



L'évolution est le contrôle du développement par l'écologie.

Leigh Van Valen

Comment le milieu **sculpte** les gènes

Un même génome, plusieurs formes : chez certains animaux, la morphologie est très sensible à leurs conditions de vie. Chez d'autres, cette sensibilité est réduite. Mais chez tous, l'environnement joue un rôle essentiel dans l'évolution des espèces.

Vincent Debat

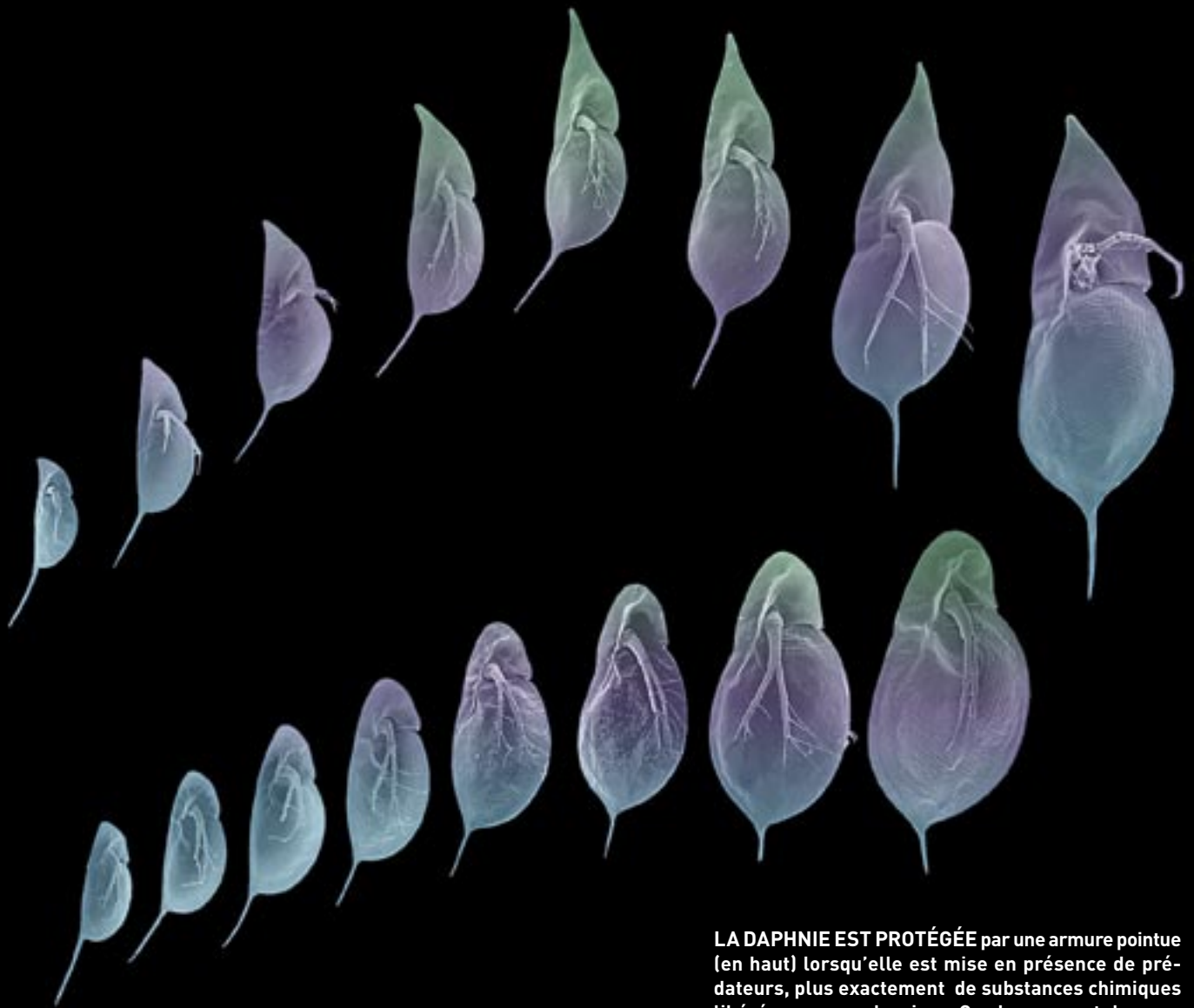
est maître de conférences et travaille au département systématique et évolution du Muséum national d'histoire naturelle.
debat@mnhn.fr

