Elle ne nécessiterait donc que des ajustements marginaux et incorporerait sans difficultés, au coup par coup, les nouveaux cas d'espèces issus de la recherche au jour le jour. Cette attitude de « défense de l'orthodoxie » s'est surtout manifestée au cours des décennies 1970 et 1980 [7,18,57,70,76,79,80,112].
2. L'émergence de nouveaux points de vue, plus ou moins radicaux, se situant en opposition frontale avec la synthèse, se sont voulu, au moins initialement, comme de nouveaux paradigmes destinés à se substituer à celle-ci [27,29,46–49,56,63,64,73,110,111,120,121].
3. Une attitude continuiste et d'ouverture souhaitant, dans le prolongement de la synthèse, un dépassement de celle-ci par incorporation des nouveautés de tous ordres, apportées dans tous les domaines pertinents [9,11,22,45,50,85–87,95].

Une telle « grille de lecture » à propos de l'évolution contemporaine de la théorie de l'évolution rejoint la stratégie d'analyse employée par Gould dans son dernier grand ouvrage théorique [50]. Il y distingue trois possibilités : (1) prise en défaut des propositions fondamentales de la théorie, exigeant une reconfiguration drastique, voire un abandon de celle-ci ; (2) prise en compte et incorporation de points de vue et découvertes entraînant des réaménagements majeurs (et une expansion) de la théorie, sans en remettre les fondements en cause et (3) prise en compte des nouveautés de tous ordres n'exigeant, en fin de compte, aucun réarrangement significatif des propositions fondamentales de la théorie [89].

Il est à souligner enfin, que les découvertes et points de vue nouveaux qui se sont fait jour au cours des 40 dernières années, émanent de tous les niveaux d'intégration du domaine des sciences biologiques comme de celui des sciences de la terre. D'une part, des données fondamentales nouvelles, en biologie, se sont principalement accumulées au niveau d'intégration moléculaire (génomique, génétique du développement. . .) améliorant très significativement la connaissance et la compréhension des mécanismes (*process*) évolutifs, et renouvelant même la vision globale que l'on peut avoir de l'évolution. D'autre part, à des niveaux plus intégrés, des changements de points de vue massifs sont également intervenus dans des domaines comme la systématique où la paléogéographie mobiliste, avec des incidences capitales sur la perception de la dynamique et des résultats (*patterns*) de l'évolution. Notons enfin que la compréhension moderne des *process* (mécanismes) évolutifs, tout comme la connaissance des *patterns* (ou résultats) de l'évolution dépendent aussi bien, désormais, des aspects moléculaires que de ceux très intégrés. Ainsi, la phylogénie moléculaire renouvelle l'analyse des *patterns* évolutifs, tandis qu'en revanche, à l'autre extrémité de l'échelle intégrative, les réflexions macroévolutives proposent une nouvelle vision sur les « *process* ».

Sans négliger ici le recensement de certaines innovations significatives pour la synthèse évolutive issues du « micromonde » généticomoléculaire, nous concentrerons notre exposé sur les contestations et innovations issue du « macromonde » organismique, dans des domaines comme la systématique et la paléontologie.



## 2. L'évolution de la synthèse : remises en cause et élargissements

Jusque dans les années 1970 environ, la synthèse « orthodoxe » [102], gagne progressivement l'adhésion, au plan mondial, de la grande majorité des biologistes et, avec quelques réserves, des paléontologues [87]. Elle manifeste en effet une remarquable aptitude à s'incorporer les nouveautés et découvertes qui s'accumulent dans tous les domaines [80,115]. Pourtant, une insatisfaction grandissante se fait jour à partir de la décennie 1970, aboutissant à de profondes remises en cause. L'insatisfaction a de multiples origines. Certaines sont pour ainsi dire d'ordre sociologique, liées à des conflits de génération ou de pouvoir. D'autres, plus essentielles, touchent à des problèmes épistémologiques et proprement scientifiques. Ainsi, on voit progressivement poindre en biologie évolutive l'émergence d'un traitement « dialectique » [71,85] entraînant peu à peu la distinction entre *patterns* (canevas) et *process* (mécanismes) évolutifs, largement confondus par la synthèse orthodoxe [10,28]. Pour la clarté de l'exposé, nous passerons brièvement et successivement en revue les contestations et propositions issues du domaine épistémologique (problèmes du gradualisme et du réductionnisme, etc.) puis celles issues du « micromonde » (biologie moléculaire et génétique), enfin celles issues du « macromonde » (biologie du développement, systématique, biogéographie et paléontologie). On esquissera finalement un bilan de ces apports multiples, factuels et critiques, qui se révéleront en fin de compte comme très positifs.

### 2.1. Aspects épistémologiques 1 : le gradualisme, l'espèce ; ana- et cladogénèse, les modèles de spéciation

#### 2.1.1. Origine et valeur évolutive des adaptations

En théorie synthétique classique, la transformation évolutive est adaptative et se réalise de façon lente et graduelle, cumulative, par addition de minimales modifications sous contrôle de la sélection naturelle. Mais, si les transformations phénotypiques produites par mutation sont, au départ, infimes, comment peuvent-elles initialement modifier l'adaptation de l'organisme à son environnement au point de devenir la « cible » d'une sélection particulière qui favoriserait leur maintien ? L'objection – classique – posait, dans sa généralité, le problème de l'origine de la transformation évolutive dans son rapport nécessaire à l'adaptation. Le problème s'était historiquement cristallisé autour de l'origine adaptative d'innovations morphologiques spec-

taculaires (ailes, pattes marcheuses. . .), mais les progrès de l'écophysiologie et de la génétique ont considérablement renouvelé la perspective au cours des 50 dernières années. On considère aujourd'hui que les modifications adaptatives hérissables initiales, potentiellement aux origines d'une divergence spécifique, sont d'abord de natures physiologique, écologique, comportementale, les modifications de la morphologie n'intervenant que plus tardivement. Ainsi, les véritables « cibles » initiales de la sélection naturelle pourraient être des caractères non morphologiques mais à fort retentissement sur la *fitness* (traits d'histoire de vie, physiologie. . .). Ainsi, malgré des nuances et réserves considérables proposées, quant à l'importance du concept d'adaptation (voir ci-dessous), celui-ci garde une place centrale en mécanique évolutive.

#### 2.1.2. Le problème du gradualisme

Depuis Darwin, à travers le néodarwinisme et jusqu'à la théorie synthétique « orthodoxe », il a été de règle de considérer que toute transformation évolutive ne pouvait être que lente et graduelle, cumulative (mais voir [90] pour les sens du mot « gradual », et ce que voulait dire Darwin lui-même). Ce point de vue a été très renforcé par les modèles mathématiques de la génétique des populations et il avait complètement imprégné, sous l'influence de Simpson [106], la « lecture » que les paléontologues synthétistes faisaient de la succession des fossiles en suivant la série stratigraphique : cette approche s'est systématisée en « méthode stratophénétique » [41–44]. Le gradualisme intégral, se heurte pourtant à une difficulté théorique de taille : celle de l'itération des changements évolutifs dans une même direction, autrement dit, du mécanisme de l'orthosélection [106]. De fait, le principe de *répétitivité-additivité*, confronté aux mécanismes initialement invoqués pour le fonctionnement du génome en théorie synthétique, avait toujours choqué un certain « bon sens ». Pour des morphologistes, il paraissait intuitivement inacceptable de considérer le caractère totalement aléatoire (composante « hasard ») des *retouches* (mutations s. l., recombinaisons. . .), comme cause de l'accumulation de changements phénotypiques *coordonnés* et allant toujours dans le *même sens* – surtout si l'on minimisait le rôle de la sélection comme composante « nécessité » ! Dans l'ancienne vision « linéaire » et non hiérarchique du génome, un gène engendre en mutant un certain effet phénotypique, généralement modeste. La réalisation d'un changement de plus en plus important du phénotype exige donc que des mutations se répètent à de nombreuses reprises dans le (ou les) gène(s) impliqué(s), avec le même effet additif et cumulatif sur le phénotype, et cela sur

de longues durées. On ignorait en outre le nombre de gènes éventuellement impliqués dans les changements morphologiques, mais l'idée prévalait que tout changement morphologique héritable pouvait être contrôlé par de très nombreux gènes. Comme la distribution des effets dans une population de la mutation est totalement aléatoire, la proposition revenait de toute façon à l'obtention de longues séries dans un tirage aléatoire, ce qui est du domaine de l'impossibilité statistique. Bien sûr, la sélection naturelle effectuait le tri, mais de telles considérations et difficultés furent sans doute, au  $xx^e$  siècle, à l'origine des réticences, voire du rejet de la théorie synthétique par certains biologistes de renom et, de fait, l'objection était sérieuse et la synthèse se devait d'y répondre : les progrès en génétique de la fin du  $xx^e$  siècle ont apporté des solutions (cf. infra).

### 2.1.3. Les concepts de l'espèce

Une autre difficulté du gradualisme orthodoxe était que le problème central de l'évolution, celui de l'*Origine des espèces*, se trouvait comme « gommé » par la synthèse plutôt qu'il n'était résolu. En effet, dans la nature actuelle, les espèces apparaissent, en général, comme des entités reproductrices phénotypiquement et génétiquement distinctes des espèces voisines, selon une image très différente du continuum complet suggéré par le gradualisme. C'est d'ailleurs, selon Darwin [17], une conséquence logique des extinctions sélectives des formes intermédiaires. Si l'on transpose dans le temps, d'après la vision gradualiste, les espèces se métamorphosent insensiblement les unes en les autres, selon une multitude de transitions ménagées. Mais que sont alors les espèces ? Entre deux taxons distants dans le temps et réunis par une série continue d'intermédiaires, comment distinguer les espèces successives ?

À partir des années 1970, ces questions ont alimenté un renouveau sans précédent de la réflexion biologicophilosophique sur la conception de l'espèce, suscitant une multitude de points de vue différents. Le concept populationnel d'espèce biologique ou *biospecies*, central dans la théorie synthétique orthodoxe, a été ainsi complété – mais aussi très contesté – par une multitude de visions alternatives : *chronospecies* des paléontologues, espèce phylogénétique des cladistes, l'espèce comme individu ([40], une conception peut-être plus proche de l'expérience philosophique que de la biologie), etc. ; synthèses dans [8,30,125]. Dans la mesure où la conception de l'espèce considérée comme pertinente dans le cadre de la synthèse (*biospecies*) a été très contestée (elle n'est plus « typologique » puisque populationnelle,

mais demeurerait « essentialiste »), cela a retenti sur la théorie elle-même : on a parfois souhaité qu'elle se saisisse d'un autre concept de l'espèce, voire même qu'elle l'abandonne entièrement.

Actuellement, ces débats intéressent tout autant les épistémologues que les biologistes praticiens [21,100]. Ces derniers s'y trouvent plus ou moins toujours confrontés, ne serait-ce que pour tous les problèmes pratiques de systématique ou de nomenclature, l'inventaire de la biodiversité étant fort loin d'être achevé [126]. Les microbiologistes, en particulier, se retrouvent à cet égard en première ligne, du fait du caractère massif des « transferts horizontaux » de matériel génétique entre espèces différentes, révélés par les techniques moléculaires [4,5,127,128].

