

L'évolution par fusion

Marc-André Selosse



Marc-André SELOSSE, professeur de biologie à l'Université Montpellier II, est chercheur au Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive (CEFE) du CNRS.

Fille du géant Typhon et de la femme serpent Echidna, Chimère est une créature mythologique qui associe une tête de lion, un corps de chèvre et une queue de serpent. Cette créature est assurément mythique: aucun être vivant ne saurait combiner plusieurs espèces. Et pourtant... Dans la nature, il arrive que des matériels génétiques différents fusionnent: issus d'espèces différentes, beaucoup d'organismes vivants sont des chimères.

Cette conception semble en désaccord avec la représentation que beaucoup de biologistes se font de l'origine des espèces, c'est-à-dire de la spéciation. Dans son ouvrage publié en 1859, Charles Darwin propose que les espèces apparaissent par divergence à partir d'un ancêtre commun; selon la théorie néodarwinienne de l'évolution, développée au XX^e siècle avec l'étude de la transmission des gènes dans les populations, cette divergence procède

ne sont pas nouveaux en eux-mêmes, mais c'est leur contribution à l'évolution que nous soulignerons ici, en nous appuyant notamment sur les résultats récents de l'étude des génomes. Ces dernières années, les généticiens ont par exemple découvert que la plupart des plantes à fleurs sont apparues à la suite de croisements entre espèces, preuve que l'hybridation est une source importante de diversité biologique. De même, on se rend compte aujourd'hui que les transferts de gènes entre espèces sont plus fréquents qu'on ne le croyait. Hybridation et transferts de gènes font apparaître des lignées et des espèces nouvelles.

Après avoir rapidement rappelé comment l'évolution par fusion a été découverte, nous examinerons ses trois principales modalités: la fusion par endosymbiose, l'hybridation et les transferts de gènes. Nous proposerons alors une

L'arbre de l'évolution porte des branches qui se ramifient au fil du temps. Mais pas seulement: par un mécanisme dit d'évolution par fusion, certaines branches fusionnent parfois avant de diverger à nouveau.

par accumulation de mutations génétiques. C'est pourquoi les livres de biologie présentent le plus souvent l'histoire du vivant sous forme d'arbres ramifiés, dits phylogénétiques, où des nœuds représentent des espèces ancestrales qui ont divergé en deux rameaux (voire davantage), portant chacun les espèces qui en sont issues.

Cette vision rend compte de nombreux cas de spéciation, mais elle omet le rôle de phénomènes qui impliquent la fusion de matériels génétiques provenant d'espèces différentes, à l'image des cours d'eau dont les bras fusionnent pour former un réseau fluvial (voir la figure 1).

Les mécanismes d'acquisition du matériel génétique d'une espèce par une autre

conception synthétique de l'origine des espèces en tenant compte de ces mécanismes d'évolution par fusion.

L'idée d'une évolution par fusion a été envisagée dès la fin du XIX^e siècle. En 1883, le botaniste allemand Andreas Schimper s'interroge sur les organites cellulaires des plantes contenant la chlorophylle, les plastes: « Peut-être une plante verte n'est-elle que l'union entre un organisme incolore et un microbe possédant des pigments chlorophylliens. » En 1905, le Russe Konstantin Mereschkowsky consacre un livre entier à la théorie de la « symbiogenèse », selon laquelle la fusion de deux organismes est le moteur de l'évolution. Faute de preuves, cette théorie tombe ensuite en désuétude.

Elle ne reviendra sur le devant de la scène qu'en 1970 avec la biologiste américaine Lynn Margulis. Dans *L'origine des cellules eucaryotes* – les eucaryotes sont les organismes dont l'ADN est contenu dans un noyau –, elle affirme que certaines parties des cellules eucaryotes sont en fait des bactéries. Celles-ci vivraient en symbiose dans les cellules, c'est-à-dire en entretenant une relation réciproquement

1. UN RÉSEAU FLUVIAL, tel celui du delta du fleuve Léna, en Sibérie, illustre la façon dont les espèces évoluent: certaines espèces divergent, puis convergent par des mécanismes d'évolution par fusion, avant de diverger à nouveau. L'évolution des espèces ne serait pas qu'une suite de divergences à partir d'un ancêtre commun, mais une succession de divergences émaillées de fusions.

