

## Darwin's theory revisited by today's biology

### La théorie de Darwin revisitée par la biologie d'aujourd'hui

#### Foreword

2009: the year of Evolution, the year of Darwin... and also the year of Lamarck! It will indeed be the 200th anniversary of the birth of Charles Robert Darwin (1809–1882), and the 150th anniversary of the first edition of *On the Origin of Species by Natural Selection* (London, John Murray, 1859). However, also in 1809 Jean-Baptiste de Monet, chevalier de Lamarck (1744–1820), published his *Philosophie Zoologique* (Paris, Dentu)! This striking coincidence of dates gives us the opportunity to stress the intellectual link between Lamarck and Darwin. Lamarck was undoubtedly the founder of transformationism, and the first to teach it in an academic context, at the Natural History Museum in Paris. After embracing Lamarck's ideas, Darwin later moved away from them, putting forward two correlated ideas, descent with modification and natural selection.

Another coincidence should not be forgotten: the two pioneers were violently attacked by supporters of fixism: Lamarck by Georges Cuvier (1769–1832) and his co-workers, and Darwin by Richard Owen (1804–1892). Owen provided the Anglican bishop Samuel Wilberforce (1805–1873) with the arguments he used in the now famous meeting held in Oxford in 1860, where Thomas Huxley (1825–1895), later nicknamed "Darwin's bulldog", defended Darwin's transformationism. Although the French Academy of Sciences now pays homage to Darwin's genius, we should recall that it was only in 1878, four years before his death, that he was elected a foreign Member, and actually... as a botanist. Darwin perceived this as a humiliation, claiming that all he knew about botany was that a marguerite is a *Compositae*, and that the pea is a *Papilionaceae*! However,

#### Avant-propos

2009 : année de l'évolution, année de Darwin... mais aussi de Lamarck ! C'est en effet le 200<sup>ème</sup> anniversaire de la naissance de Charles Robert Darwin (1809–1882), et le 150<sup>ème</sup> anniversaire de la première édition de *On the Origin of Species by Natural Selection* (Londres, John Murray, 1859). Mais c'est aussi en 1809 que Jean-Baptiste de Monet, chevalier de Lamarck (1744–1820), faisait paraître sa *Philosophie zoologique* (Paris, Dentu) ! Cette étonnante coïncidence de dates nous permet d'insister sur la filiation intellectuelle qui lie Lamarck à Darwin. Lamarck est incontestablement le fondateur du transformationisme, le premier à l'enseigner dans un cadre universitaire, au Muséum d'Histoire naturelle de Paris. Après avoir épousé les idées de Lamarck, Darwin s'en éloignera, pour proposer deux idées corrélées, la descendance avec modification et la sélection naturelle.

On ne doit pas oublier une autre coïncidence : tous deux endurent des attaques très violentes de fixistes, pour l'un, Georges Cuvier (1769–1832) et ses collaborateurs, pour l'autre Richard Owen (1804–1892). Ce dernier fournit à l'évêque de l'église anglicane Samuel Wilberforce (1805–1873), les arguments qu'il utilisera dans la désormais célèbre réunion d'Oxford de 1860, où Thomas Huxley (1825–1895), surnommé plus tard le « bull-dog de Darwin », défendit le transformationisme. N'oublions pas que, si l'Académie des sciences rend aujourd'hui hommage à son génie, il n'y fut élu comme membre étranger qu'en 1878, 4 ans avant sa mort, et... dans la section de botanique. Darwin le perçut comme une vexation, lui qui disait qu'en guise de botanique il savait qu'une marguerite est une composée, et le pois une papilionacée ! Mais il avait néanmoins publié en

he had published a book on the movement of climbing plants in as early as 1865, and another on insectivorous plants in 1875.

The landmark publication of 1859 must be considered the zero moment of a major scientific event, when biology became a historical science. However, it proved to be a painful process both culturally and socially. That is why we thought it necessary, while organizing this special issue, to consider diverse aspects of the question – not only the scientific aspects, but also the philosophical ones, in the strictest sense of the term.