### 2.1.4. Anagenèse et cladogenèse

De façon traditionnelle, on considère habituellement qu'au cours de l'histoire évolutive, deux phénomènes complémentaires concourent à l'origine d'espèces nouvelles. Le premier, qui s'exprime dans le gradualisme, est l'*anagenèse*, ou transformation progressive (et adaptative) au sein d'une série phylétique : « l'évolution phylétique » de Simpson [106]. La somme des anagenèses exprimerait la *continuité* fondamentale de la vie depuis le Précambrien. L'autre phénomène est celui du branchement évolutif : une lignée se scinde et donne naissance à deux espèces sœurs à partir d'une espèce mère ; c'est la divergence évolutive ou *cladogenèse*. La somme des cladogenèses exprimerait l'extraordinaire *diversité* du monde vivant.

Quelle est la part respective des processus clado- et anagénétiques dans les mécanismes de l'évolution ? Classiquement, la synthèse orthodoxe faisait la part très belle à l'anagenèse, dans la mesure où ce processus est fondamentalement en accord avec une vision gradualiste et adaptative de la spéciation. Le débat a porté, à cet égard, sur l'efficacité relative des deux processus. Si l'existence réelle de lignées anagénétiques, bien documentées par la paléontologie, n'est pas contestable, on peut s'interroger, en revanche, sur l'importance des novations évolutives réservées à ce processus. L'anagenèse apporte des variations sur un *thème* morphologique donné, mais crée-t-elle véritablement des *nouveautés* évolutives significatives ? C'est ce que contestent de nombreux paléontologues à partir des années 1970, en particulier dans les pages de la nouvelle et rapidement influente revue *Paleobiology*. Le débat reste ouvert, mais tout un courant de pensée a penché en faveur du rôle central de la cladogenèse dans l'origine des novations évolutives significatives (cette manière de voir ayant, par ailleurs, des affi-

nités avec le modèle des «équilibres ponctuels»(voir ci-dessous).

### 2.1.5. Les modèles de spéciation

On sait que ce modèle de *process* évolutif, développé dès 1972 par Eldredge et Gould [29] à partir de données paléontologiques, constitue une alternative radicale au gradualisme. Il distingue de longues «stases», au cours desquelles les espèces fluctuent sans beaucoup changer, séparées par des épisodes de «ponctuation», longs au niveau du temps écologique, mais quasiment instantanés au niveau du temps géologique. Au cours de tels «épisodes», généralement initiés par des changements écologiques et géographiques, de petites populations localisées et en état de déséquilibre pourraient donner naissance à des espèces nouvelles, d'emblée différentes. Le modèle prend en compte la relaxation de la sélection et les effets de dérive génique liés aux petits effectifs. Ultérieurement, avec l'accroissement des effectifs et de l'aire géographique, les espèces filles entreraient elles-mêmes en compétition (sélection interspécifique). Le résultat se traduirait dans la documentation paléontologique («*patterns*») par de petits «sauts quantiques» de la morphologie, d'une espèce à la suivante. Darwin lui-même [17] avait explicitement montré comment une évolution «graduelle» devrait normalement se traduire par une série de petits sauts discontinus dans la série stratigraphique. Toutefois, le sens même du terme «graduel» chez Darwin ne correspond pas à celui d'une évolution parfaitement continue, comme impliqué ultérieurement par les synthéticiens [90].

Quoi qu'il en soit, du point de vue des mécanismes ou *process*, le modèle reste parfaitement compatible avec la synthèse [42–45,94]. Il met en jeu le modèle de la population fondatrice de Mayr, poussé dans toutes ses conséquences spatio-temporelles. Le modèle punctualiste fait la part belle à la cladogenèse, réduit l'importance de l'anagenèse et propose un découplage entre l'adaptation des populations pendant la stase et l'apparition, largement aléatoire, des espèces filles pendant la phase de ponctuation cladogénétique. Ce qui est capital dans ce modèle, c'est que *la spéciation ne suit pas l'adaptation*, comme conséquence de celle-ci, mais au contraire qu'elle la précède [47]. Cela entraîne toute une série de conséquences passionnantes à explorer : fixation aléatoire d'allèles, production de structures non adaptatives par suite de corrélations ontogéniques avec des structures sélectionnées (rôle à cet égard des allométries, de la pléiotropie, des compensations en matériel cellulaire, des corrélations imposées pour raisons mécaniques, topologiques, etc.). Enfin, le

rôle capital d'événements hétérochroniques (apparition de différences dans la séquence de mise en place temporelle des événements morphogénétiques au cours du développement) est pleinement pris en compte par le modèle.

D'autres modèles que les «équilibres ponctuels» présentent en commun avec lui ce même aspect «quantique». Ainsi, par exemple, dans le modèle du «goulot d'étranglement» (*bottleneck effect*) de Stanley [110,111], la population fondatrice ne s'isole pas dans l'espace, mais dans le temps. Si une espèce souche subit une réduction progressive d'effectif et de variabilité, puis s'épanouit de nouveau démographiquement quand les conditions écologiques redeviennent favorables, il se pourra que son *pool* génique ait été définitivement modifié lors de la phase à faibles effectifs (rôle de la dérive génétique) et les populations abondantes qui suivent cette phase pourront constituer une nouvelle espèce (spéciation allochronique). Tous ces modèles de mécanique évolutive ont en commun que les causes initiales de la spéciation sont à rechercher dans une *rupture du flux génique*, touchant des populations d'effectifs réduits et en état de «crise», et non pas l'adaptation graduelle, qui n'intervient qu'après. C'est surtout l'isolement dans le temps (Stanley) ou l'espace (Mayr, Eldredge et Gould) qui jouerait un rôle déterminant dans la rupture du flux génique, c'est-à-dire qu'au déterminisme adaptationniste, se substitue une explication où intervient l'aléatoire. Après de violents débats pendant les années 1970–1990, la situation semble s'être stabilisée dans la mesure où «gradualisme» et «punctualisme» peuvent être considérés comme les extrêmes opposés d'un continuum de mécanismes de la spéciation, dans lesquels, toutefois, le rôle de la sélection (composante «déterministe»), varie considérablement relativement à la dérive (composante «aléatoire»). Dans les modèles dits «punctualistes» de la spéciation, celle-ci est donc perçue comme largement aléatoire vis-à-vis de la lignée en évolution, comme l'était déjà, à un autre niveau, la mutation vis-à-vis de la destinée de l'individu. Dans cette perspective, le cheminement évolutif est donc compris comme résultant de la juxtaposition de phénomènes à déterminisme sélectif et d'une composante aléatoire. Le déterminisme sélection-adaptation garde un rôle, mais il perd le contrôle exclusif et absolu de l'évolution. Autrement dit, la destinée de la lignée en évolution apparaît comme historiquement «sous-déterminée» par les mécanismes microévolutifs. Par là s'introduit la possibilité d'une «mécanique macroévolutive» (voir ci-dessous) partiellement découplée des mécanismes microévolutifs sous-jacents.

## 2.2. Aspects épistémologiques 2 : le « pan-adaptationnisme », les « contraintes de construction » et l'ontogenèse

### 2.2.1. Le « pan-adaptationnisme » et sa critique

Dans un article très remarqué, « Les Pendentifs de la cathédrale Saint-Marc et le paradigme de Pangloss : une critique du programme adaptationniste » [51], Gould et Lewontin avaient attaqué de front certaines propositions sur le rôle de la sélection naturelle, qui ne sont pas absolument explicites dans la théorie synthétique mais qui, en pratique, accompagnaient toujours sa mise en œuvre. Avec ce travail, Gould prenait ses distances vis-à-vis du point de vue résolument adaptationniste dont la logique est sous-jacente à la Synthèse orthodoxe, pour s'intéresser à d'autres composantes que l'adaptation dans le contrôle du processus évolutif.

D'abord, Gould et Lewontin exposent qu'un « pan-adaptationnisme » exagéré avait infiltré la pensée évolutionniste dans le cadre de la théorie synthétique, où dominait l'idée que la sélection naturelle est un agent d'optimisation tout-puissant. En pratique, on « pulvérise » donc l'organisme en autant de caractères élémentaires qu'on le souhaite, en proposant un « scénario adaptatif » *ad hoc*, pour expliquer la présence de chacun d'eux considéré isolément. La seule restriction à une adaptation parfaite est provoquée par les compromis opportunistes atteints quand des pressions sélectives contradictoires s'exercent simultanément sur les mêmes organes. Le caractère non optimal de l'adaptation est alors « récupéré » comme le résultat de l'adaptation elle-même.

### 2.2.2. Les contraintes de construction

Gould et Lewontin ont essayé de tempérer ces notions par celle, plus « structuraliste » et longtemps bien vivante dans l'ancienne biologie européenne prédarwinienne, selon laquelle les organismes doivent être analysés en tant que *totalités intégrées*, comme encore suggéré par les morphologistes E.S. Russell [98] et d'Arcy Thompson [116]. En bref, l'accent était mis sur les contraintes internes propres aux organismes, plutôt qu'à la causalité externe du changement, la sélection. Gould et Lewontin [51] mettaient ainsi l'accent sur les conditions effectives d'action de la sélection naturelle et sur les limites de son efficacité : celle-ci ne pourra jamais faire n'importe quel organisme à partir de n'importe quel génome.

L'article de 1979 a été perçu comme « terroriste » par les tenants de l'adaptationnisme traditionnel et son influence a été forte, au point de susciter pendant une quinzaine d'années une véritable défiance (injustifiée) vis-à-vis du concept d'adaptation. Les interprétations

semblent à cet égard prendre une tournure beaucoup plus équilibrée actuellement. En résumé, le débat ne porte nullement sur l'importance de la sélection naturelle, celle-ci demeurant décisive, mais seulement sur le caractère *absolu* du déterminisme sélectif et du principe (corrélatif) d'adaptationnisme, tels qu'ils furent utilisés dans le cadre traditionnel de la théorie synthétique, ou tels qu'ils devraient l'être dans le cadre d'une vision plus ouverte de celle-ci.

### 2.2.3. L'ontogenèse

Pendant une bonne partie du  $xx^e$  siècle, la biologie du développement a pu se pratiquer sans grandes interactions positives avec la théorie synthétique de l'évolution [96]. De fait, l'ontogenèse était la « grande absente de la théorie synthétique » (Devillers). Malgré les efforts de certains [123], tout se passait comme si la transition entre le génotype (ensemble des gènes) de la cellule œuf et le phénotype achevé (individu adulte) était une « boîte noire », sans intérêt, ni importance en mécanique évolutive. Il est pourtant clair que toute transformation évolutive entre ancêtre et descendant implique des transformations de l'ontogenèse elle-même [33]. Un revirement complet de point de vue s'est fait jour à cet égard, à partir du début des années 1980 [9,93]. Le fonctionnement des gènes dans la synthèse des protéines répondait à des mécanismes désormais considérés comme bien élucidés. Mais la biosynthèse d'une protéine ne renseignait pas (ou pas assez) sur les mécanismes d'expression phénotypique du génome, qui aboutissent à l'édification d'un organisme : il faut pour cela une véritable *génétique du développement*, faisant la transition entre génétique moléculaire et embryologie. Dans un tel domaine, on passe à des processus complexes qui se déroulent dans les trois dimensions de l'espace (différenciation et ségrégation des feuillettes embryonnaires, topologie de leurs relations, etc.) et dans la dimension temporelle (contrôle de la succession d'étapes nécessaires de la différenciation, etc.).