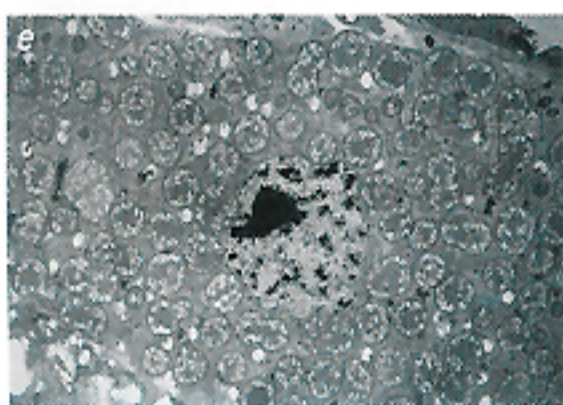
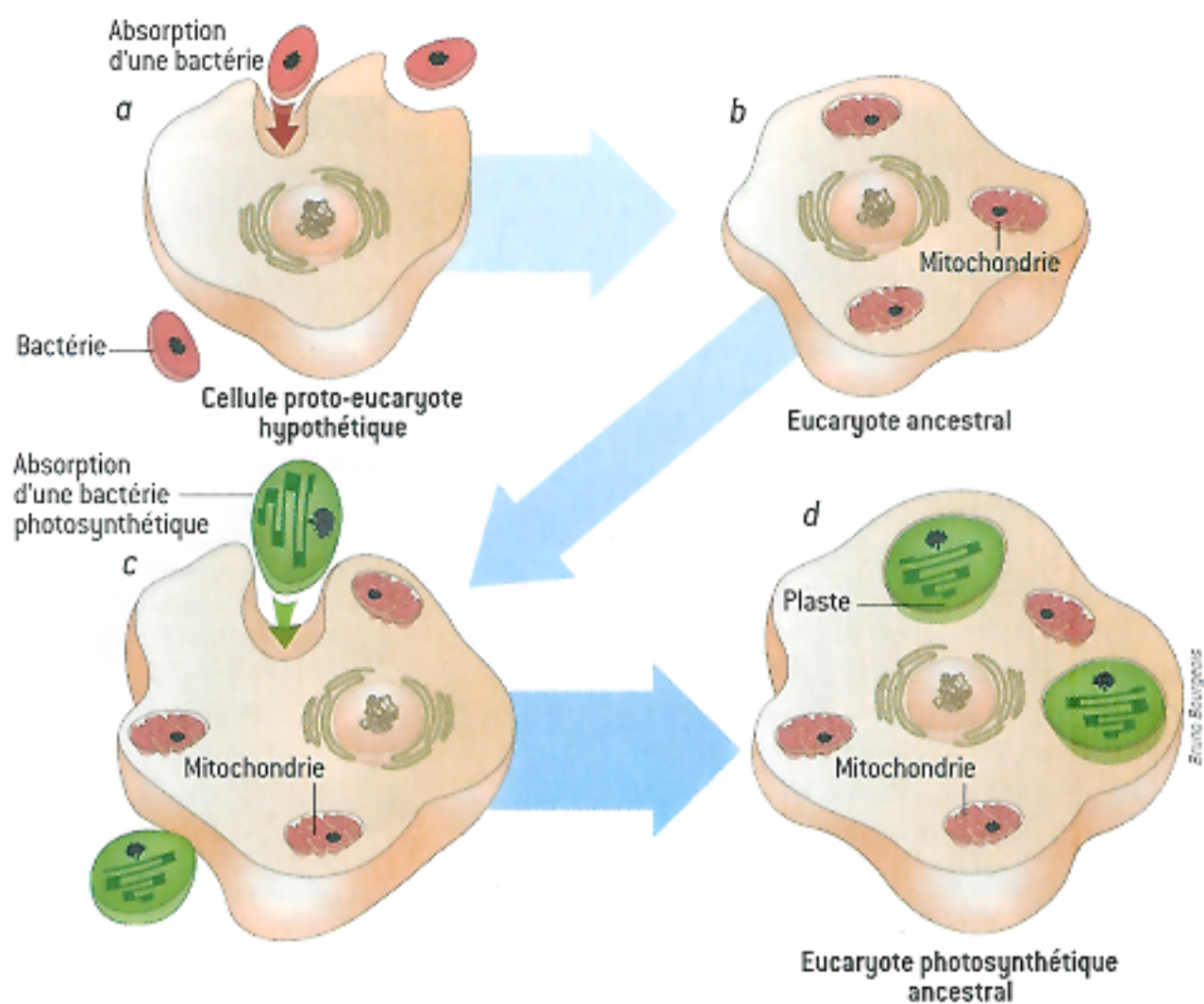
L'ESSENTIEL

