

Philippe Huneman  
*Critique* 2006/6

# Mutations et neutralisme : les vies successives du darwinisme

**Motoo Kimura**  
*Théorie neutraliste  
de l'évolution*  
trad. par Cl. Montgelard  
préface de J. Ruffié

Paris, Flammarion,  
coll. « Nouvelle bibliothèque  
scientifique », 1990, 472 p.

La théorie moderne de l'évolution a connu un premier moment fondateur avec la rencontre de la génétique mendélienne et de la théorie darwinienne, qui fusionnèrent dans la génétique des populations élaborée par Haldane, Fisher et Wright dans les années 1930 pour s'étendre ensuite en une « théorie synthétique de l'évolution » grâce aux apports de Mayr, Huxley, Dobzhansky et Simpson. Le second moment fondateur est la rencontre de cette théorie néo-darwinienne avec la biologie moléculaire naissante, symbolisée par la découverte de l'ADN en 1953. Cette seconde phase fut marquée par l'élaboration de la théorie dite neutraliste de l'évolution proposée par Motoo Kimura (1924-1994). Son livre-somme, publié originellement en 1983, porte donc témoignage d'une période cruciale de l'évolutionnisme moderne. Même si la controverse du neutralisme, soulevée par Kimura et, d'une certaine manière, close par son livre, n'est pas encore apaisée, il est possible aujourd'hui, avec le recul, d'en envisager mieux les enjeux, et de comprendre en quoi le neutralisme a modifié notre compréhension de l'évolution.

Après avoir cerné le défi neutraliste, nous en préciserons la portée pour la théorie de l'évolution. Il faut d'emblée souli-

gner que le neutralisme ne se présente pas comme une offensive contre le darwinisme, mais comme une tentative en vue de modifier, à l'intérieur même de celui-ci, la compréhension du rôle de la sélection. Or la théorie neutraliste de la mutation a pu à tort être comprise, au départ, comme une réfutation mathématique de l'action de la sélection naturelle comme processus, et donc comme une possibilité ouverte à d'autres processus évolutifs non darwiniens et dirigés (lamarckiens, orthogénétiques). À l'heure où d'aucuns, jusqu'en Europe, arguent de la remise en question de certaines hypothèses darwiniennes classiques pour remettre en question le darwinisme lui-même, une telle mise au point n'est pas inutile.

### *Mutation et sélection*

La théorie darwinienne est, suivant les dires mêmes de son auteur, une théorie de la descendance avec modification, selon le principe de la sélection naturelle. Le darwinisme promeut donc deux idées fondamentales : l'arbre de la vie, c'est-à-dire le fait que les espèces descendent les unes des autres, et la sélection naturelle comme l'un des processus majeurs responsable de cet arbre généalogique de la vie. Dès sa formulation par Darwin en 1859, le darwinisme a rencontré la question fondamentale de la portée et des limites du rôle de la sélection naturelle dans l'évolution. Dans une certaine mesure, la controverse soulevée par Kimura réactualise cette question à la lumière des découvertes des années 1960 en biologie moléculaire.

Quels sont donc les termes principaux de la controverse neutraliste ? La sélection naturelle est un processus de reproduction différentielle, dont voici un modèle simplifié. Soit une population où plusieurs individus,  $a^1 \dots a^N$  se reproduisent, et donnent des  $b^1$ , des  $b^2$ , des...  $b^N$ . Ces individus sont différents entre eux (variation). On suppose que leurs descendants leur ressemblent (hérédité), et que par ailleurs à chaque génération surviennent de nouvelles différences. Ces différences héréditaires vont être causes que certains survivent mieux et se reproduisent plus que d'autres. La lutte pour l'existence, terme générique qui englobe aussi bien la rareté des ressources que les prédateurs ou encore les contingences climatiques, implique que certaines différences donnent un avantage à certains individus. Au bout du compte, par exemple au

bout de cinq générations, il restera par exemple quelques  $e^2$ , quelques  $e^4$  et quelques  $e^N$ . La composition de la population n'est donc pas la même qu'au départ, et les différences entre individus s'accroissent. Telle est la sélection naturelle : certaines différences (représentées ici par les types 2, 4 et N) ont été sélectionnées. On comprend que sur un nombre excessivement long de générations, l'action de la sélection naturelle aboutisse à un changement des espèces.