Petit crustacé d'eau douce, la daphnie n'est pas si rigide que sa carapace pourrait le laisser penser. Placez-la dans un environnement serein, et sa tête est arrondie, mais mettez-la en présence de prédateurs, et sa tête change de forme : elle s'allonge et elle prend l'apparence d'un casque pointu. L'animal est alors une proie moins accessible. Ce changement de morphologie relève d'un phénomène appelé « plasticité phénotypique », c'est-à-dire la capacité d'un organisme à adopter différents phénotypes* en fonction de l'environnement dans lequel il se trouve. Chez les daphnies, ce sont des substances chimiques libérées par les préda-

teurs, les kairomones, qui déclenchent le changement. Mais là où l'histoire se complique, c'est que les rejets de daphnies soumises à l'action de kairomones ont eux aussi un casque protecteur, même s'ils sont élevés dans un environnement dépourvu du moindre assaillant [1]. Autrement dit, le caractère « casque pointu » acquis par les mères est transmis à leur descendance. Hérité des caractères acquis... Les idées de Jean-Baptiste de Monet, chevalier de Lamarck, feraient-elles leur retour sur la scène de la biologie moderne?

Petit rappel. En 1809, Lamarck, propose, dans son ouvrage *Philosophie zoologique*, de considérer

que les espèces évoluent, et ce, sous l'effet de deux phénomènes moteurs. Primo, l'usage d'un organe favorise son développement, l'absence d'usage entraînant sa disparition. Secundo, ces caractères développés par l'usage se transmettent aux descendants – c'est l'hérédité des caractères acquis. L'exemple le plus célèbre, cité par Lamarck, est celui de la girafe : « *Cet animal (...) vit dans des lieux où la terre, presque toujours aride et sans herbage, l'oblige de brouter le feuillage des arbres, et de s'efforcer continuellement d'y atteindre. Il est résulté de cette habitude [...] que ses jambes de devant sont devenues plus longues que celles de derrière, et que son*



LA DAPHNIE EST PROTÉGÉE par une armure pointue (en haut) lorsqu'elle est mise en présence de prédateurs, plus exactement de substances chimiques libérées par ces derniers. Ce changement de morphologie est un exemple spectaculaire de plasticité phénotypique. © C.LAFORSCH/SPL/COSMOS

cou s'est tellement allongé, que la girafe, sans se dresser sur les jambes de derrière, élève sa tête et atteint à six mètres de hauteur (...).»

Le transformisme, théorie générale de Lamarck, marque un progrès considérable par rapport au fixisme*, la conception dominante de l'époque. Toutefois, il ne prendra son essor que des années plus tard, après la mort de Lamarck, en 1829. C'est alors que Charles Darwin s'empare du concept d'évolution des espèces. Il propose comme moteur de cette évolution un mécanisme bien différent de celui défendu par Lamarck. Selon Darwin, le simple hasard est à l'origine des différences entre individus. Mais les

plus adaptés à leur environnement sont ensuite sélectionnés au fil des générations, pour peu que le caractère considéré soit héréditaire. C'est la théorie de la sélection naturelle, qui finit par prendre le dessus.

Le cou de la girafe

À cette aune, l'exemple de la girafe s'analyse comme suit : tous les individus naissent avec un cou de longueur légèrement différente, et cette variation est aléatoire. En revanche, il n'y a plus rien d'aléatoire dans le fait que la girafe ayant le cou le plus long accède à plus de feuilles. Mieux nourrie, elle sera plus forte et aura plus de chances de se reproduire. Elle aura donc plus de des-

endants auxquels transmettre cette particularité du cou le plus long, qui deviendra la norme pour les générations suivantes.

Le matériel de base sur lequel porte la sélection naturelle est donc la variation. Il faut que les individus diffèrent les uns des autres pour que le mécanisme de sélection opère et que l'évolution ait lieu. Il faut également que les caractéristiques sélectionnées soient héréditaires.

À l'époque de Darwin, les lois qui régissent l'hérédité ne sont pas connues. Décrites par Gregor Mendel en 1865, mais passées inaperçues, elles sont redécouvertes en 1900. La génétique prend son essor, y compris en biologie ▶

*** Un phénotype** est l'ensemble des caractères apparents d'un individu.

***Le fixisme** est la conception pré-évolutionniste qui supposait que les espèces n'évoluent pas et qu'elles sont apparues telles qu'on les connaît.