✓ La théorie darwinienne classique illustre l'évolution des espèces par un arbre dont les branches ne se rejoignent jamais.

✓ Or des phénomènes de fusion évolutive se produisent dans le monde du vivant.

✓ Les fusions évolutives sont de trois types: l'endosymbiose, l'hybridation et le transfert de gènes.

✓ Plus qu'un arbre qui se ramifie, l'évolution s'apparente à un réseau complexe de lignées échangeant des gènes.



© Joshua White & Nancy Moran, Univ. d'Arizona

2. DES CELLULES EUCARYOTES

ont un jour absorbé des bactéries [a] qui ont formé des mitochondries, donnant l'ancêtre des eucaryotes actuels [b]. L'absorption de bactéries photosynthétiques [c] a produit l'ancêtre des végétaux actuels [d]. Les endosymbiotes jouent un rôle dans le métabolisme des cellules. Par exemple, des bactéries *Buchnera* [e, les petits cercles] nichées dans une cellule de puceron du pois fournissent à l'insecte des acides aminés.

bénéfique avec leur hôte; elles seraient transmises de génération en génération. Cette théorie relative à la symbiose intracellulaire, dite endosymbiotique, est aujourd'hui largement acceptée.

Elle explique par exemple l'origine des mitochondries, les organites qui fournissent l'énergie nécessaire à la vie en assurant la respiration cellulaire: les mitochondries sont des bactéries qui à un moment de l'évolution se sont intégrées dans une cellule et y ont non seulement survécu, mais ont établi des liens avec la cellule colonisée (voir la figure 2). Tous les organismes eucaryotes, des végétaux aux animaux en passant par les champignons et divers unicellulaires, contiennent des mitochondries. Le petit génome contenu dans ces organites est proche de celui de bactéries parasitant les cellules, par exemple *Rickettsia*, l'agent du typhus.

Ainsi, les mitochondries sont des bactéries endosymbiotiques qui sont devenues

des organites intracellulaires utilisant l'oxygène pour produire de l'énergie. Même dans des milieux dépourvus d'oxygène, divers eucaryotes qui ne respirent pas contiennent encore des mitochondries modifiées participant au métabolisme, c'est-à-dire produisant de l'énergie, ou assurant la synthèse de molécules indispensables aux cellules.

L'endosymbiose, une source de diversité

Les eucaryotes actuels descendent donc d'une chimère ancestrale formée d'une cellule hôte et d'une protomitochondrie, qui a ensuite évolué différemment selon les lignées. De même, l'analyse du génome des plastes qui assurent la photosynthèse dans les plantes et les algues, ceux-là même qu'avait étudiés Schimper il y a 150 ans, a

confirmé que les plastes résultent de symbioses qui se sont produites plusieurs fois dans l'évolution. Dans les plantes vertes ou les algues vertes et rouges, par exemple, ils dérivent de bactéries photosynthétiques du groupe des cyanobactéries.

Il existe beaucoup d'autres exemples d'endosymbioses plus récentes: les cellules de nombreux eucaryotes contiennent des bactéries, parfois de plusieurs espèces, qui sont transmises lors des divisions cellulaires. C'est le cas pour la majorité des protozoaires et des insectes (voir la figure 2). Comme les mitochondries, ces endosymbioses assurent souvent des fonctions importantes, qui ont été sélectionnées au cours de l'évolution.