La sélection naturelle intervient donc dès qu'il y a une population d'individus, dotés des propriétés d'hérédité et de variation. Suite à la redécouverte des lois de Mendel et à l'essor de la génétique au début du  $XX^e$  siècle, le processus de sélection naturelle a été réinterprété dans le cadre de la génétique. Darwin avait parlé de variations en faisant référence au constat empirique qu'il y a des différences héréditaires, que les individus d'une population diffèrent et que les descendants d'un même individu diffèrent entre eux. La génétique donne une explication causale de cette « variation ». Les gènes sont le substrat de l'hérédité. Des individus ont des génotypes – ensemble de gènes conditionnant des traits – différents. Ils transmettent ces gènes à leurs descendants (le génotype en entier, dans les cas de reproduction asexuée ; dans les cas de reproduction sexuée, c'est-à-dire dans la majorité des cas, le génotype est recombinaison à chaque génération, c'est pourquoi les descendants d'un même parent sont génétiquement différents). Les phénotypes (expressions du génotype en traits physiologiques, morphologiques et comportementaux) ont des performances différentes en termes de reproduction. La sélection naturelle sélectionne en quelque sorte les phénotypes, et il en résulte un changement dans les gènes présents dans une population. L'évolution peut se définir finalement comme un changement dans les « fréquences géniques » d'une population.

Qu'en est-il maintenant des mutations ? Les gènes sont certes transmis de génération en génération ; mais des différences se font jour dans ce processus d'hérédité. Les gènes sont disposés sur des chromosomes situés dans le noyau des cellules. Lors de la reproduction sexuée, les chromosomes de chacun des parents se recombinent, c'est-à-dire que 50 % des gènes de chacun des côtés est conservé, et l'ordre des gènes sur chaque chromosome est changé. Néanmoins, outre la recombinaison, il existe une autre cause de changement d'une

génération à l'autre : on parle de *mutation* lorsqu'un gène est mal recopié, d'un parent à ses gamètes. La mutation est une cause plus générale de variation entre les générations que la recombinaison génétique, car elle a lieu également dans les cas de reproduction asexuée. Sans mutation, dans la mesure où à l'origine les premiers êtres unicellulaires se reproduisaient asexuellement, le stock initial de gènes n'aurait pas été renouvelé. Sans la mutation, la sélection sur la variation se traduit essentiellement par une élimination ; avec la mutation, elle devient tri entre nouveautés avantageuses (en termes de reproduction différentielle) et nouveautés délétères.

La biologie moléculaire permet de donner une signification simple à la mutation. Après la découverte de Watson et Crick, on sait que le chromosome est un long filament d'acide désoxyribonucléique (ADN), dont chaque gène est un segment. Cette macromolécule géante, faite de nucléotides, a la propriété de pouvoir se répliquer elle-même car elle est une double hélice. À chaque mitose (division de cellule), l'ADN est intégralement recopié dans la cellule fille. Mais surtout, l'ADN « code » des informations relatives à la synthèse des protéines qui ensuite assureront le fonctionnement de l'organisme. Chaque triplet de nucléotides correspond en effet à un acide aminé ; une protéine est faite d'acides aminés. Le code génétique est la relation qui lie chaque triplet possible de quatre nucléotides à un acide aminé. Notons que plusieurs triplets codent pour le même acide aminé.

Si un gène est une suite GCATTAGCTCG etc. de nucléotides, une mutation correspond soit au changement d'une lettre en une autre, soit à l'insertion de lettres, soit à l'inversion de séquences<sup>1</sup>. Elle peut se produire lors de la formation des gamètes. Les mutations sont extrêmement fréquentes : un chromosome étant fait de millions d'acides nucléiques, il est hautement probable que des mutations apparaissent régulièrement. La mutation est *aléatoire* : non qu'elle apparaisse sans causes, mais parce que son apparition est régie par des lois

---

1. Lorsque l'erreur produit des molécules qui ne sont plus des nucléotides, et donc n'entraîne plus de réplication du tout, on parle de dommage et non plus de mutation ; la théorie des dommages et des mécanismes apparus chez les organismes, au cours de l'évolution, pour les corriger relève d'autres considérations.

physico-chimiques agissant sur les molécules à l'intérieur de la cellule, sans rapport avec le fonctionnement général de l'organisme. Elle est aussi aléatoire en ceci qu'elle n'est pas directionnelle, comme l'a établi l'école de Morgan dans les années 1920, rendant impossible une conception de la mutation comme seule explication de l'évolution dirigée. Le caractère non-directionnel de la mutation génétique rend son apparition indépendante de la sélection naturelle.