Le point de vue réductionniste implicite à l'état classique de la théorie synthétique était à cet égard résolument « instructionniste », puisque si un génome était « connu » dans sa totalité, il « spécifierait » l'organisme dans tous ses détails. En revanche, l'embryologie causale suggérait que le « programme génétique » ne peut être compris comme une sorte de « représentation » de l'organisme, mais bien plutôt comme une série de *règles génératives* (algorithme) où tout n'est pas spécifié. La notion même de « programme génétique », une analogie sémantique avec l'informatique, a été très critiquée, le génome fonctionnant selon un mode « probabiliste » plutôt qu'« instructionniste » [67]. De toutes façons, à

côté de phénomènes à stricte détermination génétique, l'ontogenèse associe des *mécanismes épigénétiques*, conséquences mêmes des propriétés et des relations spatio-temporelles entre cellules et catégories cellulaires [123]. Dans la mesure où cette catégorie de phénomènes dépendent, en dernière analyse, mais ne sont pas totalement réductibles à la programmation génétique, il paraît légitime de raisonner en termes de *niveaux hiérarchiques d'intégration* ; un génome, un œuf fécondé, une gastrula, etc., représentent chacun de tels niveaux intégrés, sièges de mécanismes particuliers « émergeant » du niveau d'organisation et de complexité particulier qu'ils représentent. On discerne à présent en quoi et comment la nouvelle génétique du développement est susceptible désormais de répondre à ces types de questionnements.

### 2.3. *Aspects moléculaires et génétiques : (maintien du polymorphisme, neutralisme, horloge moléculaire...)*

La théorie synthétique, dans ses aspects classiques, était fondée initialement sur une compréhension de la génétique formelle et de la génétique des populations, qui peut apparaître à bien des égards sinon obsolète, du moins fort incomplète aujourd'hui. La génétique des populations, centrale pour la synthèse orthodoxe, avait initialement incorporé la sélection naturelle darwinienne comme mécanisme évolutif dominant, pour ainsi dire en tant que pétition de principe [36], mais l'évolution propre de la génétique allait lui faire développer d'autres logiques que sélective. L'évolutionnisme contemporain s'est progressivement incorporé, au prix parfois de certaines crises, tous les acquis de la biologie moléculaire (et corrélativement, de toute une nouvelle génétique à base probabiliste), ce qui a constitué un fantastique enrichissement pour la théorie.

Les développements initiaux de la biologie moléculaire n'eurent d'abord que peu d'effets sur la théorie évolutionniste, mais dès la décennie 1970, les concepts généraux de la biologie moléculaire étaient établis et ils commencèrent alors à influencer de plus en plus fortement la biologie évolutive. Initialement, deux concepts clés se firent jour : mutations neutres et évolution moléculaire non darwinienne, d'une part, horloge moléculaire d'autre part.

#### 2.3.1. *Le maintien du polymorphisme et la théorie neutraliste*

Historiquement, une première crise a résulté des travaux pionniers en biologie moléculaire effectués par Lewontin et Hubby [72] qui ont montré, à la surprise générale, que le polymorphisme génétique naturel était

beaucoup plus élevé qu'on ne le croyait. Or le maintien d'une telle quantité de polymorphisme ne s'expliquait pas facilement par la sélection naturelle. Ainsi, la signification du polymorphisme enzymatique, expression du fait que de nombreux gènes ne sont pas portés, au sein des populations naturelles, à l'état homozygote (alors qu'on pouvait s'attendre à ce que les gènes « favorisés » par la sélection le soient) a posé de difficiles problèmes pour être conciliable avec la sélection naturelle. Ces problèmes ont été en partie résolus par des raffinements des modèles de la génétique des populations, mais principalement, en fin de compte, par l'acceptation d'une évolution « non darwinienne » au niveau moléculaire. En effet, sont intervenus ensuite les problèmes qu'a posés le neutralisme dans sa généralité, certaines mutations pouvant être « invisibles » pour la sélection. Aussi la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire par mutation et dérive aléatoire de Motoo Kimura [62] et King et Jukes [65] est-elle apparue à un moment comme remettant en cause le déterminisme sélectif de l'évolution et donc comme une alternative générale à la conception sélectionniste héritée de Darwin.

Ces difficultés ont été surmontées à partir des années 1980, lorsque l'on a mieux compris comment une évolution en grande partie neutre au niveau moléculaire était compatible avec une évolution principalement sélectionniste au niveau du phénotype [62,64,119]. En effet, de nombreux allèles (variants d'un gène occupant le même locus ou position sur un chromosome donné) semblent se comporter comme s'ils étaient indifférents vis-à-vis de la sélection. En fait, un nombre considérable de mutations « neutres » peut s'accumuler dans des portions codantes des gènes sans être « vues » par la sélection, le changement moléculaire affectant l'ADN étant alors en grande partie comparable à un « bruit ». En revanche, d'autres régions géniques, en particulier celles qui codent pour des sites fonctionnels des protéines, se révèlent extraordinairement intolérantes au changement : la sélection joue alors à plein.

Il n'en reste pas moins vrai que le génome apparaît en état de flux permanent, une grande partie de ses changements étant fixée de façon non sélective. Ainsi, la vieille idée selon laquelle la plupart des nucléotides de l'ADN résultent d'une sélection positive devenait intenable. La fluidité génétique a été étendue, au-delà de la substitution de nucléotides, à des séquences bien plus grandes. Des régions entières de l'ADN peuvent se dupliquer ou se déplacer à de nouvelles localisations sur le génome, ces translocations pouvant modifier de façon drastique les modes d'expression phénotypiques [74]. Les transposons se sont révélés comme une composante importante des génomes.

### 2.3.2. « Le gène égoïste »

À partir de ces considérations, le concept de « gène égoïste » a été proposé [24,88] suscitant de nombreuses controverses [18,19]. S'il existe dans le génome des séquences d'ADN capables de promouvoir leur propre réplication tout en accumulant des mutations héréditaires, ces séquences pourraient se perpétuer et évoluer au sein des organismes sans aucune contribution avantageuse pour les phénotypes : « le parasite ultime ». Ainsi, si des processus moléculaires permettent la prolifération de ce genre de séquences, il n'y a aucune raison, pour rendre compte de leur existence, de rechercher un avantage sélectif quelconque pour l'organisme qui les porte. Plus, de tels systèmes pourraient entrer en compétition entre eux au sein des génomes. De nouveaux niveaux de compétition/sélection, cette fois au sein même des génomes des organismes pourraient exister, réalisant un nouveau niveau sélectif (conflits intragénomiques) pour ainsi dire en deçà de la sélection darwinienne classique. Ces idées ne sont en fait pas nouvelles, rejoignant des intuitions de la fin du XIX<sup>e</sup> siècle (Roux (1850–1924), Weismann 1834–1914).

Plus généralement, au plan fonctionnel, les progrès extraordinaires introduits au cours des 20 dernières années au niveau de la génétique moléculaire des « procaryotes » comme des eukaryotes : duplications en tandem, familles de séquences répétitives, « évolution concertée », « molecular drive » [25,26], multiples modalités de « transferts horizontaux » [127,128], etc., imposent désormais une vision très renouvelée du génome et de son mode de fonctionnement, insistant sur sa *fluidité* et sur l'indépendance de ses changements relativement à la sélection darwinienne s'exerçant sur les phénotypes.

### 2.3.3. L'horloge moléculaire

Un autre concept majeur de l'évolution moléculaire s'est fait jour dès les années 1960 : celui « d'horloge moléculaire ». Zuckerkandl et Pauling [130] montrent initialement que les séquences des protéines évoluent (par substitution d'acides aminés) selon un taux constant. Ce phénomène va être rapidement utilisé pour étudier l'accumulation progressive de substitutions dans des protéines homologues, présentes dans différentes lignées. Cette accumulation dépend directement du temps de séparation des lignées, ce qui peut être calibré par les données paléontologiques.

Une des premières études utilisa les séquences d'acides aminés du cytochrome C pour produire des phylogénies à grande échelle [32]. La notion d'un taux de substitution *constant* en fonction du temps a toutefois été constamment réévaluée et sa valeur paraît varier

d'une protéine à l'autre et d'une lignée à l'autre [69]. Cela a posé une multitude de problèmes théoriques et pratiques pour l'utilisation de « l'horloge moléculaire », d'autant plus qu'une relation s'est révélée entre la fonction d'une protéine et le taux de substitution qu'elle subit. Enfin, au sein même de chaque protéine, le taux de substitution diffère selon la nature et la localisation des acides aminés, relativement aux régions plus ou moins fonctionnellement contraintes de la protéine [63]. Plus tard, la possibilité de séquençage de l'ADN a permis d'utiliser les nucléotides comme « horloges moléculaires », comme on le faisait auparavant avec les acides aminés [66]. Les séquences nucléotidiques sont moins couplées au phénotype et reflètent plus directement les processus moléculaires produisant de la variation. Toutefois, en général, les nucléotides qui modifient une séquence protéique sont plus fortement conservés et les régions non codantes montrent plus de polymorphisme.

Initialement, les techniques d'hybridation entre brins d'ADN ont permis de premières comparaisons à grandes échelles entre génomes, en particulier chez les oiseaux [105]. Cela a montré que même les régions non codantes du génome peuvent quand même contenir un signal phylogénétique. Au cours des 20 dernières années, la révolution technologique en biologie moléculaire, rendue possible par la technique de séquençage en masse initiée par Frederick Sanger et al. [101], a permis une comparaison des gènes et de leurs séquences entre espèces différentes, réparties à des niveaux variés de « l'arbre du vivant ». Le séquençage complet de génomes complexes est même réalisé, pour la levure en 1996, et pour le génome humain à partir de 2001. Initialement réalisé dans des perspectives de retombées biomédicales, ce gigantesque effort conduit à une connaissance comparative étendue des génomes de quelques « modèles » (nématode, drosophile...), répartis dans l'ensemble du monde vivant. Grâce à l'aide irremplaçable de l'informatique, on a assisté ainsi au développement explosif d'une véritable *phylogénie moléculaire* qui s'est trouvée immédiatement confrontée au vieux problème de l'homologie [31]. Pour comparer les gènes de façon significative, il faut en effet réaliser des « alignements » des séquences, ce qui implique des hypothèses qu'il faut expliciter et des procédures qu'il faut justifier et standardiser. Cette véritable « anatomie comparée moléculaire » est riche d'une énorme information phylogénétique.

Toutefois, les difficultés s'avèrent nombreuses : ainsi, l'histoire d'un gène donné peut apparaître comme assez largement « découplée » de celle des espèces ou populations qui le portent, et divers « marqueurs

moléculaires » peuvent très logiquement « raconter » des histoires exactes bien que non congruentes entre elles ! [3,119] Par ailleurs, avec l'avènement des phylogénies moléculaires, on dispose désormais de « jeux de données » complètement indépendants des données morphologiques traditionnelles et cela pour les mêmes organismes ! La confrontation des données morphologiques et moléculaires pour reconstituer la phylogénie est passionnante : souvent, le message est le même mais, quand les messages sont « non congruents » (contradictoires), la résolution des conflits génère souvent une compréhension plus affinée des problèmes, en révélant les « biais » et limites des diverses méthodes. Ce champ de recherche est actuellement en pleine activité. Signalons enfin que les bases mathématiques de la génétique des populations ont réalisé une évolution parallèle au développement de la génétique moléculaire, passant d'approches de type « statistique » à des approches de type « probabiliste » [81,82].