▷ de l'évolution. John Burdon Sanderson Haldane, Ronald Aylmer Fisher, Sewall Green Wright et Theodosius Grigorievitch Dobzhansky développent dans la première moitié du xx^e siècle les outils mathématiques de la génétique des populations et de la génétique quantitative. Ils sont, avec Ernst Walter Mayr pour la systématique et George Gaylord Simpson pour la paléontologie, les principaux architectes de la synthèse néodarwinienne des années 1930-1940. Cette synthèse, qui consiste essentiellement en l'intégration de la génétique à la théorie de Darwin, marque un progrès considérable dans la compréhension de l'évolution. Elle est toutefois incomplète : le développement et les effets de

l'environnement n'y sont pas (ou peu) pris en compte. Et ce, en dépit des travaux du généticien anglais Conrad Hal Waddington et du biologiste soviétique Ivan Ivanovitch Schmalhausen, qui apportent pour tant des données en ce sens.

Dès 1942, en effet, Waddington montre que, lorsque l'on soumet brièvement des larves à une forte chaleur, on observe parmi les mouches obtenues des individus avec des ailes déformées. Il croise ces individus entre eux, soumet leurs larves à une forte chaleur, croise à nouveau les adultes déformés qui en émergent, et ce, sur plusieurs générations. Il s'aperçoit qu'au bout d'un certain temps des mouches aux ailes déformées apparaissent même sans traitement thermique des larves [2]. Tout se passe donc comme si le caractère « ailes déformées », initialement induit par l'environnement (c'est un caractère acquis), avait été transmis à certains descendants (il est héréditaire).

Point de vue non orthodoxe

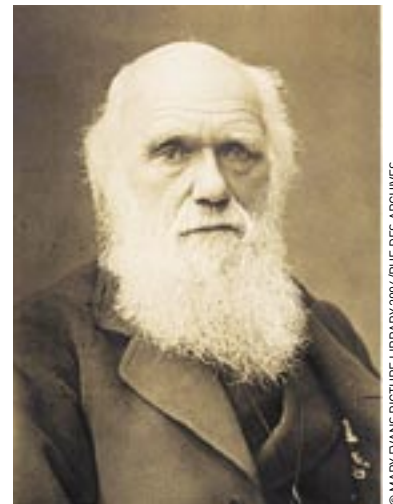
Lamarck avait-il donc raison ? La réponse de Waddington est non. Au début de l'expérience, certaines mouches sont sensibles à la température et produisent des ailes déformées. Waddington suggère que ces mouches sont porteuses de mutations ayant tendance à affecter la forme des ailes, mais que la température est le facteur prépondérant qui déclenche la malformation. Il propose qu'en sélectionnant à chaque génération les individus aux ailes déformées, des mutations sont retenues et s'accumulent sur les gènes des descendants. Arrive un point de non-retour où ces mutations sont si nombreuses qu'il n'est plus besoin de stimuler le développement des mouches par un effet extérieur – la forte chaleur – pour obtenir la déformation.

Ce phénomène, que Waddington appelle « assimilation génétique » [3], ne s'oppose pas à la



© JACQUES BOYER/ROGER VIOLETT

LAMARCK défend, en 1809, l'hérédité des caractères acquis : selon lui, les caractères développés par l'usage se transmettent aux descendants.



© MARY EVANS PICTURE LIBRARY 2006/RUE DES ARCHIVES

POUR DARWIN, l'environnement exerce un tri sur des individus différents. La « sélection naturelle » provoque l'évolution en faisant apparaître des adaptations à l'environnement.

vision darwinienne de l'évolution. Mais dans le cadre du néodarwinisme, la théorie de Waddington a ceci de non orthodoxe qu'elle se fonde davantage sur l'importance du développement et de l'environnement que sur la suprématie des gènes. Pour cette raison, elle n'aura à l'époque qu'un impact limité. De son côté, de façon totalement indépendante, Schmalhausen



© SUZESZTERHAS/MINDEN PICTURES/J. H. EDITORIAL

CETTE GIRAFE AURA BEAU ÉTENDRE LE COU au maximum, elle ne le fera pas grandir, contrairement à ce que pensait Lamarck. Le fait que la longueur du cou des girafes varie d'un animal à l'autre est un phénomène purement aléatoire.



formule une théorie évolutive similaire – intégrant les effets environnementaux sur le développement – dans un ouvrage passé relativement inaperçu, malgré sa traduction en anglais par Dobzhansky dès 1949 [4]. Mais Trofim Denissovitch Lyssenko, biologiste officiel de Staline, mettra fin à la carrière de Schmalhausen, décrétant réactionnaires ses efforts pour unifier l'environnementalisme officiel avec la génétique, qualifiée de science « bourgeoise ».