Par exemple, l'équipe de Nancy Moran, de l'Université d'Arizona, a montré que des bactéries facilitent la colonisation de certaines niches écologiques par des insectes en leur apportant des éléments nutritifs indispensables. La cicadelle *Homalodisca coagulata* se nourrit de sève dépourvue d'une dizaine d'acides aminés essentiels aux insectes: elle contient deux bactéries, *Sulcia muelleri* qui synthétise huit de ces acides aminés, et *Baumannia cicadellinicola*, qui en produit deux autres. De même, la mouche tsé-tse (*Glossina palpalis*) survit grâce à la bactérie *Wigglesworthia glossinidia*, qui synthétise une vitamine B absente du sang dont elle se nourrit. Citons enfin les pucerons qui parasitent le trèfle et deviennent incapables de se nourrir de cette plante quand on élimine expérimentalement leurs bactéries endosymbiotiques.

Les bactéries endosymbiotiques des insectes ont des génomes très réduits. Elles ont perdu les gènes nécessaires à une vie autonome: seuls persistent donc les chimères issues de la fusion de la bactérie et de l'insecte. Ces fusions endosymbiotiques ont contribué à l'extraordinaire diversification des insectes, dans des niches écologiques très diverses.

Outre la fusion de génomes d'origines différentes par endosymbiose, un autre mécanisme de l'évolution par fusion est l'hybridation, qui croise deux espèces. Ce processus repose sur la fusion de cellules sexuelles et donc de matériels génétiques issus de deux espèces différentes. Contrairement à une idée reçue, elle n'est pas propre aux végétaux, mais elle est également à l'œuvre chez les micro-organismes et les animaux.

Dans le monde végétal, l'hybridation revêt deux formes: au sens strict, le des-

endant hérite d'un demi-géno­me de chaque espèce parentale; au sens large, il s'agit d'une allopolyploïdie, où le descendant cumule un géno­me complet de chaque parent, ce qui le dote au total d'un géno­me multiple (*poly*) d'origines différentes (*allo*).

De nouvelles espèces hybrides

L'exemple des séneçons, des petites marguerites jaunes, illustre la diversité des mécanismes évolutifs de l'hybridation (voir l'encadré ci-dessous). Le séneçon négligé (*Senecio squalidus*) est un hybride de deux espèces vivant dans des zones différentes de l'Etna, en Sicile. Les deux espèces parentales ont chacune deux lots de dix chromosomes, et le séneçon négligé comporte un lot de chaque. Introduit en

Grande-Bretagne, il y est entré en contact avec le séneçon commun (*Senecio vulgaris*), qui a deux lots de 20 chromosomes.

L'hybridation avec ce dernier paraissait *a priori* vouée à l'échec: un hybride simple qui comprendrait dix chromosomes d'un parent et 20 chromosomes de l'autre serait stérile. En effet, lors de la formation du pollen et des ovules, un processus de division cellulaire, la méiose, divise par deux le nombre de chromosomes dans les cellules sexuelles. Il commence par associer les chromosomes par paires, ce qui est impossible quand les espèces parentales n'ont pas le même nombre de chromosomes.

Pourtant, il existe en Grande-Bretagne un hybride particulier, *Senecio cambrensis*. Il est doté d'un double géno­me, soit deux lots de 30 chromosomes: deux lots de 10 chromosomes du séneçon

✓ BIBLIOGRAPHIE

P.S. Soltis et D.E. Soltis, The role of hybridization in plant speciation, *Ann. Rev. Plant Biol.*, vol. 60, pp. 561-588, 2009.