Second point : sur un chromosome, il y a plusieurs emplacements de gènes, ou *loci* ; en chacun de ces loci, plusieurs gènes sont possibles : les allèles. Les différentes combinaisons d'allèles n'ont pas toutes la même valeur sélective. Une mutation crée un « allèle mutant », c'est-à-dire un allèle qui, selon les conséquences phénotypiques qui seront les siennes, aura une valeur sélective spécifique. La sélection naturelle, par définition, ne retient que les allèles qui ont la plus haute valeur sélective. Mais dans la mesure où l'organisme est généralement une entité hautement intégrée et où les gènes fonctionnent en quelque sorte en cohésion, beaucoup de ces mutations s'avèreront délétères : il y a en effet peu de chances pour qu'au terme d'un changement arbitraire la molécule produite satisfasse aux requisits de cohésion que remplissait l'ancienne molécule. Il en résulte que la sélection naturelle ne peut faire de l'effet qu'au terme d'un grand nombre de mutations et que, plus une mutation est importante, moins elle a de chance d'être retenue (car plus elle a de chances d'être délétère), et enfin, qu'une grande partie de la sélection naturelle consiste à supprimer les allèles mutants délétères (sélection négative).

Mais l'aléatoire n'intervient pas qu'au niveau de l'apparition aléatoire d'allèles mutants dans un génome. Sewall Wright a remarqué, dans les années 1930, que dans le cas d'une population de petite taille, certains gènes, bien que d'égale valeur sélective, peuvent être exclus et d'autres fixés dans le pool génique de manière aléatoire. Le phénomène est analogue à ce qui se passe avec un jet de dés. Certes, toutes les faces ont la même probabilité d'être tirées (1/6), et si on lance le dé un nombre infini ou très grand de coups, toutes les faces auront la probabilité 1/6 (loi des grands nombres). Mais si on lance le dé une dizaine de fois, il est possible que seuls sortent le 2 et le 5. (Les dés fournissent simplement un analogue du phénomène génétique, mais il ne faut pas chercher un modèle

parfait du phénomène : en particulier, la série finie de coups de dés correspond à la petite taille des populations naturelles, et aucunement à une dimension temporelle de la génétique.) Sewall Wright a appelé ce phénomène *random genetic drift* (dérive génétique aléatoire). Pensant que la plupart des populations réelles étaient de petite taille, il a accordé un rôle fondamental au phénomène de dérive génétique aléatoire dans l'évolution en général. La dérive génétique correspond à une évolution sans action de la sélection naturelle<sup>2</sup> ; en ce sens, elle peut être considérée comme un processus d'évolution « neutre ».

La théorie neutraliste développée par Kimura consiste alors à repenser le phénomène de dérive génétique dans le cadre d'une conception moléculaire de la mutation d'un gène. Kimura reconnaît s'être largement inspiré de la thèse développée par Wright dans le débat qui l'a opposé à Ronald Fisher, au sujet de la place qui doit être accordée à la sélection naturelle. Fisher pensait que la sélection naturelle gouverne tout l'ordre du vivant, tandis que Wright accordait une place majeure à la dérive génétique aléatoire. À bien des égards le débat du neutralisme répète et prolonge le différend Fisher/Wright<sup>3</sup>.

Historiquement toutefois, il hérite également d'un débat plus proche et plus technique entre Hermann Muller et Theodosius Dobzhansky sur les causes du polymorphisme génétique dans les populations. Muller, arguant de ce que les populations sont majoritairement composées d'homozygotes, considérait la présence des hétérozygotes comme une simple perturbation (position « classique »), tandis que Dobzhansky (*balance theory*) pensait que la raison essentielle du maintien du polymorphisme se trouve dans l'avantage qu'auraient les hétérozygotes sur les homozygotes. Explicitement, Kimura s'inscrit dans ce débat autour de la variabilité génétique, dont l'ampleur commençait alors à être révélée ; venant après l'avènement de la biologie moléculaire, il se propose de résoudre le débat Muller/Dobzhansky en étudiant la variabilité à un niveau plus détaillé,

---

2. Sur la dérive génétique, voir p. 47-51.

3. Sur Wright et Kimura voir M. Veuille, « Genetics and the Evolutionary Process » [*Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*], *Life sciences*, 323, 2000, p. 1159-1161.

au niveau de la variété nucléotidique <sup>4</sup>. Par ailleurs, la méthode de Kimura, centrée sur la modélisation mathématique, introduit une troisième voie entre l'expérimentalisme de Muller et le naturalisme de Dobzhansky, qui considérait la variabilité comme une valeur en soi.