We have asked two writers on philosophy and history of science, one to illustrate the issue of resistance to transformationism, and another to look at the difficulty of the transmission of ideas. Two centuries later, the siren song of creationism can still be heard. We have asked Padian to give an overview of creationism and “*intelligent design*” in the United States, while Schmitt, for his part, shows to what extent Ernst Haeckel (1834–1919), while claiming to be a follower of his illustrious English colleague, adapted these new ideas to his own.

“All true classification is genealogical”: this was Darwin’s conclusion after developing the consequences of the principle of descent with modification. Although it took a century before Willi Hennig (1913–1976) laid down the basis of cladistics using Darwin’s approach, the last few decades have seen the proliferation of phylogenies, thanks to work on molecular characters. Because Lamarck and Darwin were interested in both the plant and the animal kingdoms, we have chosen examples illustrating different themes that take on their full meaning in the light of phylogenies. Dubuisson et al., in their study of epiphytism in ferns, evoke adaptation and convergence. Vidal and Hedges overturn the classification of Squamata (lizards, snakes and amphisbaenians), proposing as a corollary new hypotheses about the biogeography of the group and the evolutionary origin of venomous apparatuses. With a nod to Darwin, who had a keen interest in cirripeds – crustacea that vaguely resemble shrimps – Pleijel et al. tell the story of these deep-sea animals that are so strange they were considered a separate branch, whereas in fact they are highly specialized annelids. Verneau et al. show how the study of certain groups of parasites that have a strong affinity with their hosts can provide useful information about the biogeography of the latter. Simon et al. decode the extraordinary diversity of phytoplankton. Finally, to end this section, Lopez and Baptiste present a particularly innovative approach, explaining that the phylogenetic tree cannot be used to explain all evolutionary events, in particular horizontal transfers of hereditary material.

1865 un ouvrage sur le mouvement des plantes grim-pantes, et en 1875 un autre sur les plantes insectivores.

La publication maîtresse de 1859 doit être considérée comme le temps zéro d’un événement scientifique majeur : la biologie devient une science historique. Mais ceci se fit dans la douleur, d’un point de vue culturel et social. C’est pourquoi il fallait, dans ce numéro spécial, rendre compte des diverses facettes du problème, scientifiques certes, mais également philosophiques, au sens fort du terme.

Du point de vue de la philosophie et de l’histoire des sciences, nous avons choisi deux auteurs qui illustrent pour l’un le problème de la résistance au transformisme, pour l’autre la difficulté de la transmission des idées. En effet, deux siècles plus tard, les sirènes du créationnisme chantent toujours. C’est ainsi que nous avons demandé à Padian de nous brosser le panorama du créationnisme et de l’« *intelligent design* » aux Etats-Unis. Schmitt, pour sa part, montre, à quel point Ernst Haeckel (1834–1919), bien que se réclamant de son illustre collègue anglais, a adapté ces idées nouvelles aux siennes.

« *All true classification is genealogical* » : telle est la conclusion à laquelle arrive Darwin en développant les conséquences du principe de descendance avec modification. S’il aura fallu un siècle pour que Willi Hennig (1913–1976) pose les bases de la cladistique à partir du raisonnement de Darwin, les dernières décennies voient la prolifération de phylogénies, grâce à l’apport des caractères moléculaires. Lamarck et Darwin s’étant intéressés tous deux aussi bien au végétal qu’à l’animal, nous avons choisi des exemples illustrant différents thèmes qui prennent leur sens à la lumière des phylogénies. Dubuisson et al., par leur étude de l’épiphytisme chez les fougères, parlent d’adaptation et de convergence. Vidal et Hedges bouleversent la classification des squamates (lézards, serpents et amphisbènes), avec comme corollaire de nouvelles hypothèses sur la biogéographie du groupe et sur l’origine évolutive des appareils venimeux. En guise de clin d’œil à Darwin qui s’était intéressé aux cirripèdes – des crustacés qui ne ressemblent guère aux crevettes –, Pleijel et al. racontent l’histoire de ces animaux de grande profondeur si bizarres qu’on en avait fait des embranchements, alors que ce sont des annélides très dérivés. Verneau et al. montrent comment l’étude de certains groupes de parasites ayant une forte affinité pour leurs hôtes, peut donner des informations pertinentes sur la biogéographie de ces derniers. Simon et al. décodent l’extraordinaire diversité du phytoplancton. Enfin pour conclure cette partie, Lopez et Baptiste proposent une approche particulièrement novatrice, en expliquant que l’arbre phylogénétique ne peut pas rendre compte de l’ensemble