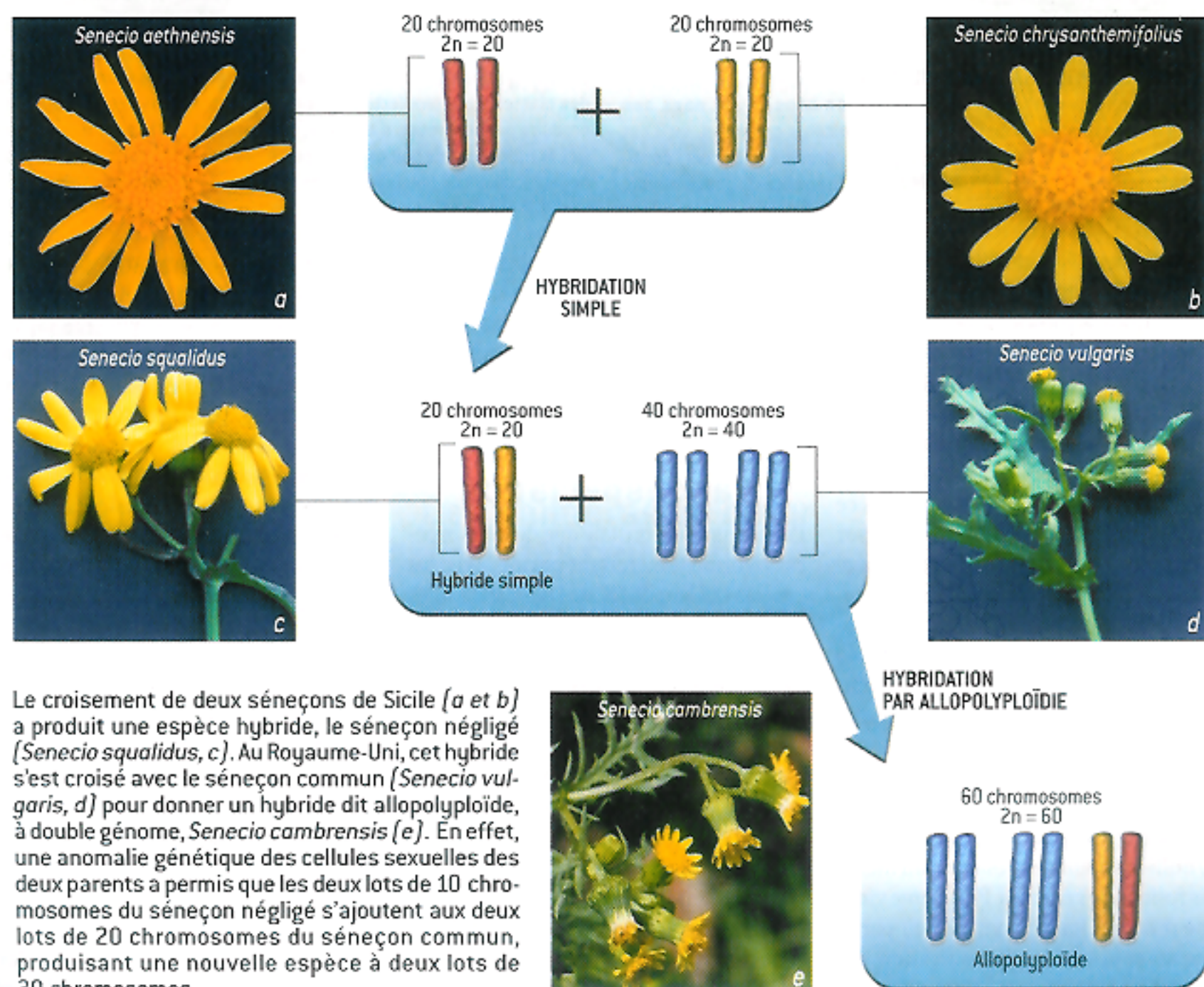
P.J. Keeling, Functional and ecological impacts of horizontal gene transfer in eukaryotes, *Curr. Opin. Genet. Dev.*, vol. 19, pp. 613-619, 2009.

P.-H. Gouyon [ss la dir.], Aux origines du sexe, Fayard, 2009.