### *La théorie neutraliste de l'évolution moléculaire*

C'est en 1968 que Kimura, généticien des populations à qui l'on devait déjà des articles importants proposant de nouveaux modèles mathématiques (tels que le modèle dit « de diffusion »), soutient que « si l'évolution neutre, ou presque neutre, est produite à chaque génération à un degré plus élevé que ce que l'on pensait auparavant, il faut accorder une grande importance à la dérive génétique aléatoire due à une taille finie de population dans la formation de la structure génétique des populations biologiques <sup>5</sup>. » La filiation de Wright est patente (il est cité en note) mais Kimura s'en écarte sur deux points fondamentaux. D'abord, la structure génétique des populations, ici, doit être comprise en termes moléculaires : Kimura s'intéresse aux fréquences de séquences d'ADN. Ensuite, son intérêt porte sur les allèles neutres. Pour Wright, ce cas n'était pas fondamentalement intéressant : la dérive génétique était pour lui une manière de penser des situations où dans une population la valeur sélective moyenne baisse (contrairement à ce que l'on attendrait dans le cadre de la sélection naturelle).

L'assertion de Kimura est basée sur un double constat empirique : la vitesse de l'évolution moléculaire et la constance de son taux. L'article envisage les substitutions d'acides ami-

---

4. Lewontin, par exemple, avant de réfuter Kimura, tente de montrer que le neutralisme est une reformulation de la position « classique » et tombe sous des objections semblables (*The Genetic Basis of Evolutionary Change*, New York, Columbia University Press, 1974). Sur cette histoire, voir J. Gayon, *Darwin et l'après Darwin*, Paris, Kimé, 1992. De manière générale cet ouvrage propose une appréciation historique et philosophique essentielle du neutralisme, mis en perspective dans l'histoire de l'évolutionnisme ; les thèses du présent article s'inscrivent pleinement dans ce cadre.

5. M. Kimura, « Evolutionary Rate at the Molecular Level », *Nature*, 217, 1968, p. 626.

nés dans une protéine, le cytochrome c, chez les mammifères. Kimura utilise une notion formulée par Haldane, celle de « *coût de la sélection* » qui repose sur le fait que, si un allèle est fixé par la sélection, d'autres ont nécessairement été définitivement perdus : la sélection d'un allèle avantageux coûte un certain nombre de gènes à la population – ce qui permet, pour la fixation d'un allèle, de chiffrer le nombre de mutations qui ont dû se produire pour que la sélection fasse son effet. Kimura, dans son article de 1968, constate que dans le cas étudié « la substitution nucléotidique a été si rapide que, en moyenne, une paire de nucléotides est substituée dans la population à peu près tous les deux ans » – évaluation qui bouleverse les estimations anciennes, bien inférieures (un allèle toutes les 300 générations). Et Kimura de constater que cette nouvelle estimation impose un coût « si grand qu'aucune espèce mammifère ne pourrait le tolérer ». La seule façon d'interpréter cette donnée est donc « de supposer que la plupart des mutations produites par des substitutions de nucléotides sont presque neutres pour la sélection naturelle <sup>6</sup> ».

L'autre argument fondamental est la *constance du taux d'évolution moléculaire*. En considérant les rapports entre taux de mutation et taux de fixation allélique et les autres paramètres d'une population, Kimura montre mathématiquement que, pour des mutations neutres, « le taux d'évolution en termes de substitution allélique par génération est égal au taux de mutation par gamète et est indépendant de la taille efficace » (p. 61) <sup>7</sup>. Ce qui correspond tout à fait à ce que l'on observe sur le cytochrome c, la myoglobine, l'hémoglobine ou d'autre protéines <sup>8</sup>. Seule la neutralité des substitutions

---

6. *Ibid.*, p. 625. En particulier, une protéine qui n'a pas de fonction, liée à une protéine fonctionnelle, aura un taux de substitution beaucoup plus élevé que la partie fonctionnelle. « Quand l'insuline active est formée à partir de la proinsuline, le segment intermédiaire C de la proinsuline est excisé et éliminé. On sait que pour ce peptide C le taux d'évolution, en termes de substitutions d'acides aminés, est plusieurs fois supérieur à celui de l'insuline. » (*La Théorie neutraliste*, p. 395).