Darwin long studied embryology. In his autobiography, he stressed that his theory states that animals of the same class have very similar embryos. He would have certainly been intellectually attracted by the recent encounter between genetics and embryology, known as Evo-Devo, which firmly places development and its associated genes in an evolutionary framework. Following this new tradition, Manuel lays down the bases for the study of symmetry in metazoans. Coolen et al. show how the detailed study of the development of an animal in a relevant phylogenetic situation can lead to insights into the mechanisms for the determination of axes. Last, Jabbour et al. illustrate, through the study of floral genes, that Evo-Devo is not the property of zoologists alone.

Darwin had no knowledge of genetics, and claims should cease that he could have had access to it through the paper published in 1866 by Gregor Mendel (1822–1884), which, in all likelihood, he read. But to be of interest to Darwin, a crucial element was missing, only found through the “rediscovery” of Mendel’s laws in 1900 by Erick von Tschermak (1871–1962), Carl Correns (1864–1933) and Hugo De Vries (1848–1935). It was De Vries who added mutation to the famous laws of Mendel. Very quickly, Darwinism joined forces with genetics, and the study of hereditary material came to be one of the major themes of 20th-century biology. Ever since, we have had access to massive sequencing of nucleic acids, the evolution of the genome of eukaryotic organisms has become a major focus of research. Whereas the genome was once seen as rigid and compact, we can now grasp its surprising plasticity, and the essential role played by transposons. Bonnivard and Higuët synthesize the concept of fluidity of the genome, which can evolve through duplications of the entire genome (see the article by Jaillon et al.) or through segmental duplications (see the article by Koszul and Fischer). Taking the example of rice, Panaud demonstrates the effect of domestication on the genome. Finally, Wajcman et al. trace the evolution of a multigenic family by detailing the evolution of globins.

Darwin was fascinated by the relations of organisms with their environments, and by the behavior of plants and animals ... including people. The modern term “durable interaction” denotes the dynamic relations between diverse organisms (such as host/parasite, host/symbiotic bacteria) that are at the source of the spatio-temporal evolution of the complex network thus formed at all levels (gene, organism, population, species). Such interspecies relations generate a variety of evolutionary processes that can give rise to often surprising adaptations. Merçot and Poinsoit analyse the complex relations

des événements évolutifs, en particulier des transferts horizontaux de matériel héréditaire.

Darwin s’est longuement intéressé à l’embryologie. Dans son autobiographie, il insiste sur le fait que sa théorie explique que des animaux de même classe présentent des embryons très ressemblants. Il aurait été certainement intellectuellement séduit par la rencontre récente de la génétique et de l’embryologie, connue sous le nom d’Evo-Devo, qui plonge le développement, et ses gènes associés, dans un cadre évolutif. Suivant cette nouvelle tradition, Manuel pose les bases de l’étude de la symétrie chez les métazoaires. Coolen et al. montrent comment l’étude approfondie du développement d’un animal à situation phylogénétique pertinente peut amener des éclairages sur les mécanismes de détermination des axes. Enfin, Jabbour et al. illustrent, par l’étude de gènes floraux, que l’Evo-Devo n’est pas l’apanage des zoologistes.