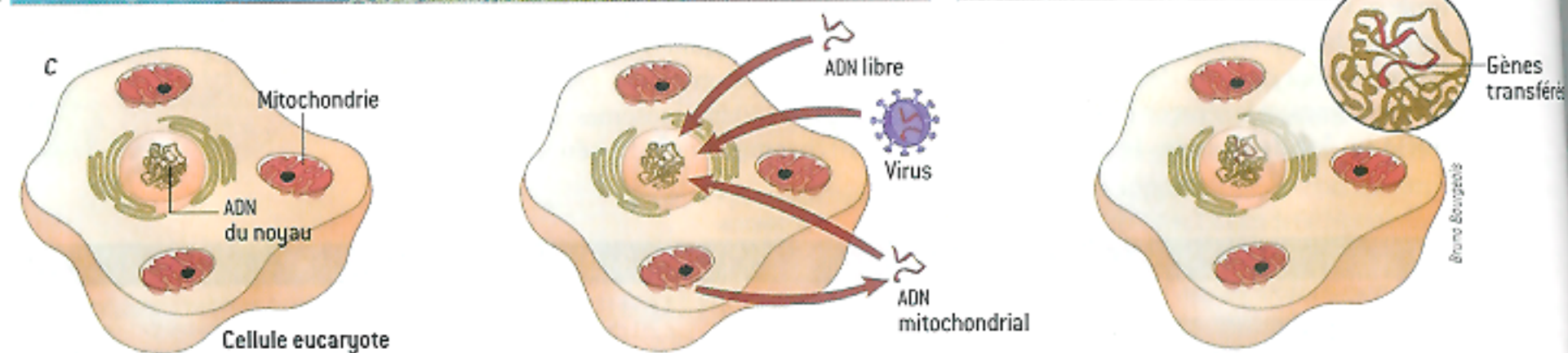
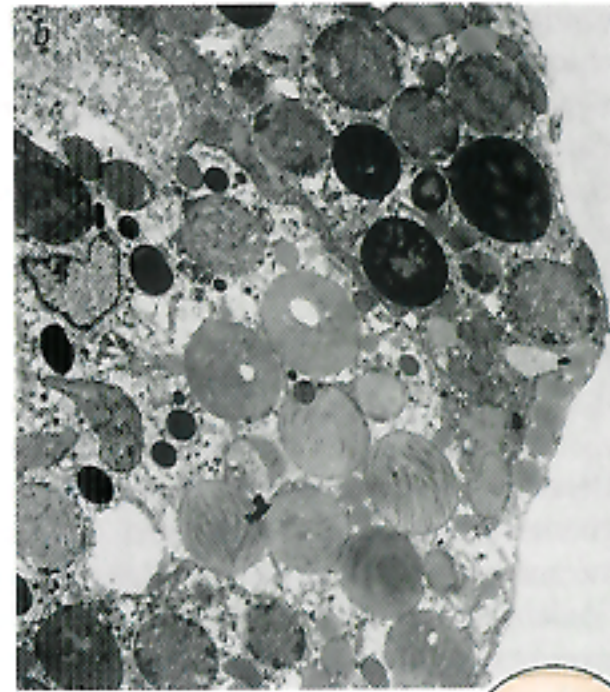
A.B. Simanson et al., Decoding the genomic tree of life, *PNAS*, vol. 102, Suppl.1, pp. 6608-6613, 2005.

M.-A. Selosse, La symbiose, Vuibert, 2000.

LA FUSION PAR HYBRIDATION



Le croisement de deux séneçons de Sicile (a et b) a produit une espèce hybride, le séneçon négligé (*Senecio squalidus*, c). Au Royaume-Uni, cet hybride s'est croisé avec le séneçon commun (*Senecio vulgaris*, d) pour donner un hybride dit allopolyploïde, à double géno­me, *Senecio cambrensis* (e). En effet, une anomalie génétique des cellules sexuelles des deux parents a permis que les deux lots de 10 chromosomes du séneçon négligé s'ajoutent aux deux lots de 20 chromosomes du séneçon commun, produisant une nouvelle espèce à deux lots de 30 chromosomes.



3. CE GASTÉROPODE SANS COUILLE, *Elysia clarki* (a), se convertit en végétal photosynthétique temporaire en conservant dans ses cellules les plastides issus de l'algue verte *Penicillus capitatus*, qu'il est ici en train de manger. Ces plastides piégés (b, grossis mille fois) contiennent à fonctionner pendant plusieurs mois au bénéfice du gastéropode,

car son génome a acquis des gènes de l'algue nécessaires à l'entretien des plastides. Les transferts de gènes chez les eucaryotes (c) peuvent se produire par absorption d'ADN libre, par transfert d'ADN issus des organites (ici, la mitochondrie) ou par l'ADN porté par un virus : dans tous les cas, le noyau acquiert de nouveaux gènes (en rouge sur l'agrandissement).

négligé et deux lots de 20 chromosomes du sénéçon commun. *Senecio cambrensis* est un allopolyploïde, à reproduction sexuée. Il est sans doute apparu par croisement entre un grain de pollen et un ovule de chaque espèce parentale, dont la méiose n'a pas eu lieu normalement.