Il faudra attendre les années 1970 pour que les biologistes de l'évolution renouent des liens avec la biologie du développement. C'est notamment le cas de Stephen Jay Gould. Dans son livre *Ontogeny and Phylogeny*, il jette les bases d'une nouvelle approche de l'évolution : « l'évo-dévo », de l'anglais *evolutionary developmental biology* (biologie évolutive et du développement). Cette approche questionne vigou-

Quelles bases moléculaires pour la plasticité ? Une question fondamentale non résolue

reusement le réductionnisme « officiel » du « tout-génétique » et favorise le développement des études sur la plasticité phénotypique. Celles-ci se multiplient et produisent des résultats passionnants, parfois inattendus. Par exemple, la détermination du sexe chez les crocodiles et les tortues dépend de la température d'incubation des œufs.

Cette importance de la plasticité phénotypique, jusque-là sous-estimée, soulève des questions. En effet, la sélection naturelle, agent moteur de l'évolution, porte sur les phénotypes, par exemple des caractères morphologiques ou comportementaux. Ce sont ces différences phénotypiques entre individus qui leur confèrent des aptitudes différentes, notamment en termes de survie et de reproduction. Mais,

pour que la sélection à une génération donnée se traduise par des changements à la génération suivante, il faut que ces différences soient héréditaires. Autrement dit, il faut qu'elles soient inscrites dans le génome. Or, la plasticité consiste en la production de phénotypes différents à partir d'un même génotype. Doit-on en conclure que la plasticité phénotypique s'oppose à la sélection naturelle ?

Les discussions entre biologistes ont été et restent parfois vives sur le sujet, mais un consensus se dégage. À court terme, la plasticité produit des variations qui ne sont pas transmises. Elle tend donc à s'opposer à l'évolution. Mais, à long terme, la plasticité constitue un caractère en tant que tel, susceptible d'être sélectionné s'il est bénéfique. C'est le cas lorsqu'il est avantageux pour une espèce de produire des individus au développement très flexible, capable de s'ajuster aux conditions

de l'environnement. Mais, de fait, dans de nombreuses espèces, le développement est apparemment peu sensible aux variations des conditions environnementales – on appelle canalisation cette capacité à résister aux changements.

La plasticité a-t-elle pour autant totalement disparu chez ces organismes ? Pas complètement : lorsque l'intensité du changement environnemental dépasse un certain seuil, la canalisation peut être rompue. Le développement devient alors sensible aux conditions extérieures, comme dans les expériences de Waddington. Si certaines des formes produites sont bénéfiques et que le changement environnemental se répète, les individus qui portent des gènes favorisant la morphologie la plus adaptée sont sélectionnés. L'alternative est alors la suivante : si l'environnement continue à fluctuer, la plasticité phénotypique devient la règle. Mais si l'environ-



© NAIKA PRESS, MOSCOW/DR



© COURTESY OF THE UNIVERSITY OF EDINBURGH

LE SOVIÉTIQUE IVAN SCHMALHAUSEN (À GAUCHE) ET L'ANGLAIS CONRAD WADDINGTON, dès les années 1940, proposent l'environnement comme acteur de l'évolution. Ce contre-pied à la toute-puissance des gènes passa à la trappe pendant près de cinquante ans.

nement se stabilise sur sa nouvelle valeur, la sélection tend à fixer la nouvelle morphologie. Ce qui n'est pas sans conséquences sur la sélection éventuelle d'autres traits. Prenons l'exemple de la production du casque chez la daphnie : l'apparition de cette défense peut modifier le comportement du prédateur, et donc la pression de sélection... Ou sa production, coûteuse énergétiquement, peut nécessiter un ajustement d'autres caractères...