Darwin n’a pas connu la génétique. A ce propos, il faut arrêter de dire qu’il aurait pu y avoir accès, à partir du mémoire de Gregor Mendel (1822–1884), publié en 1866, et qu’il a vraisemblablement lu. De toute manière, pour intéresser Darwin, il manquait ce que l’on ne trouvera qu’en 1900, lors de la « redécouverte » des lois de Mendel par Erick von Tschermak (1871–1962), Carl Correns (1864–1933) et Hugo De Vries (1848–1935). En effet, ce dernier ajouta la mutation aux fameuses lois de Mendel. Très vite, le darwinisme rejoignit la génétique, et l’étude du matériel héréditaire fut l’un des thèmes majeurs de la biologie du 20<sup>ème</sup> siècle. Depuis que l’on a accès au séquençage massif des acides nucléiques, l’évolution du génome des organismes eucaryotes devient un axe fort de recherche. Alors qu’auparavant on imaginait un génome rigide et compact, on se rend compte de l’étonnante plasticité du génome, au sein duquel le rôle des transposons est essentiel. Bonnivard et Higuët synthétisent le concept de fluidité du génome. Celui-ci peut évoluer par duplications de génome entier (voir l’article de Jaillon et al.) ou par duplications segmentales (voir l’article de Koszul et Fischer). Avec l’exemple du riz, Panaud montre l’impact de la domestication sur le génome. Enfin, Wajcman et al. illustrent l’évolution d’une famille multigénique en détaillant celle des globines.

Darwin s’est passionné pour les relations des organismes avec leurs milieux, et pour le comportement des plantes, animaux et ... hommes. Le terme moderne d’« interaction durable » désigne les relations dynamiques mises en place entre divers organismes (comme hôte / parasite ; hôte / bactérie symbiotique) qui sont à la source de l’évolution spatio-temporelle du complexe ainsi formé, à tous les niveaux (gène,

between bacteria of the *Wolbachia* genus and such animals as arthropods and nematodes, with paradoxical consequences for the reproduction of the latter. Duperron et al. illustrate an adaptive process that, through a symbiotic interaction with chemotrophic bacteria, allows particular mussels to live in places without oxygen. Poirié et al., show how viruses can help the reproduction of parasitoid insects. Finally, a reciprocal action can exist between the evolution of a virus and that of a host population – cats, in the studied case (see the article by Pontier et al.).

Naturally, in a single issue we could not consider all aspects of modern evolutionary biology. Our main aim is to show how the pioneering ideas of Charles Darwin have been considerably enriched over time, as illustrations of Theodosius Dobzhansky's (1900–1975) famous adage: “*Nothing in biology makes sense except in the light of evolution.*”

organisme, population, espèce). De telles relations interspécifiques génèrent une variété de processus évolutifs qui peuvent être à l'origine d'adaptations souvent étonnantes. Merçot et Poinot font le point sur les relations complexes existant entre les bactéries du genre *Wolbachia* et des animaux comme des arthropodes et des nématodes, avec des conséquences paradoxales sur la reproduction de ces derniers. Duperron et al. illustrent un processus adaptatif qui, par une interaction symbiotique avec des bactéries chimiotrophes, permet à des moules particulières de vivre dans des endroits dépourvus d'oxygène. Avec Poirié et al., on comprend comment des virus peuvent aider à la reproduction d'insectes parasitoïdes. Enfin, il peut y avoir une action réciproque entre l'évolution d'un virus et celle d'une population d'hôtes, des chats en l'occurrence (voir l'article de Pontier et al.).

Naturellement, en un seul numéro, on ne pouvait aborder toutes les facettes de la biologie évolutive moderne. Notre principal but est de montrer que les idées pionnières de Charles Darwin se sont considérablement enrichies au cours du temps, comme des illustrations du fameux adage de Theodosius Dobzhansky (1900–1975) : « Rien n'a de sens en biologie, si ce n'est à la lumière de l'évolution. »

Hervé Le Guyader  
UMR 7138 (Systématique, adaptation, évolution),  
université Pierre-et-Marie-Curie,  
7, quai Saint-Bernard, 75005 Paris,  
France  
E-mail address: [herve.le\\_guyader@upmc.fr](mailto:herve.le_guyader@upmc.fr)

Claude Combes  
Centre de biologie et d'écologie tropicale et méditerranéenne,  
laboratoire de biologie animale, université de Perpignan,  
avenue de Villeneuve, 66860 Perpignan cedex,  
France  
E-mail address: [combes@univ-perp.fr](mailto:combes@univ-perp.fr)

Available online 29 November 2008