C'est un exemple de fusion récente à l'échelle de l'évolution, et local. Mais ce type de mécanisme a un impact réel sur l'évolution à long terme. Le séquençage du génome de divers organismes eucaryotes a révélé que certaines parties se ressemblent. Elles seraient les vestiges de l'apport de lots de chromosomes semblables qui auraient ensuite évolué indépendamment.

Ainsi, l'étude des plantes à fleurs, ou angiospermes, montre que le génome de leur ancêtre commun, qui poussait il y a 150 millions d'années, résulte d'au moins trois fusions de génomes. Plus d'une vingtaine d'autres fusions ont eu lieu par la suite au cours de la diversification des lignées d'angiospermes. Cela explique les nombres parfois élevés de chromosomes

des plantes à fleurs (jusqu'à plusieurs centaines). Bien qu'on ne puisse le démontrer, ces observations laissent penser que les allopolyploïdes peuvent fonder des lignées durables.

Une évolution par désépéciation

Par ailleurs, on constate que de telles espèces hybrides se croisent parfois avec les espèces qui leur ont donné naissance. Elles peuvent alors fusionner en une unique espèce hybride. Le canard colvert (*Anas platyrhynchos*), introduit dans diverses régions de la planète, en est un exemple. Il s'est croisé avec des canards locaux : le canard à sourcils (*Anas superciliosa*) en Australie, le canard des îles Hawaï (*Anas wyvilliana*), le canard brun (*Anas fulvigula*) en Floride... Les hybrides qui en ont résulté se croisent aujourd'hui avec les espèces parentales locales, qu'elles menacent de supplanter. On parle alors de « désépéciation », puisque le processus peut entraîner à terme la disparition de deux

espèces parentales au profit d'une nouvelle espèce hybride.

S'ils forment rarement des espèces allopolyploïdes, on estime que dix pour cent des animaux peuvent s'hybrider avec une autre espèce (25 pour cent chez les plantes). L'hybridation et la désépéciation jouent aussi dans le monde bactérien, comme Samuel Sheppard, de l'Université d'Oxford, l'a mis en évidence entre *Campylobacter jejuni* et *Campylobacter coli*, deux bactéries intestinales issues d'un ancêtre commun datant d'environ 100 millions d'années. Diverses souches de la première ont acquis, à plusieurs reprises, de l'ADN issu de la seconde. Les circonstances de ces échanges restent inconnues, car *Campylobacter jejuni* vit dans le tube digestif du bétail, alors que *Campylobacter coli* vit dans celui d'oiseaux sauvages... Des changements récents dans les pratiques agricoles ont pu favoriser un rapprochement et la fusion des deux espèces.

Ces fusions par hybridation ne font intervenir que des espèces parentales voisines dans l'évolution. Mais une autre

forme d'évolution par fusion assemble des gènes d'origines très différentes: le transfert de gènes. On sait que des transferts de gènes se produisent dans les bactéries de trois façons différentes. Ou bien les gènes circulent d'une bactérie à l'autre par des ponts cellulaires: c'est la conjugaison. Ou bien un virus infecte la bactérie et y introduit des gènes: c'est la transduction. Enfin, il peut exister dans l'environnement, des fragments d'ADN libre qu'une bactérie peut acquérir: c'est la transformation. Souvent, les gènes transférés sont repérables car on les trouve dans des lignées éloignées, mais pas dans les lignées proches.

Transferts de gènes à double sens

Ainsi, si l'on compare les génomes du colibacille (*Escherichia coli*) et de la lignée voisine des *Salmonella*, avec laquelle il partage un ancêtre commun datant de 100 millions d'années, on constate que près de 750 gènes issus d'espèces plus éloignées ont été acquis par le colibacille, soit 18 pour cent de son génome actuel.

Les transferts peuvent se produire entre organismes très éloignés dans l'arbre évolutif. Les bactéries *Chlamydia*, parasites des animaux et des plantes, ont acquis des gènes d'eucaryotes permettant la synthèse des stéroïdes, des lipides tel le cholestérol, que les bactéries ne produisent normalement pas. Pour qu'un transfert de gènes se produise, il suffit que les partenaires coexistent dans un même milieu, quel que soit leur degré de parenté. Ainsi, les fusions par transfert de gènes sont fréquentes chez les bactéries.