Si l'importance de la plasticité est aujourd'hui reconnue par l'ensemble de la communauté des évolutionnistes, une question fondamentale reste à résoudre : quelles sont les bases moléculaires de la plasticité et de son corollaire, la canalisation ? En 1998, la revue *Nature* publie un article qui lève une partie du voile sur cette question [5]. Suzanne Rutherford et Susan Lindquist, biologistes de l'université de Chicago, aux États-Unis, y présentent les résultats de leurs travaux sur la mouche du vinaigre, la drosophile. Selon elles, une protéine, la Hsp90 (pour Heat shock proteins 90), pourrait être un agent moléculaire de canalisation. Hsp90 est ce qu'on appelle une protéine chaperonne : elle se fixe sur des protéines ►

[1] A. A. Agrawal et al., *Nature*, 401, 60, 1999.

[2] C. H. Waddington, *Nature*, 150, 563, 1942.

[3] C. H. Waddington, *Evolution*, 7, 118, 1952.

[4] I. I. Schmalhausen, *Factors of Evolution*, University of Chicago Press, 1949.

[5] S. L. Rutherford et S. Lindquist, *Nature*, 396, 336, 1998.



© S. RUTHERFORD & S. LINDQUIST/NATURE, 396, 336, 1998

CHEZ CES DROSOPHILES, l'épaississement des nervures de l'aile (a), l'œil déformé (b) ou les « tergites » abdominales désorganisés (c) sont autant de témoignages des variations morphologiques

qui apparaissent lorsqu'une protéine, la Hsp90, est inhibée. Cette protéine est un agent de canalisation : elle contrebalance l'effet de certaines mutations.

[6] C. C. Milton *et al.*, *Genetics*, 171, 119, 2005.

[7] Y. Suzuki et H. F. Nijhout, *Science*, 311, 650, 2006.

▷ instables et les stabilise, leur permettant ainsi d'assurer leur fonction. En toute hypothèse, certaines mutations affectant ces protéines pourraient être sans conséquence, pour peu que Hsp90 en contrebalance les effets.

Vitesses d'évolution

Or, il semble bien que ce soit le cas. En effet, Rutherford et Lindquist montrent que lorsque la quantité de Hsp disponible diminue, les drosophiles présentent une gamme de variations morphologiques. Cela suggère qu'une variation génétique, rendue silencieuse par l'« effet chaperon » de Hsp90, est démasquée lors de l'arrêt de cet effet. Et ce n'est pas tout : lorsque plusieurs individus présentant une anomalie donnée sont croisés entre eux, on finit par obtenir une lignée où le défaut est présent avec une forte incidence, même lorsque la quantité de Hsp est normale. Voilà qui correspond aux résultats obtenus cinquante ans plus tôt par Waddington.

En termes évolutifs, les implications potentielles de cette découverte sont passionnantes. Si une population est soumise, comme c'est souvent le cas à la périphérie de l'aire de répartition d'une espèce, à des conditions environnementales inhabituelles, extrêmes, les mutations accumu-

lées à l'état neutre se trouvent exprimées. La variation morphologique augmente alors brutalement, variation sur laquelle la sélection naturelle va pouvoir agir. La variation ayant une base génétique, cette sélection aura des effets sur la morphologie des descendants : en d'autres termes, elle aura des conséquences évolutives. Ce processus pourrait donc induire des différences de vitesse d'évolution : vitesse lente en conditions standards stables (effet « canalisant » des Hsp90 masquant les mutations) et rapide en conditions extrêmes (démasquage des mutations et sélection).

Cela n'est pas sans évoquer la théorie des équilibres ponctués, chère à Gould. Cet exemple des Hsp90 montre clairement que les effets des gènes sont totalement liés à la nature de l'environnement dans lequel évoluent les organismes qui les portent. Cet environnement en conditionne l'expression, en définit l'impact en termes sélectifs et les effets en termes évolutifs. On est décidément très loin du « tout-génétique ».

Si Hsp90 joue incontestablement un rôle dans la plasticité et la canalisation, en est-elle pour autant le seul acteur ? Ce serait surpre-



© E. LANTING/MINDEN PICTURES/J.H. EDITORIAL

CHEZ LES CROCODILES, la détermination du sexe dépend du milieu d'incubation des œufs, plus précisément de sa température. Un bel exemple de plasticité phénotypique.