#### 2.3.4. Les génomes hiérarchiques

Compte tenu des développements récents sur les structures et fonctions du génome, la vision de la genèse des variations héréditaires en théorie synthétique « orthodoxe » peut être rétrospectivement jugée simpliste. Les modèles d'action des gènes sont « non linéaires », mais hiérarchiques. Ils reviennent à placer des groupes de gènes de structure, codant pour les protéines constitutives et pour les enzymes, sous le contrôle d'autres gènes, situés eux-mêmes à différents niveaux hiérarchiques. Les protéines codées par ces gènes régulateurs interagissent en effet avec l'ADN pour moduler l'expression d'autres gènes, eux-mêmes régulateurs ou de structure, selon des systèmes hiérarchisés. Ainsi, en fonction des signaux reçus par la cellule, l'activité de son génome est régulée par un réseau fonctionnel et interactif, inhérent à la structure du génome lui-même. On peut alors comprendre que des mutations affectant des gènes de régulation à des niveaux plus ou moins élevés puissent activer (ou réprimer) des groupes de gènes de structure subordonnés contrôlant divers éléments du phénotype. La réalisation d'une tendance évolutive ne dépendrait plus (seulement) du contrôle par la sélection, extérieure à l'organisme, mais bien des *contraintes internes* liées à l'architecture hiérarchique et au mode de fonctionnement du génome lui-même. Ainsi, les modèles actuels de génomes, prenant en compte les effets massifs de la « fluidité génétique », découpages (*split genes*), collages (*splicing*), lectures partielles, familles de séquences répétitives, transposons, etc., offrent, de par la complexité de leur organisation, des capacités de

fonctionnement bien plus variées que celles du génome « classique ».

Le jeu des interconnexions intra- et interniveaux va produire des systèmes de contraintes réduisant la « liberté d'action » des gènes de structure, et limiter les capacités théoriques d'expression de la variabilité du génome. Des protéines, telle la Hsp 90, sont capables « d'imposer silence » à des mutations de gènes de structure, « normalisant » ainsi, par un rôle de « chaperon », le cours du développement [99]. Les contraintes sont ici d'origine interne, structurale, alors qu'en théorie synthétique classique, elles étaient externes et représentées par la sélection naturelle triant, parmi les caractères phénotypiques effectivement réalisés, ce qui est « acceptable » ou non.

Cette nouvelle connaissance des génomes présente des mécanismes bien plus complexes, mais aussi bien plus souples et surtout bien plus riches en valeur explicative, que les modèles sur lesquels était fondée autrefois la théorie synthétique classique. Il n'est plus besoin de faire toujours muter les mêmes touches terminales (gènes de structure) pour avoir le même effet phénotypique. De par les interconnexions hiérarchiques, un même système effecteur (batterie de gènes de structure) pourrait être activé par différents gènes de régulation : la répétitivité des résultats phénotypiques, clef de l'explication du caractère orienté, additif, de l'évolution à grande échelle, devient alors statistiquement plausible. L'organisme n'est plus « passif » face à la sélection, mais son organisation génomique elle-même introduit des contraintes qui « canalisent » le sens de l'action de celle-ci. Divers mécanismes moléculaires [99] permettent soit « l'assimilation génétique » de la nouveauté, au sens de Waddington [122], c'est-à-dire son dévoilement au niveau phénotypique, permettant ainsi l'action de la sélection naturelle, soit son « masquage » par canalisation ontogénétique (au sens de [122]), permettant ainsi l'accumulation de nouveautés génétiques invisibles par la sélection au niveau phénotypique. Cette notion de « contraintes » ou de canalisation des « possibles potentiels » en un nombre moins grand de « possibles réels » doit intervenir à tous les niveaux d'intégration organique, du niveau moléculaire du gène, en passant par les « canaux de l'ontogenèse » [123], jusqu'à ses conséquences sélectives au niveau de la population d'individus achevés. Parce qu'elle fait sa place à l'ontogenèse (et à ses mécanismes épigénétiques), la « supersynthèse evo-devo » tend à intégrer l'importance des « contraintes de construction », largement ou totalement ignorées de la théorie synthétique orthodoxe.

Ainsi, en opposition à la vision d'un organisme « passif », jouet des facteurs externes (sélection), ces

conceptions prennent en compte, de façon décisive, les « contraintes de construction » qui, à tous les niveaux d'intégration hiérarchique de l'organisation, « canalisent » les voies possibles du changement évolutif et organisent l'interaction entre l'organisme et les pressions sélectives issues du milieu. On retrouve ainsi, aux niveaux moléculaires, certaines des préoccupations « architecturales » exprimées au niveau des phénotypes dans l'article de Gould et Lewontin [51]. Tout cela explique que la biologie du développement devrait occuper de plus en plus une position centrale et cruciale dans l'étude des mécanismes évolutifs, car elle constitue actuellement le « dénominateur commun » entre les approches « microméristes » du biologiste moléculaire et du généticien, d'une part, et celles, « naturalistes », du macroévolutionniste, écologiste ou paléontologue, d'autre part, comme Waddington y avait depuis longtemps insisté [123]. Enfin, les très nombreuses données désormais connues sur les remaniements chromosomiques (translocations, inversions, fusions) montrent aussi que de tels phénomènes jouent certainement un rôle important, bien qu'encore difficile à préciser généralement, dans les processus évolutifs, sans doute principalement au niveau de la formation de « barrières d'isolement » au cours de la spéciation.

### 2.3.5. Du phénotype au génotype

Le développement explosif des données moléculaires dans le domaine de l'évolutionnisme a entraîné de multiples conséquences, dont l'une des moindres n'est pas le retournement des perspectives entre génotype et phénotype [24]. L'investissement massif des molécularistes sur les gènes et les génomes, relativement aux organismes ([3,82], etc.), a poussé aux limites le vieux paradoxe de la poule et de l'œuf. Ce trait, bien exprimé dans les nombreux ouvrages de R. Dawkins ([18,19], etc.), par exemple, revient à ne plus considérer les organismes que comme des « sacs à gènes », au sein desquels des gènes immortels réalisent entre eux des compagnonnages transitoires à période courte (individus) ou plus ou moins longue (populations, espèces). Cette inversion des points de vue en faveur des génomes a permis des progrès importants dans la compréhension de certains *process* évolutifs (problèmes de la coordination ou de l'exclusion fonctionnelle entre gènes, coalescence, etc.). Elle a eu, en revanche, la conséquence négative, au niveau universitaire, de précipiter un véritable effondrement de l'acquisition et de la transmission des connaissances dans les domaines plus intégrés de la biologie évolutionniste : morphologie comparative en particulier.

## 2.4. Aspects organismiques : systématique phylogénétique, biogéographie et paléontologie, la phylogénétique, l'exaptation, les hétérochronies et la vision hiérarchique

### 2.4.1. De la « nouvelle systématique » à la phylogénétique

Du point de vue de la reconstitution des résultats concrets de l'évolution, ou « patterns phylogénétiques », les années 1970–1990 ont constitué une période révolutionnaire et particulièrement stimulante. La « nouvelle systématique » d'Huxley, Mayr et Simpson [58,78,107], partie intégrante de la synthèse orthodoxe, se voulait résolument évolutionniste, mais ses outils et procédures dérivait très largement de la systématique classique, dont les racines linnéennes étaient pré-évolutionnistes. À partir de la décennie 1970, cette systématique « synthétiste » s'est trouvée vigoureusement contestée par deux courants opposés : d'une part, la taxonomie numérique, approche quantifiée fondée sur l'usage de l'informatique [109] et d'autre part, la systématique phylogénétique ou cladisme [55]. Cette dernière, explicitement évolutionniste dans ses intentions initiales, prenait en compte toutes les conséquences pratiques de l'adage darwinien, selon lequel « les classifications deviendront des généalogies » [90]. Il en est découlé une remise en cause radicale des concepts, méthodes et procédures en systématique [113].

La cladistique ne reconnaît comme taxons valables que des entités strictement naturelles, ou clades, définis comme « l'ancêtre commun et tous ses descendants », impliquant une redéfinition – beaucoup plus stricte – du concept de monophylie. Il en est résulté un bouleversement radical des pratiques (désormais informatisées) et des résultats de la systématique, avec la révélation que la plupart des grands groupes traditionnels (algues, cryptogames, polychètes, poissons, reptiles... au sens usuel) n'étaient pas naturels. Dans les décennies 1980–2000, il était clair que toute la structure traditionnelle de « l'arbre du vivant » était à reconsidérer [13,31]. Cette tâche a été entreprise avec enthousiasme par la communauté mondiale des systématiciens, y compris les paléontologues qui, avec les entomologistes, avaient joué un rôle pionnier dans la « révolution cladistique » [108]. Bientôt épaulé par le développement explosif de la phylogénie moléculaire, tout ce mouvement en systématique (qui a été aussi une renaissance, au moins intellectuelle, d'une discipline encore et toujours sinistrée dans l'écosystème universitaire [117]), a permis des progrès extraordinaires dans la reconstitution du « pattern » phylogénétique du vivant [68].



Le triomphe actuel de « l'arbre du vivant » est peut-être toutefois menacé par les découvertes en génétique moléculaire. En effet, depuis Darwin [17] et Haeckel [54] toute la logique « arborescente » de la phylogénétique (et de la systématique à vocation « naturelle ») était fondée sur la prémisse de la transmission *verticale* (d'une génération à la suivante) de l'information génétique. Les recherches des trente dernières années ont révélé, à côté de cette transmission verticale traditionnelle qui fonde la phylogénétique, la grande importance quantitative des « transferts horizontaux » d'informations génétiques entre espèces différentes, voire entre phyla éloignés contemporains. Les premiers « vecteurs » reconnus de ces transferts furent les virus, mais les vecteurs moléculaires se révèlent multiples et fort divers. À l'heure actuelle, la quantité de transferts horizontaux chez les « procaryotes » (bactéries et archées) se révèle d'une telle ampleur, qu'elle induit une crise, en microbiologie, touchant à l'identité, sinon à l'identification, des « taxons » chez les « procaryotes » : qu'est-ce, désormais, qu'une « espèce bactérienne » ? Il est clair que la prise en compte des transferts horizontaux obligera, à tout le moins, à compléter l'image de « l'arbre phylogénétique » par des figurations de type réticulaire [4,5,127–129].