7. Sur la taille efficace, voir p. 51-56.

8. La constance concerne un taux d'évolution par année et non par génération ; ce point, qui a été longuement discuté, a été la source de vifs débats (p. 396-400).

nucléotidiques rend compte de cette constance<sup>9</sup>. Ce second argument empirique en faveur du neutralisme s'inscrit contre l'idée alors dominante que toute l'évolution est le fait de changements adaptatifs, c'est-à-dire causés par la sélection naturelle. Or si des lignées phylogénétiquement indépendantes montrent le même taux de substitution, c'est qu'il n'y a pas de sélection. On a pu voir dans cette uniformité la présence de forces universellement à l'œuvre dans le règne organique, forces non plus contextuelles comme la sélection, mais bel et bien dirigées. Mais est-ce bien le cas ?

### *L'enjeu du neutralisme : mutations et évolution*

Indépendamment de Kimura, John Lester King et Thomas Jukes publièrent au même moment dans *Science* un article long et détaillé intitulé « Non-Darwinian Evolution », autre expression remarquable de la théorie neutraliste, qui fut plutôt mal reçue au sein de la communauté des généticiens des populations. Par ce titre, les auteurs voulaient attirer l'attention sur le fait que tout, dans l'évolution, n'est pas soumis à la sélection naturelle. Reprenant la métaphore linguistique qui avait déjà servi à décrire l'ADN, ils écrivent : « le changement évolutif n'est pas imposé à l'ADN de l'extérieur ; il émerge de l'intérieur. La sélection naturelle est l'éditeur, plutôt que le compositeur, du message génétique. *S'il est une chose qu'un éditeur ne fait pas, c'est bien de supprimer des changements qu'il est incapable de percevoir*<sup>10</sup>. » Les changements dont il est question se situent à un niveau qui n'est pas celui de la sélection naturelle envisagée par les néo-darwiniens : certains changements moléculaires – substitutions synonymes, ou autres – sont invisibles à la sélection naturelle, car ils n'ont pas d'effets sur la survie et reproduction différentielle de l'organisme. De plus, l'échelle de temps n'est pas la même : alors que Fisher, Wright et les généticiens des populations travaillaient sur des durées relativement courtes, de l'ordre de la

---

9. Le chapitre du livre énumère donc les particularités de l'évolution moléculaire sans sélection naturelle : constance, vitesse, fréquence...

10. J. L. King, T. Jukes, « Non-Darwinian Evolution », *Science*, 164, 1969, p. 788.

durée de vie de quelques espèces, l'échelle de temps chez Kimura, Jukes ou King est celle de l'évolution sur la très longue durée, le temps d'existence de plusieurs lignées.

À ce niveau moléculaire du vivant, et sur cette échelle de durée, la théorie neutraliste fait apparaître d'autres régularités évolutionnistes que la sélection naturelle. La constance du taux d'évolution moléculaire, indépendante des conditions environnementales, a deux conséquences. D'une part elle indique la possibilité de ce qu'on appelle l'horloge moléculaire, permettant d'évaluer la distance taxinomique entre deux espèces, faisant apparaître la mutation comme un outil épistémologique pour de nombreuses disciplines évolutionnistes (paléontologie, systématique...). D'autre part, elle signifie qu'au niveau moléculaire, où se place le neutralisme, la relation organisme-environnement, source de la sélection naturelle, ne joue pas. Mais cette « évolution non darwinienne » ne doit pas être comprise comme une restriction de la sélection. Le débat sélection-dérive, entre Fisher et Wright, concernait le niveau de l'évolution phénotypique des traits : là, la dérive jouait en quelque sorte contre la sélection naturelle. Mais pour la théorie neutraliste, les mutations aléatoires et leur fixation selon des régularités probabilitaires concernent par définition les allèles qui sont sélectivement indifférents : cette évolution se passe à un niveau plus fin que la sélection naturelle, un niveau où l'interaction environnement-organisme ne joue pas encore. « Les lois régissant l'évolution moléculaire sont nettement différentes de celles qui gouvernent l'évolution phénotypique. » Comme le fait remarquer Jean Gayon<sup>11</sup>, la théorie neutraliste oblige à prendre acte de ce que la sélection naturelle s'exerce à un niveau trop élevé pour tenir compte du détail de la structure moléculaire des organismes, laquelle est, de son côté, régie par la dérive. L'évolution neutre se joue sur un autre plan que la sélection naturelle ; la différence d'échelle, entre moléculaire et phénotypique, correspond finalement à une différence ontologique : les mêmes processus ne jouent pas aux deux niveaux.