Cet article est la version revue et mise à jour par son auteur du texte paru dans le n° 398 de *La Recherche*.



nant, étant donné la complexité des systèmes biologiques et les redondances qui y existent souvent. Ce doute s'est trouvé récemment justifié, d'un côté, par les résultats de Claire Milton et de ses collaborateurs de l'université de Melbourne, en Australie [6], de l'autre, par les résultats de Yuichiro Suzuki et de Frederik Nijhout, de l'université Duke, aux États-Unis [7].

L'équipe australienne a étudié l'impact de mutations du gène codant Hsp90 sur le nombre de soies que porte une drosophile. Résultats : ces mutations affectent le nombre moyen de soies. En revanche, elles n'ont aucun effet sur la variabilité de ce caractère d'un individu à l'autre. Autrement dit, la canalisation n'a pas été rompue. Le rôle d'agent de canalisation que Rutherford et Lindquist attribuent à Hsp90 pourrait donc ne pas être général.

Quant aux chercheurs américains, ils ont mis en évidence, chez des chenilles de papillons, l'existence d'un acteur de la plasticité bien différent de Hsp90. Il s'agit de l'hormone juvénile, une hormone du développement, impliquée entre autres dans la pigmentation. Elle joue chez les chenilles un rôle très proche de celui de Hsp90 chez les mouches. Qu'on en juge. Suzuki

et Nijhout ont étudié la chenille du papillon de nuit *Manduca sexta* (appelé sphinx du tabac). Cette chenille est typiquement verte, mais il en existe un mutant noir. Or, les chenilles mutantes présentent une certaine variation de coloration, quand elles sont soumises à des chocs thermiques : parmi les noires, des formes plus ou moins vertes apparaissent parfois.

Suzuki et Nijhout ont croisé entre eux, d'un côté, les individus devenus très verts après le choc thermique, de l'autre, ceux restés très noirs. Au bout d'un certain nombre de générations, les descendants des noirs restent noirs même lorsqu'on leur

Si Darwin est plus vivant que jamais, c'est en partie grâce à la renaissance de Lamarck

inflige un choc thermique. Les descendants de ceux qui tendaient à devenir verts après le choc sont de plus en plus sensibles à la température et de plus en plus verts quand il fait chaud. Chez ces mutants, la canalisation a été levée. Et comme la mutation a pour effet de diminuer le taux d'hormone juvénile, on en déduit que cette hormone est un

agent de canalisation. Ce résultat est d'autant plus intéressant que cette expérience aboutit à la production expérimentale d'une plasticité observée chez des chenilles d'une espèce proche, *Manduca quinquemaculata* (ou sphinx de la tomate) : elles sont vertes quand il fait chaud et que la végétation est abondante, et noires quand il fait plus froid et que la végétation est plus rare.

Toutes ces découvertes, et plus généralement l'essor de « l'évo-dévo », sont autant de marques de la réhabilitation posthume de Schmalhausen et de Waddington, et un hommage à Lamarck. Mais il ne consiste pas en un retour au Lamarck de *la Philosophie zoologique* de 1809. Il n'est pas non plus, et en aucune façon, fondé sur la négation de la génétique et encore moins celle de Darwin.

Lamarck avait tort quant au mécanisme fondamental expliquant l'évolution, et Darwin avait raison. Mais un siècle et demi de recherches menées en biologie et en génétique évolutive, en biologie du développement et en écologie, permettent aujourd'hui de dépasser le clivage entre les deux et de construire une théorie darwinienne confortée, qui congédie le dogmatisme du « tout-génétique ». Ironie de l'histoire : après cent ans d'opposition, c'est en partie grâce à la renaissance de Lamarck que Darwin est plus vivant que jamais. ■ V. D.

POUR EN SAVOIR PLUS

- ▷ V. Debat et P. David, *Trends in Ecol. & Evol.*, 16, 555, 2001.
- ▷ M. Pigliucci, *Trends in Ecol. & Evol.*, 20, 481, 2005.
- ▷ M. Pigliucci, *Phenotypic Plasticity: beyond Nature and Nurture*, Johns Hopkins University Press, 2001.
- ▷ M. J. West-Eberhard, *Developmental Plasticity and Evolution*, Oxford University Press, 2003.



LES CHENILLES DU PAPILLON *MANDUCA QUINQUEMACULATA* sont vertes par temps chaud, lorsque la végétation est abondante, et noires sinon. Une équipe américaine a reproduit cette plasticité chez des chenilles d'une espèce voisine.