#### 2.4.2. L'exaptation

Du côté des « process » évolutifs, dans le même article où ils critiquaient le « programme adaptationniste » [51], Gould et Lewontin avaient aussi réagi contre la myopie pan-adaptationniste qui confond l'utilité extemporanée d'une structure avec les raisons de l'origine de celle-ci au cours de l'évolution. Cette réflexion a été considérablement approfondie et amplifiée avec la présentation par Gould et Vrba [52] du concept d'*exaptation*. En bref, la notion d'exaptation « tourne » la difficulté classique sur l'origine adaptative des innovations évolutives (cf. supra). L'idée directrice en est que des structures, ou caractères, initialement présents dans un organisme (une population) pour quelque raison que ce soit, pourraient devenir de nouvelles cibles pour la sélection dans le contexte de modifications écologiques, au point de changer de fonctions. Dans ce concept, déjà entrevu en France par Lucien Cuénot [16] sous le nom de « préadaptation », il y a réutilisation opportuniste par la sélection naturelle d'organes et de structures préexistants qui seraient amenés à changer de fonctions dans des contextes écologiques nouveaux. Le modèle s'applique bien pour l'origine de quelques grandes « innovations » au cours de l'histoire des vertébrés. Au cours des 20 dernières années, les découvertes paléontologiques spectaculaires portant sur l'origine des tétrapodes (vertébrés quadrupèdes) au Dévonien d'une part [12], et des oiseaux au

Jurassique d'autre part [34,91], ont pu être interprétées très fructueusement dans ce cadre. De même, au niveau moléculaire, le modèle est également utile (acquisition de nouvelles fonctions pour une copie de gène après duplication).

#### 2.4.3. Les hétérochronies

L'ontogenèse est réellement une période de la vie où peuvent se dérouler des changements évolutifs très importants. À cet égard, la mise en place temporelle de l'activité de certains groupes de gènes est sans doute capitale. Les données génético-moléculaires à la base de tels phénomènes sont désormais connues chez un certain nombre d'organismes modèles, comme le nématode *Cenorhabditis elegans* [2]. Que, d'une ontogenèse à une autre, des signaux *on* ou *off* de mise en place de ces activités se trouvent déplacés (hétérochronies) pourra se traduire par des modifications considérables (et géologiquement rapides), non initialement liées à l'action de la sélection, et ne faisant pas intervenir des formes de transitions graduelles. Les phénomènes hétérochroniques, très étudiés dès la fin du XIX<sup>e</sup> siècle à la suite de Haeckel, puis pieusement enterrés par la théorie synthétique orthodoxe [96], ont retrouvé une place de choix dans les modèles modernes de mécanique évolutive [1,45]. Ils peuvent expliquer la mise en place rapide de changements évolutifs très importants à partir de petites causes, telle une seule mutation touchant à un gène régulant la « temporalisation » de l'expression d'autres gènes, par exemple.

Par ce mécanisme, on conçoit facilement que, sous certains régimes sélectifs, un raccourcissement de l'ontogenèse fasse disparaître définitivement d'une lignée des caractères « adultes » présents chez les ancêtres (paedomorphose par progenèse). À l'inverse, dans d'autres circonstances écologiques, l'ontogenèse pourra s'allonger au point que le descendant acquiert sa maturité sexuelle en conservant des caractères somatiques larvaires (paedomorphose par néoténie). Dans les deux cas, des traits structuraux nouveaux peuvent ainsi apparaître chez les descendants adultes, sans avoir été sélectionnés pour leur valeur adaptative particulière, mais simplement parce que ces caractères, « disponibles » durant l'ontogenèse, ont été fixés chez le descendant, adulte paedomorphique. Dans d'autres situations sélectives, le descendant adulte peut avoir, au contraire, une morphologie qui prolonge et « transcende » celle de l'ancêtre adulte (péramorphose). C'est un des cas de figure correspondant alors à l'adage célèbre de Haeckel : « L'ontogenèse récapitule la phylogenèse. » Par leur diversité, en fonction des situations sélectives, les mécanismes hétérochro-

niques paraissent susceptibles de rendre compte de nombreux phénomènes évolutifs où des transformations massives, rapides et non nécessairement adaptatives dans tous leurs aspects, sont enregistrées. Leur réintroduction dans la synthèse évolutive a fortement contribué au rapprochement de la biologie du développement et de l'évolutionnisme, comme en témoignent des dizaines de livres et des centaines d'articles publiés au cours des 15 dernières années. Il s'agit donc, à côté des approches moléculaires, d'une contribution importante des sciences morphologiques à l'émergence de la « synthèse évo-dévo » [96].

#### 2.4.4. La biogéographie mobiliste et la vicariance

La biogéographie traditionnellement associée à la théorie synthétique « orthodoxe » était « dispersionniste ». Elle se fondait sur la notion de « berceau » géographique des espèces, puis de migrations et expansions successives, selon des conceptions partiellement héritées de Darwin. Cette biogéographie s'était développée dans le cadre d'une paléogéographie généralement fixiste (stabilité des aires continentales et océaniques). Dans ce contexte, l'explication de la répartition géographique des biomes faisait généralement appel à des migrations anciennes (non testables), voire à l'existence transitoire d'hypothétiques « ponts continentaux » *ad hoc*. Bien que divers paléontologues et biogéographes aient été partisans de l'hypothèse wegenerienne de « dérive des continents » [124] pour rendre compte de la répartition de fossiles anciens, comme de celle de groupes actuels, il fallut attendre la découverte et l'acceptation de la « tectonique des plaques continentales » à partir du début des années 1960, pour entraîner un renouveau sans précédent de la biogéographie historique.

À partir de la décennie 1970, la discipline a donc entièrement renouvelé ses concepts, sous la double influence de la cladistique et de la paléogéographie mobiliste. À partir d'une synthèse critique entre la « panbiogéographie » de Croizat [14] et la cladistique [83,92] est résultée une « biogéographie de la vicariance ». Cette approche se fonde sur le morcellement progressif d'aires biogéographiques initialement indivises occupées par des ancêtres « généralisés », pour expliquer l'endémisme de descendants « spécialisés » dans des aires désormais disjointes. Cette méthode affiche une prétention à la « testabilité » et à la prédictibilité (par accumulation de données congruentes), bien plus grande que l'ancienne biogéographie « éclectique » ou dispersionniste. Toutefois, il faut comprendre la vicariance comme une addition, plutôt que comme une substitution complète à la biogéographie dispersionniste,

le fait des migrations biologiques n'étant pas contestable dans la nature actuelle, même s'il n'est généralement ni repérable, ni testable dans les données paléontologiques. Dans le cadre de l'évolutionnisme actuel, l'histoire de la répartition des taxons relève désormais d'un puzzle spatio-temporel où tous les aspects doivent être pris en compte : du génome à la dynamique de la localisation géographique. Au niveau des études de spéciation, une active « phylogéographie » s'est développée sur ces bases nouvelles [20].

### 3. Bilan

À l'issue de cette revue critique des contestations de la synthèse orthodoxe et des ajustements ou compléments corrélatifs proposés depuis trente ans, on ne peut que souligner l'influence intellectuelle de Stephen Jay Gould (1946–2002), penseur puissant et original, bien que fort contesté. « Enfant terrible » de la Synthèse, il a bien exprimé, dans son œuvre, à la fois son attachement à la théorie synthétique et sa volonté de la renouveler en la transcendant [84]. Dès 1980, Gould [46,47] a proposé une version élargie de la synthèse orthodoxe, substituant à son réductionnisme une vision hiérarchique. Pour lui, la sélection naturelle demeure bien le moteur de l'évolution, mais elle agit à tous les niveaux d'intégration du vivant. Les « unités de sélection » sont donc multiples et emboîtées (conflits intragénomiques, individus (le niveau sélectif « standard » reconnu par l'orthodoxie), populations, mais aussi espèces (sélection interspécifique), clades...). À tous ces niveaux, Gould admet qu'à côté du déterminisme sélectif, des phénomènes fortuits se produisent simultanément, et cela à toutes les échelles : de la mutation ponctuelle à la dérive continentale (c'est l'intrusion de la « contingence » historique [38,39]), de telle sorte que les données du jeu évolutif sont sans cesse remaniées, rendant toute prévision impossible, quant au décours historique de l'évolution.

Selon cette synthèse, présentée en détail dans son dernier ouvrage majeur [50], les processus microévolutifs sont donc par nature incapables de rendre compte du déroulement concret du *pattern* évolutif général de la vie, même s'ils en éclairent les mécanismes intimes. Autrement dit, les « *patterns* » évolutifs généraux sont *sous-déterminés* par les « *process* » microévolutifs. Il en résulte un certain « découplage » entre niveaux évolutifs hiérarchisés. Ainsi, les propriétés intrinsèques aux clades pourraient jouer un rôle macroévolutif majeur, sans référence au degré d'adaptation particulier des espèces qui les composent. Si par exemple le régime sélectif particulier lors de l'« événement fini-Crétacé », il y a 65 Ma, élimine tous les organismes terrestres de plus

de 25 kg à l'état adulte, peu importe les adaptations particulières des diverses espèces, c'est une propriété du clade dans son ensemble qui élimine alors tous les dinosaures non aviens. Gould, ainsi que beaucoup de paléontologues, fait ainsi jouer un rôle « macroévolutif » majeur à certaines situations de grandes crises intervenues au cours des temps géologiques. Celles-ci, en « redistribuant les cartes » du jeu évolutif, modifient de façon drastique et imprévisible le sort des lignées. C'est l'intrusion de la « contingence historique » à un niveau systématique très élevé, qui peut ainsi rendre compte des canevas évolutifs à grande échelle, indépendamment de l'adaptation des populations et espèces. Notons que la position « macroévolutif » n'est pas aussi différente qu'il y paraît de la position classique, dans la mesure où elle interviendrait comme son complément [50]. Plutôt que *dualiste* (opposition entre mécanismes macro- et microévolutifs), l'évolutionnisme apparaît alors comme *hiérarchique* : en dernière analyse, ce sont toujours les mêmes *process* sélectifs qui jouent, ils sont tous et toujours pris en considération, mais ils se manifestent à des niveaux d'intégration différents, du génome au clade.

#### 4. La situation contemporaine : évolution et développement ou la « Super synthèse évo- dévo »

Quels que soient les mécanismes évolutifs pris en considération, ils retentissent à tous les niveaux d'intégration : unités fonctionnelles au sein des biocénoses, unités systématiques monophylétiques de « rangs » plus ou moins élevés (clades supraspécifiques), espèces, populations, individus et leurs ontogénèses, génomes. En dernière analyse, c'est au niveau des génomes que vont s'inscrire les « changements d'informations » qui, traités par les canaux de l'ontogénèse, soumis au crible de la sélection intra- et interspécifique, etc., constituent la base matérielle ultime des changements évolutifs.

Que suggèrent les acquis récents dans ce domaine vis-à-vis de la mécanique évolutive ? On l'a déjà souligné, il était clair depuis longtemps que toute transformation évolutive entre ancêtre et descendant implique des transformations de l'ontogénèse elle-même [33], et qu'à ce titre, la biologie du développement constitue actuellement la passerelle indispensable entre les approches génético-moléculaires et les approches morphologico-systématiques et paléontologiques de l'évolution [11]. En effet, l'avènement de la biologie moléculaire a permis d'ouvrir la « boîte noire » de l'ontogénèse, par trop négligée par la théorie synthétique classique. Dès 1894, W. Bateson avait décrit de curieuses anomalies, où une région du corps porte un organe normalement porté par

une autre région, par exemple dans le cas de la mutation « antennapedia » chez la drosophile, où une patte prend sur la tête la position normalement occupée par une antenne. Pendant très longtemps ces « mutations homéotiques » sont demeurées des curiosités et les gènes homéotiques, responsables de ces anomalies, sont restés inconnus. La situation va changer du tout au tout à partir des années 1980, avec la découverte des gènes de développement (complexe génique *Hox*). Si l'analyse de l'histoire de la génétique du développement sort du cadre de cet essai, on peut dire toutefois que ce domaine constitue la pièce la plus importante qui s'est ajoutée, au cours des trente dernières années, à notre compréhension des mécanismes de l'évolution.