---

11. J. Gayon, *Darwin et l'après Darwin*, op. cit., p. 403 et 420.

### Conclusions

Le neutralisme en général conduit donc à plusieurs conclusions concernant l'évolution, le rôle qu'y tiennent la sélection et le sens de la mutation dans la théorie néo-darwinienne.

Tout d'abord les mutations sont l'aliment de la sélection naturelle – puisque sans elle la sélection ne permet pas d'enchaîner sur de nouveaux génotypes – en même temps qu'elles suivent des régularités qui ne sont pas celles de la sélection naturelle.

Ensuite, la prise en compte de ce niveau d'évolution modifie la structure épistémologique de la connaissance de l'évolution. Au niveau phénotypique, on peut penser que la valeur sélective des allèles permet de faire des prédictions sur leur destin ; la sélection naturelle apparaît alors comme l'hypothèse nulle de l'explication darwinienne, que vient perturber la dérive génétique. Dans le cadre du neutralisme, c'est l'évolution moléculaire qui se présente comme l'hypothèse nulle de l'évolution, la sélection naturelle apparaissant comme la cause d'écarts à cette hypothèse qu'il faut expliquer<sup>12</sup>.

Cette dernière conséquence souligne l'erreur des antidarwiniens qui consiste à penser que l'« évolution non darwinienne » questionne la sélection elle-même, et non le niveau d'application de la sélection. Or, parce qu'elle ne joue pas au même niveau que la sélection, et donc qu'elle n'offre pas d'explication rivale de certains phénomènes fondamentaux explicables par la sélection – tels que l'adaptation –, cette évolution neutre ne fait signe vers aucun autre *processus* d'évolution non-darwinien, présumé téléologique, propre à rendre compte de ce que depuis Darwin la sélection naturelle, processus aux fondements irréductiblement aléatoires et contextuels, rend intelligible.

L'une des questions ouvertes par le neutralisme est celle de l'évaluation de ce qu'il faut entendre par neutralité. Un allèle faiblement délétère, s'il apparaît dans une assez grande population, a des chances d'être tout de même fixé. En ce sens, l'évolution moléculaire conceptualisée par Kimura concerne

---

12. Sur ce point voir M. Veuille, art. cit., p. 1164.

aussi les allèles quasi neutres. La question empirique consiste à décider si la théorie qui les inclut, dite quasi-neutralisme <sup>13</sup>, est plus adéquate que la théorie neutraliste, au vu des récents développements de la biologie moléculaire particulièrement en termes de séquençage de génomes.

Enfin, comment s'articulent les deux niveaux dans l'évolution ? La théorie neutraliste étudie la manière dont s'élabore la matière même sur laquelle va jouer la sélection naturelle. Lorsqu'il y a sélection, existent des contraintes sur la fixation des mutations ; lorsqu'il n'y a pas sélection, la plupart des mutations sont neutres et donc il y a évolution rapide au niveau moléculaire. Kimura envisage que la production d'allèles neutres puisse fournir un réservoir de mutations qui deviennent avantageuses par suite de changements d'environnements. Sa conclusion dessine un schéma de l'évolution par alternance de phases : longue phase faite surtout d'évolution moléculaire, avec une « sélection stabilisatrice » qui essentiellement supprime les allèles délétères, et phase de « sélection directionnelle », c'est-à-dire sélection changeant la valeur adaptative de traits phénotypiques en réponse à un changement environnemental (p. 418-421). Kimura entend faire cadrer ce schéma avec la réforme que souhaitaient les paléontologues Eldredge et Gould dans leur théorie des équilibres ponctués <sup>14</sup>, destinée à remplacer le gradualisme de Darwin par un schéma bi-phasique de l'évolution (très longues stases suivies de brusques changements de plans d'organisation). L'ironie de la chose est qu'en se penchant sur l'évolution moléculaire, minutieuse et extrêmement graduelle – mais pas essentiellement gouvernée par la sélection naturelle – les neutralistes ont donné des arguments à ceux qui contestent le gradualisme de Darwin au niveau de l'évolution phénotypique et de l'action de la sélection naturelle.

Philippe HUNEMAN

---

13. T. Ohta, « Slightly Deleterious Mutations in Evolution », *Nature*, 246, 1973, p. 96-98.

14. S. J. Gould, N. Eldredge, « Punctuated Equilibria : the Tempo and Mode of Evolution Reconsidered », *Paleobiology*, 3, 1977, p. 115-151.