L'analyse moléculaire des systèmes génétiques contrôlant l'organisation fondamentale du plan du corps, puis sa différenciation chez les métazoaires et sa régionalisation, est encore relativement récente. La coïncidence remarquable entre la présence du complexe *Hox*, de son mode d'expression (colinéarité) et de l'organisation morphologique chez tous les « bilateria » indique clairement une relation de cause à effet. Les gènes homéotiques éclairent l'interprétation mécanistique des grandes modifications morphologiques survenues au cours de l'évolution. L'acquisition du complexe *Hox* chez l'ancêtre des métazoaires triploblastique est peut-être liée à des événements de transpositions [23]. Ce complexe génique, compte tenu des extraordinaires possibilités de variations du plan du corps qu'il contrôle, pourrait permettre de comprendre la ségrégation « rapide » en grands embranchements distincts dès le début du Cambrien, il y a 545 Ma, et sans doute même avant. Dans un monde marin encore écologiquement « vide », offrant donc une multitude « d'opportunités écologiques potentielles », le système morphogénétique aurait pu évoluer de manière exploratoire, sous faible contrainte sélective, d'où aurait pu résulter, en peut-être une dizaine de millions d'années, « l'explosion cambrienne », c'est-à-dire apparition quasi simultanée des grands types d'organisation (lignées ou phylums à rang d'« Embranchements ») de métazoaires. Quoi qu'il en soit, on dispose enfin d'un corps de doctrines et de résultats biologiques solides qui, issus initialement de la théorie synthétique classique, la dépassent désormais de façon tout à fait décisive, pour offrir un début de compréhension des mécanismes évolutifs à grande échelle, ceux qui sous-tendent l'histoire « macroévolutif » du monde vivant, telle que nous la restituons partiellement la paléontologie et telle que l'exprime la systématique.

Les conflagrations initialement intervenues (1960–1990) entre la prise en compte de divers ordres de causalité -causalité sélective « externaliste »,

*versus* facteurs et contraintes « internalistes » (développement, topologie) et historiques (phylogénie, génomes) pour rendre compte de l'évolution et de ses mécanismes [48,49,76,77] ont permis de mieux intégrer, au cours des toutes dernières années, le rôle et l'intérêt respectif de ces divers facteurs dans le cadre d'une réflexion renouvelée sur les causalités complexes, prenant aussi en compte l'analyse phylogénétique [15].

Historiquement, une tradition ténue de l'ancienne biologie « structuraliste » et prédarwinienne du XIX<sup>e</sup> siècle, illustrée par E. Geoffroy Saint-Hilaire et R. Owen, puis par E. S. Russell [98] et d'Arcy Thomson [116] avait été maintenue en Allemagne, cela sous la forme d'un intérêt persistant pour la biomorphologie théorique [53,97,103]. Ces points de vue avaient été ailleurs rejetés hors du champ principal de l'évolutionnisme biologique par le darwinisme. Celui-ci avait développé à leur place une analyse historique de la forme organique et mis en avant les explications fonctionnelles fondées sur la sélection naturelle et l'adaptation résultante. Les questionnements des années 1970 vont redonner une visibilité aux interrogations sur la morphologie : l'école de « Konstruktionmorphologie » de A. Seilacher proposa [103] un concept de « triangle causal », selon lequel toute entité biologique est la résultante d'une causalité complexe, intégrant des facteurs phylogénétiques, adaptatifs et architecturaux. Seilacher [103,104] met particulièrement en exergue l'importance des facteurs architecturaux qui doivent être compris comme les facteurs inhérents aux matériaux de construction des organismes et aux règles morphogénétiques (topologiques) de leur croissance. En outre, l'accent est mis sur les propriétés biophysiques spontanées d'auto-organisation des « matériaux » biologiques sous faible contrôle génétique [61].

Le « triangle de Seilacher » est accepté par Gould qui en renomme les trois sommets : historique, structural et fonctionnel [50]. Ces trois aspects de la causalité évolutive devraient co-intervenir dans le déterminisme de toute entité biologique et seule l'intégration de leurs influences pourrait apporter une explication causale satisfaisante des données d'observation. Toutefois, en pratique, la plupart des points de vue explicatifs s'en tiennent encore, soit à l'historicisme, soit au structuralisme, soit au fonctionnalisme, considérés séparément, en fonction des traditions intellectuelles diverses des chercheurs [75]. Ainsi, pour les tenants « purs » de l'historicisme, les phylogénéticiens et systématiciens s'intéressant à la reconstitution des « patterns » phylogénétiques, les adaptations fonctionnelles aux conditions présentes (autapomorphies) sont une gène masquant le signal phylogénétique. Pour les fonctionnalistes « purs »,

physiologistes, écologistes... les patrons phylogénétiques constituent des contraintes qui peuvent empêcher les organismes d'atteindre une adaptation optimale aux conditions présentes. Enfin, les purs « structuralistes » mettent l'accent sur les propriétés d'auto-organisation des matériaux biologiques sous faible contrôle génétique et sur les contraintes topologiques inhérentes à la croissance [61,104]. Il est désormais possible, grâce à de nouvelles méthodes statistiques de partition de la variance, de faire la part des différents facteurs historiques, fonctionnels et structuraux en contexte phylogénétique [15]. Dans ce cadre, la sélection naturelle apparaît bien comme le mécanisme efficient du changement évolutif, et les situations phylogénétiques et structurales comme des conditions (ou contraintes) modulant son action.

En conclusion, l'entrée en force de la biologie du développement *sensu lato* dans la « supersynthèse » a fourni un certain nombre de considérations très importantes : rôle de l'épigénèse, notion hiérarchique de niveaux d'intégrations, importance des contraintes internes, rôle important possible des mécanismes hétérochroniques ; tous ces apports ont joué un rôle décisif dans les conceptions élaborées au cours des trois dernières décennies.

## 5. Un panorama pour conclure

Il est intéressant de comparer la situation actuelle, avec les prévisions que nous avons proposées il y a près de 30 ans [95] concernant l'avenir de la théorie de l'évolution. La « super synthèse » que nous appelions alors de nos vœux et dont nous prévoyions l'émergence s'est largement réalisée. La théorie synthétique a fortement évolué par l'incorporation (et donc le dépassement) de points de vue initialement très critiques et par l'émergence de champs nouveaux venant la compléter. Parmi les domaines qui s'incorporèrent, on peut citer tous les apports liés à la phylogénétique cladistique, à la biogéographie mobiliste, à la phylogéographie de la spéciation. La génétique de la spéciation elle-même a beaucoup progressé, montrant que certaines oppositions doctrinales anciennes (sympatrie *versus* allopatrie ; gradualisme *versus* « équilibres ponctuels »...) devaient sans doute être tempérées, la nature réelle s'accommodant mal de modèles par trop exclusifs. Le développement foudroyant de la phylogénie moléculaire a apporté une quantité inouïe de nouvelles données de fait, qui appuient l'évolutionnisme de façon décisive jusque dans le détail des gènes, tout en renouvelant la vision globale que l'on pouvait en avoir.

En effet, la phylogénie moléculaire pose avec acuité des problèmes conceptuels nouveaux (dissociation de l'histoire des gènes et des organismes, importance des transferts horizontaux. . .). Les « *patterns* » évolutifs mis en évidence au niveau moléculaire ne peuvent être totalement dissociés de l'analyse des mécanismes « *process* » mis en jeu à ce niveau et cette situation n'est parfois pas exempte de risques de circularités, en particulier dans la mise en œuvre, désormais courante, de méthodes probabilistes (maximum de vraisemblance) en phylogénie [114]. Il est remarquable que l'expansion de la phylogénie moléculaire, loin de causer l'extinction (prévue par beaucoup, sauf en paléontologie) de la phylogénie sur bases morphologiques, en a sans doute facilité la survie. En effet, il est passionnant de pouvoir confronter « molécules et morphologie », c'est-à-dire de pouvoir analyser le « signal phylogénétique » porté par des jeux de données différents à propos des mêmes organismes et d'évaluer ainsi le degré de « congruence » de signaux différents, mais censés raconter (plus ou moins) la même histoire.

Les éléments les plus importants qui se sont incorporés à la « Super synthèse » actuelle, lui faisant bien mériter son nom d'« évo-dévo » (évolution-développement) sont ceux issus de la biologie du développement (la « grande absente » de la synthèse orthodoxe) et singulièrement de la nouvelle génétique moléculaire du développement, comme on l'a vu ci-dessus. L'étude détaillée des voies régulatrices au niveau moléculaire suggère que les changements morphologiques se produisent largement (1) du fait de modifications de l'expression de protéines fonctionnelles très conservées et (2) que ces changements interviennent principalement du fait de mutations dans les séquences cis-régulatrices de loci pléiotropes à fonctions régulatrices, ainsi que dans les gènes cibles des vastes réseaux qu'ils contrôlent [11]. À ces pièces fondamentales du « puzzle évolutif » qui manquaient précédemment à la théorie synthétique orthodoxe, la biologie du développement a aussi apporté, dans des perspectives plus morphologiques popularisées par Gould [45,50], toute la richesse d'une réflexion renouvelée sur les hétérochronies de développement, et sur leurs rôles multiformes à divers niveaux de la dynamique évolutive.

Sans doute les ultimes questions, d'un point de vue philosophique, concernant la structure générale de la théorie actuelle de l'évolution demeurent-elles encore ouvertes [6]. Faut-il en rester, comme proposé par la synthèse orthodoxe, à un réductionnisme généralisé et qui n'est pas seulement d'ordre méthodologique [7]? Faut-il, au contraire, comme y invite Stephen

Jay Gould dans son livre-testament [50], considérer la théorie comme foncièrement hiérarchique, avec la prise en compte de mécanismes et de propriétés intrinsèques émergeant des différents niveaux de complexité, et prenant également en compte que mécanismes déterministes et « contingence » historique interfèrent à tous les niveaux ? Peut-on considérer les changements historiques intervenus au niveau des clades supraspécifiques comme relevant de véritables « mécanismes macroévolutifs » irréductibles à la microévolution ? À ce degré de généralité, on soulignera que le libre choix de chacun ressort largement de considérations subjectives (et peut être d'ordre esthétique !). Le grand débat sous-jacent est celui de la « circulation causale » entre les niveaux d'intégration biologiques : réductionnisme et compositionnisme fonctionnent comme des voies en sens opposés – et chacune à sens unique, mais la causalité ne peut-elle légitimement les emprunter toutes les deux [6] ?

À l'issue de cette revue, 150 années après la publication de *l'Origine des espèces*, comment comprendre la situation de l'évolutionnisme d'aujourd'hui ? À notre sens, l'addition et l'intégration à la théorie synthétique « orthodoxe » des multiples découvertes et points de vue nouveaux intervenus depuis les années 1970–1980 ont eu pour effet de compléter et de moduler de façon décisive, au cours des dernières années du xx<sup>e</sup> siècle, notre vision de l'évolution et de ses mécanismes. Celle-ci s'en est trouvée heureusement renouvelée et enrichie, aboutissant à l'actuelle synthèse « évo-dévo », un progrès décisif, mais qui n'est certainement pas « le mot de la fin » [96].

Pour nous, l'Évolution n'est pas un fait. Elle demeure une théorie, au sens plein du terme, c'est-à-dire une vaste synthèse intégrant et rendant compte d'une multitude de données observationnelles et expérimentales dans un cadre rationnel et unifié. La théorie est le niveau le plus élevé auquel parvient l'explication scientifique dans un « champ » ou un large domaine donné. En cela, l'évolution n'est pas « une hypothèse parmi d'autres », comme voudraient le faire croire les créationnistes qui confondent le statut épistémologique de l'hypothèse et de la théorie. Toutefois, la notion même de théorie engage à concevoir un « corps de doctrine » relativement fini et quelque peu fermé sur lui-même, ce que n'est évidemment pas l'évolutionnisme actuel. Plutôt qu'une théorie achevée, on pourrait donc regarder l'évolutionnisme contemporain comme un *système ouvert*, un vaste programme de recherche fécond et dont la valeur heuristique se confirme sans cesse.

Ce système ouvert est animé par la perpétuelle construction *d'inférences* à partir de l'analyse et

de l'organisation de données multiples, issues de tous les domaines empiriquement disponibles, à tous les niveaux d'organisation. Ces inférences sont soumises en permanence à tous les « tests » possibles, dont la rigueur peut varier toutefois considérablement, selon que l'on s'adresse au versant expérimental (par ex. génétique) ou au versant historique (par ex. paléontologie) de l'évolutionnisme. Cela rend compte des multiples débats qui opposent, à propos de certains aspects de l'évolutionnisme, les épistémologues tenant du « réfutationnisme » et les tenants du « vérificationnisme » ou du « cohérentisme » [21]. S'agissant d'une théorie où la dimension historique est très largement présente, l'évolutionnisme a généralement à rendre compte de données et de faits qui sont la conséquence d'une causalité très complexe et non linéaire, intégrant des paramètres multiples. Comme on l'a vu, de nouvelles méthodes statistiques [15] parviennent à présent à démêler quantitativement, dans des cas encore simples, le « signal » de divers facteurs au sein d'une causalité complexe, et l'on peut présumer que ce genre d'approche trouvera, à l'avenir, des applications considérables dans les divers domaines de l'évolutionnisme.

## Remerciements

Michel Veuille (EPHE) nous a introduits à certains aspects de l'histoire de la génétique dont ce texte a bénéficié et Jean Gayon (université Paris-1) a bien voulu relire ce texte et y apporter de multiples suggestions. Aucun n'est responsable des erreurs éventuellement présentes dans ce travail. Cela est *University of California Museum of Paleontology Publication No. 1986*.

## Références

- [1] P. Alberch, S.J. Gould, G. Oster, D.B. Wake, Size and shape in ontogeny and phylogeny, *Palaeobiology* 5 (1979) 296–317.
- [2] V. Ambrose, H.R. Horvitz, Heterochronic mutants of the nematode *Caenorhabditis elegans*, *Science* 226 (1984) 409–416.
- [3] J.C. Avise, *Molecular Markers, Natural History and Evolution*, Chapman & Hall, NY et Londres, 1994.
- [4] E. Baptiste, C. Brochier, On the conceptual difficulties in rooting the tree of life, *Trends Microbiol.* 12 (2004) 9–13.
- [5] E. Baptiste, E. Susko, J. Leigh, D. McLeod, R.L. Charlebois, W.F. Doolittle, Do orthologous gene phylogenies really support tree thinking? *BMC Evol. Biol.* 5 (2005) 33.
- [6] G. Becht, Systems theory, the key to holism and reductionism, *Bioscience* 24 (1974) 569–597.
- [7] W.J. Bock, The synthetic explanation of macroevolutionary change – a reductionistic approach, *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.* 13 (1979) 20–69.
- [8] N. Bonde, L'espèce et la dimension du temps, *Biosystema* 19 (2001) 29–62.
- [9] J.T. Bonner (Ed.), *Evolution and Development (Dahlem Conf. Report)*, Springer, Berlin, 1982.
- [10] R.L. Carroll, *Patterns and Processes of Vertebrate Evolution*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1997.
- [11] S.B. Carroll, Evo-Devo and an expanding evolutionary synthesis: a genetic theory of morphological evolution, *Cell* 134 (2008) 25–36.
- [12] J. Clack, *Gaining Ground: The Origin and Evolution of Tetrapods*, Indiana Univ. Press, Bloomington, 2002.
- [13] J. Cracraft, N. Eldredge, *Phylogenetic Analysis and Paleontology*, Columbia Univ. Press, NY, 1979.
- [14] L. Croizat, *Space, time and form: the biological synthesis*, Impr. Priv., Caracas (1962).
- [15] J. Cubo, P. Legendre, A. de Ricqlès, L. Montes, E. de Margerie, J. Castanet, Y. Desdèvises, Phylogenetic, functional and structural components of variation in bone growth rate of amniotes, *Evol. Dev.* 10 (2) (2008) 217–227.
- [16] L. Cuénot, *La Genèse des Espèces Animales*, Librairie Félix Alcan, Paris, 1932.
- [17] C. Darwin, *On the Origin of Species by Means of Natural Selection: On the preservation of favoured races in the struggle for life*, Sixth ed., John Murray, London, 1872.
- [18] R. Dawkins, *The Blind Watchmaker*, W.W. Norton, NY, 1987.
- [19] R. Dawkins, *Le Fleuve de la Vie : Qu'est-ce que l'Évolution ?* Hachette, Paris, 1997.
- [20] P. Deleporte, J.-F. Silvain, J.-P. Hugot (Eds.), *Systématique et Biogéographie*, Biosystema, 20, SFS, Paris, 2002.
- [21] P. Deleporte, G. Lecointre (Eds.), *Philosophie de la Systématique*, Biosystema, 24, SFS, Paris, 2006.
- [22] C. Devillers, A. de Ricqlès, La théorie synthétique : statu quo, crise ou renouvellement? *Ann. Paléont.* 68 (3) (1985) 291–294.
- [23] J. Deutsch, P. Lopez, Are transposition events at the origin of the bilaterian Hox complex? in: A. Minelli, G. et Fusco (Eds.), *Evolving Pathways: Key Themes of Evolutionary Developmental Biology*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 2008, pp. 236–259.
- [24] W.F. Doolittle, C. Sapienza, Selfish gene, the phenotype paradigm and genome evolution *Nature* 284 (1980) 601–603.
- [25] G. Dover, A molecular drive through evolution, *Bioscience* 32 (1982) 526–533.
- [26] G. Dover, Molecular drive: a cohesive mode of species evolution, *Nature* 299 (1982) 111–117.
- [27] N. Eldredge, Alternative approaches to evolutionary theory, *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.* 13 (1979) 7–19.
- [28] N. Eldredge, J. Cracraft, *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*, Columbia Univ. Press, NY, 1980.
- [29] N. Eldredge, S.J. Gould, Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism, in: T.J.M. Schopf (Ed.), *Models in Paleobiology*, Freeman, Cooper and Co, San Francisco, 1972, pp. 82–116.
- [30] M. Ereshefsky (Ed.), *The Units of Evolution: Essays on the Nature of Species*, MIT Press, Cambridge, 1992.
- [31] B. Fernholm, K. Bremer, H. Jornvall (eds.), *The Hierarchy of Life: Molecules and Morphology in Phylogenetic Analysis*. Nobel Symp. 70. Experta Medica, Amsterdam, NY, Oxford, 1989.
- [32] W.M. Fitch, E. Margoliash, Construction of phylogenetic trees, *Science* 155 (1967) 279–284.
- [33] W. Garstang, The theory of recapitulation: a critical restatement of the biogenetic law, *J. Linn. Soc. Zool.* 35 (1922) 81–101.
- [34] J. Gauthier, Saurischian monophyly and the origin of birds, *Mem. Californ. Acad. Sci.* 8 (1986) 1–55.

- [35] J. Gayon, Critics and criticisms of the modern synthesis, *Evol. Biol.* 14 (1990) 1–49.
- [36] J. Gayon, Neo-Darwinism, in: G. Wolters, P. McLaughlin (Eds.), *Concepts, Theories and Rationality in the Biological Sciences*, UVK/Univ. of Pittsburgh Press, 1993, pp. 1–25.
- [37] J. Gayon, La théorie de l'évolution : que signifie « darwinisme » aujourd'hui ? in: *Qu'est-ce que la Vie – Université de Tous les Savoirs*, O. Jacob, Paris, 2000, pp. 204–214.
- [38] J. Gayon, Chance, explanation and causation in evolutionary theory *Hist. Phil. Life Sci.* 27 (2005) 395–405.
- [39] J. Gayon, Evolution et hasard, *Laval. Théol. Phil.* 61 (3) (2005) 527–537.
- [40] M.T. Ghiselin, A radical solution to the species problem, *Syst. Zool.* 23 (1974) 536–544.
- [41] P.D. Gingerich, Paleontology and phylogeny: patterns of evolution at species level in Early Tertiary mammals, *Amer. J. Sci.* 276 (1976) 1–28.
- [42] P.D. Gingerich, Darwin's gradualism and empiricism, *Nature* 309 (1983) 116.
- [43] P.D. Gingerich, Rates of evolution: effects of time and temporal scaling, *Science* 222 (1983) 159–161.
- [44] P.D. Gingerich, Evolution and the fossil record: patterns, rates and processes, *Canadian Journ. Zool.* 65 (1987) 1053–1060.
- [45] S.J. Gould, *Ontogeny and phylogeny*, Belknap Press, Harvard Univ, Cambridge, 1977.
- [46] S.J. Gould, The promise of paleobiology as a nomothetic, evolutionary discipline, *Paleobiology* 6 (1980) 96–118.
- [47] S.J. Gould, Is a new and general theory of evolution emerging ? *Paleobiology* 6 (1980) 119–130.
- [48] S.J. Gould, Irrelevance, submission and partnership, the changing role of paleontology in Darwin's three centennials, and a modest proposal for macroevolution, in: D.S. Bendal (Ed.), *Evolution From Molecules to Men*, Cambridge Univ. Press, 1983, pp. 347–365.
- [49] S.J. Gould, Trends as changes in variance: a new slant on progress and directionality in evolution, *J. Paleont.* 62 (1988) 319–329.
- [50] S.J. Gould, *The Structure of Evolutionary Theory*, Belknap Press, Harvard Univ, Cambridge, MA, 2002 [trad. fr., Gallimard, Paris, 2006].
- [51] S.J. Gould, R. Lewontin, The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist program, *Proc. Roy. Soc. London B* 205 (1979) 581–598.
- [52] S.J. Gould, E. Vrba, Exaptation: a missing term in the science of form, *Paleobiology* 8 (1982) 4–15.
- [53] W.F. Gutman, Der Embryonische Anpassungswert der Deuterostomia, *Natur u. Museum* 110 (4) (1980) 116–120.
- [54] E. Haeckel, *Generelle Morphologie der Organismen*, G. Reimer, Berlin, 2 vols., 1866.
- [55] W. Hennig, *Phylogenetic Systematics*, Univ. of Illinois Press, Chicago, 1966.
- [56] M.-W. Ho, P.T. Saunders, *Beyond Neo-Darwinism: An Introduction to the New Evolutionary Paradigm*, Academic Press, NY, 1984.
- [57] A. Hoffman, Species selection: myth or reality ? *Zentralbl. Geol. Paläontol.* 2 (1984) 1–8.
- [58] J.S. Huxley, *The New Systematics*, Oxford Univ. Press, Oxford, 1940.
- [59] J.S. Huxley, *Evolution: The Modern Synthesis*, Harper, New York, 1942.
- [60] G.L. Jepsen, E. Mayr, G.G. Simpson (Eds.), *Genetics, Paleontology and Evolution*, Princeton Univ. Press, Princeton, 1949.
- [61] S.A. Kauffman, *The Origins of Order: Self-organization and Selection in Evolution*, Oxford University Press, New York, 1993.
- [62] M. Kimura, Evolutionary rates at the molecular level, *Nature* 217 (1968) 624–626.
- [63] M. Kimura (Ed.), *Molecular Evolution, Protein Polymorphism and the Neutral Theory*, Japan Science Press, Tokyo, 1982.
- [64] M. Kimura, Neutral selection and neutral evolution, with special reference to evolution and variation at the molecular level, in: M. Marrois (Ed.), *L'Évolution dans sa Réalité et ses Diverses Modalités*. Coll. Fdt., Singer-Polignac-Masson, Paris, 1988, pp. 269–284.
- [65] J.L. King, T.H. Jukes, Non-darwinian evolution: random fixation of selectively neutral mutations, *Science* 164 (1969) 788–798.
- [66] M. Kreitman, Nucleotide polymorphism at the alcohol dehydrogenase locus of *Drosophila melanogaster*, *Nature* 304 (1983) 412–417.
- [67] J.-J. Kupieck, P. Sonigo, *Ni Dieu ni Gène*, Le Seuil, Paris, 2000.
- [68] G. Lecointre, H. Le Guyader, *Classification Phylogénétique du Vivant*, Belin, Paris, 2001.
- [69] M.Y. Lee, D.J. Friedman, F.J. Ayala, Superoxide dismutase: an evolutionary puzzle, *PNAS* 82 (1985) 824–828.
- [70] J. Levinton, *Genetics, Paleontology and Macroevolution*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1988.
- [71] R. Levin, R. Lewontin, *The Dialectical Biologist*, Harvard Univ. Press, Cambridge, MA, 1980.
- [72] R.C. Lewontin, J.L. Hubby, A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*, *Genetics* 54 (1966) 595–609.
- [73] S. Løvtrup, The four theories of evolution, *Revista Biol.* 75 (1982) 53–66, 231–272; 385–409.
- [74] B. McClintock, Chromosome organization and gene expression, *Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol.* 16 (1952) 13–47.
- [75] G.R. McGhee Jr., *Theoretical Morphology: The Concept and its Applications*, Columbia University Press, NY, 1999.
- [76] J. Maynard Smith, Current controversies in evolutionary biology, in: M. Grene (Ed.), *Dimensions of Darwinism*, Cambridge Univ. Press, New York, 1983, pp. 273–286.
- [77] J. Maynard Smith, Paleontology at the high table, *Nature* 309 (1984) 401–402.
- [78] E. Mayr, *Principles of Systematic Zoology*, McGraw Hill, NY, 1969.
- [79] E. Mayr, Speciation and macroevolution, *Evolution* 36 (1982) 1119–1132.
- [80] E. Mayr, W.B. Provine (Eds.), *The Evolutionary Synthesis: Perspectives in the Unification of Biology*, Harvard Univ. Press, Cambridge, 1980.
- [81] T. Nagylaki, Gustave Malécot and the transition from classical to modern population genetics, *Genetics* 122 (1989) 253–268.
- [82] M. Nei, *Molecular Evolutionary Genetics*, Columbia Univ. Press, NY, 1987.
- [83] G. Nelson, N. Platnick, *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*, Columbia Univ. Press, NY, 1981.
- [84] D. Néraudeau (Ed.), *Les chemins de l'évolution : sur les pas de Stephen Jay Gould*, C. R. Palevol 2 (6-7) (2003).
- [85] E.C. Olson, Dialectics in evolution studies, *Evolution* 22 (1968) 426–436.
- [86] E.C. Olson, *Vertebrate Paleozoology*, Wiley and Sons Interscience, NY, 1971.

- [87] E.C. Olson, C.F. Brunk, The evolutionary synthesis today: an essay on paleontology and molecular biology, *Contrib. Geol. Univ. Wyoming, Spec. Paper 3* (1986) 351–361.
- [88] L.E. Orgel, F.H.C. Crick, Selfish DNA: the ultimate parasite, *Nature* 284 (1980) 604–607.
- [89] K. Padian, Evolution's past and future: an introduction and partial précis to Stephen Jay Gould's *The structure of evolutionary theory*, *C. R. Palevol* 2 (6-7) (2003) 335–352.
- [90] K. Padian, De Darwin aux Dinosaures: Essai sur l'Idée d'Évolution, Odile Jacob, Paris, 2004.
- [91] K. Padian, A.J. de Ricqlès, J.R. Horner, Dinosaurian growth rates and bird origins, *Nature* 412 (2001) 405–408.
- [92] N.I. Platnick, G. Nelson, Method of analysis for historical biogeography, *Syst. Zool.* 27 (1978) 1–16.
- [93] R. Raff, T.C. Kaufman, *Embryos, Genes and Evolution: The Developmental Genetic Basis of Evolutionary Change*, MacMillan, NY, 1983.
- [94] F.H.T. Rhodes, Gradualism, punctuated equilibrium and the origin of species, *Nature* 305 (1983) 209–272.
- [95] A. de Ricqlès, Unité et diversité du vivant: l'évolution des organismes, *Encyclopaedia Universalis, Symposium (2<sup>e</sup> ed.)*; Paris, 1980.
- [96] A. de Ricqlès, Les hétérochronies face à la théorie synthétique (1930–1979): de l'échec au rebond. *Bull. Hist. Epistem. Sci. Vie* 2002 (paru 2004) 9 (2) (2004) 163–184.
- [97] R. Riedl, A system-analysis approach to macroevolutionary phenomena, *Quarterly Rev. Biol.* 52 (1977) 351–370.
- [98] E. S. Russell, *Form and Function*. J. Murray, Londres, 1916; réimpr. Univ. Chicago Press, 1982.
- [99] S.L. Rutherford, S. Lindquist, Hsp 90 as a capacitor for morphological evolution, *Nature* 396 (1998) 336–342.
- [100] S. Samadi, A. Barberouse, L'Arbre, le réseau et les espèces: une définition du concept d'espèce ancrée dans la théorie de l'évolution, *Biosystema* 24 (2005) 53–62.
- [101] F. Sanger, S. Nicklen, A.R. Coulson, DNA sequencing with chain-terminating inhibitors, *PNAS* 74 (1977) 5463–5467.
- [102] S. Schmitt, A. de Ricqlès, Evolutionnisme, in *Encyclopaedia universalis* (Nov. Edt.), (in press).
- [103] A. Seilacher, Arbeitskonzept zur Konstruktionsmorphologie, *Lethaia* 3 (1970) 393–396.
- [104] A. Seilacher, Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution, in: N. Schmidt-Kittler, K. Vogels (Eds.), *Constructional Morphology and Evolution*, Springer-Verlag, Berlin, 1991, pp. 251–271.
- [105] C.G. Sibley, J.E. Ahlquist, Phylogeny and classification of birds based on data of DNA-DNA hybridization, *Current Ornithology* 1 (1983) 245–292.
- [106] G.G. Simpson, *Tempo and Mode in Evolution*, Columbia Univ. Press, NY, 1944 [Trad. Fr. Rythmes et modalités de l'évolution, Payot, Paris, 1951.].
- [107] G.G. Simpson, *Principles of Animal Taxonomy*, Columbia Univ. Press, NY, 1961.
- [108] A.B. Smith, *Systematics and the Fossil Record: Documenting Evolutionary Patterns*, Blackwell Sciences, London, 1994.
- [109] R. Sokal, P.H.A. Sneath, *Principles of Numerical Taxonomy*, W.H. Freeman & Co, San Francisco, 1963.
- [110] S.M. Stanley, *Macroevolution: Pattern and Process*, W.H. Freeman & Co, San Francisco, 1978.
- [111] S.M. Stanley, *Macroevolution: Pattern and Process*, second ed., W.H. Freeman & Co, San Francisco, 1998.
- [112] G.L. Stebbins, F. Ayala, Is a new evolutionary synthesis necessary? *Science* 213 (1981) 967–971.
- [113] P. Tassy, *L'Arbre à Remonter le Temps: Les Rencontres de la Systématique et de l'Évolution.*, Christian Bourgeois, Paris, 1991.
- [114] P. Tassy, Faits et théories, quelles connaissances de base pour la cladistique structurale? *Biosystema* 24 (2005) 63–74.
- [115] S. Tax, *Evolution After Darwin*, vol. 1: The evolution of life, Univ. of Chicago Press, Chicago, 1960.
- [116] D'A.W. Thompson, *On Growth and Form*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1917.
- [117] S. Tillier (Ed.), *Systématique – ordonner la diversité du vivant*, Académie des Sciences, Rapport sur les sciences et technologies N°11, Paris, Tec et Doc, 2000.
- [118] P. Tort (Ed.), *Pour Darwin*, PUF, Paris, 1997.
- [119] M. Veuille, Genetics and the evolutionary process, *C. R. Acad. Sci. Paris Ser. III* 323 (2000) 1155–1165.
- [120] E.S. Vrba, Evolution, species and fossils: how does life evolve? *South Afr. Journ. Sci.* 76 (1980) 61–84.
- [121] E.S. Vrba, N. Eldredge, Individuals, hierarchies, and processes: towards a more complete evolutionary theory, *Paleobiology* 10 (1984) 146–171.
- [122] C.H. Waddington, Canalization of development and the inheritance of acquired characters, *Nature* 150 (1942) 563–565.
- [123] C.H. Waddington, *The Strategy of the Gene*, Allan and Unwin, London, 1957.
- [124] A. Wegener, *On the Origin of the Continents and Oceans*, Third ed., Methuen & Co, London, 1924.
- [125] Q.D. Wheeler, R. Meier (Eds.), *Species Concepts and Phylogenetic Theory*, Columbia Univ. Press, NY, 2000.
- [126] J.E. Winston, *Describing Species: Practical Taxonomic Procedure for Biologists*, Columbia Univ. Press, NY, 1999.
- [127] C.R. Woese, Interpreting the universal phylogenetic tree, *PNAS* 97 (2000) 8392–8396.
- [128] C.R. Woese, A new biology for a new century, *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 68 (2004) 173–186.
- [129] C.R. Woese, G.E. Fox, Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms, *PNAS* 74 (1977) 5088–5090.
- [130] E. Zuckerkandl, L. Pauling, Evolutionary divergence and convergence in proteins, in: V. Bryson, H.J. Vogel (Eds.), *Evolving Genes and Proteins*, Academic Press, NY, 1965, pp. 97–166.