On a récemment découvert, grâce au séquençage des génomes de plusieurs eucaryotes, que ces organismes subissent aussi de tels transferts de gènes. Ainsi, les vers nématodes parasites des plantes, tels *Meloidogyne hapla* et *Meloidogyne incognita*, ont acquis des gènes d'enzymes bactériennes détruisant la paroi végétale, ce qui leur permet d'attaquer les plantes. De même, le champignon *Pyrenophora tritici-repentis* est devenu un parasite du blé dans les années 1940: cette espèce, initialement bénigne, a alors reçu d'un autre champignon parasite du blé un gène codant une toxine affaiblissant l'hôte. À l'évidence, ces transferts de gènes sont au cœur de l'adaptation des organismes à leurs niches écologiques.

Plus surprenant encore, des gastéropodes marins, les Élysidés, absorbent des plastides d'algues et les intègrent pour quelque temps dans leurs propres cellules (voir la figure 3). Les plastides fonctionnent alors au bénéfice de l'animal, qui utilise les sucres formés. *Elysia chlorotica* consomme par exemple une algue annuelle éphémère, dont elle conserve les plastides pendant... dix mois. Or le plaste porte un génome si réduit que la plupart de ses protéines sont produites à partir des gènes du noyau de l'algue. Le noyau des Élysidés a acquis certains de ces gènes, comme ceux des protéines synthétisant la chlorophylle. Ces chimères sont les seuls animaux à fabriquer de la chlorophylle: elles se transforment en végétaux «transitoires» entre deux prises alimentaires.

Contrairement aux processus à l'œuvre chez les bactéries, les mécanismes des transferts de gènes chez les eucaryotes restent mal compris. Il s'agit vraisemblablement d'événements accidentels. L'incorporation d'ADN issu de la digestion d'aliments est sans doute fréquente chez les unicellulaires, telles les amibes, qui se nourrissent en digérant d'autres cellules. Les virus, quand ils changent d'espèce hôte, sont aussi de possibles vecteurs de gènes.

En revanche, les transferts sont peu fréquents chez les animaux, car les cellules sexuelles, seules à transmettre les gènes, sont à l'abri de l'environnement et ne reçoivent quasiment pas de gènes. Seuls certains virus sont capables de les atteindre, et d'y introduire leur génome: les rétrovirus aujourd'hui intégrés dans le génome humain représentent près de dix pour cent des gènes de l'homme.

Des chimères au cœur des cellules

Par ailleurs, on sait que de nombreux gènes issus de plastides et de mitochondries se sont intégrés dans le génome du noyau cellulaire des eucaryotes. Là, ils permettent non seulement la synthèse de protéines intervenant dans les plastides ou les mitochondries, mais aussi de protéines ayant de nouvelles fonctions dans la cellule.

Par exemple, 2000 des 25000 gènes de l'arabette des dames (*Arabidopsis thaliana*), une plante proche de la moutarde servant de modèle aux biologistes, seraient issus de ses plastides. Ainsi en est-il des gènes codant les phytochromes, protéines sensibles à la lumière qui régulent le développement de

Glossaire

✓ FUSION

Terme proposé pour réunir l'ensemble des mécanismes évolutifs qui regroupent dans une même lignée des gènes issus de lignées différentes: endosymbiose, hybridation et transfert de gènes.

✓ ENDOSYMBIOSE

Symbiose où l'un des partenaires vit dans les cellules de l'autre. Si elle peut être transmise à la génération suivante, c'est une fusion évolutive.

✓ HYBRIDATION

Résultat de la fécondation entre gamètes issus de lignées différentes. L'hybride formé peut être viable ou non. S'il est fertile, il peut constituer une espèce nouvelle.

✓ ALLOPOLYPLOÏDIE

Hybridation où l'organisme contient non pas un jeu de chromosomes de chaque parent, mais deux. Les organismes qui en sont issus constituent une espèce nouvelle, car ils ne se croisent plus avec l'espèce des parents.

✓ TRANSFERT DE GÈNE

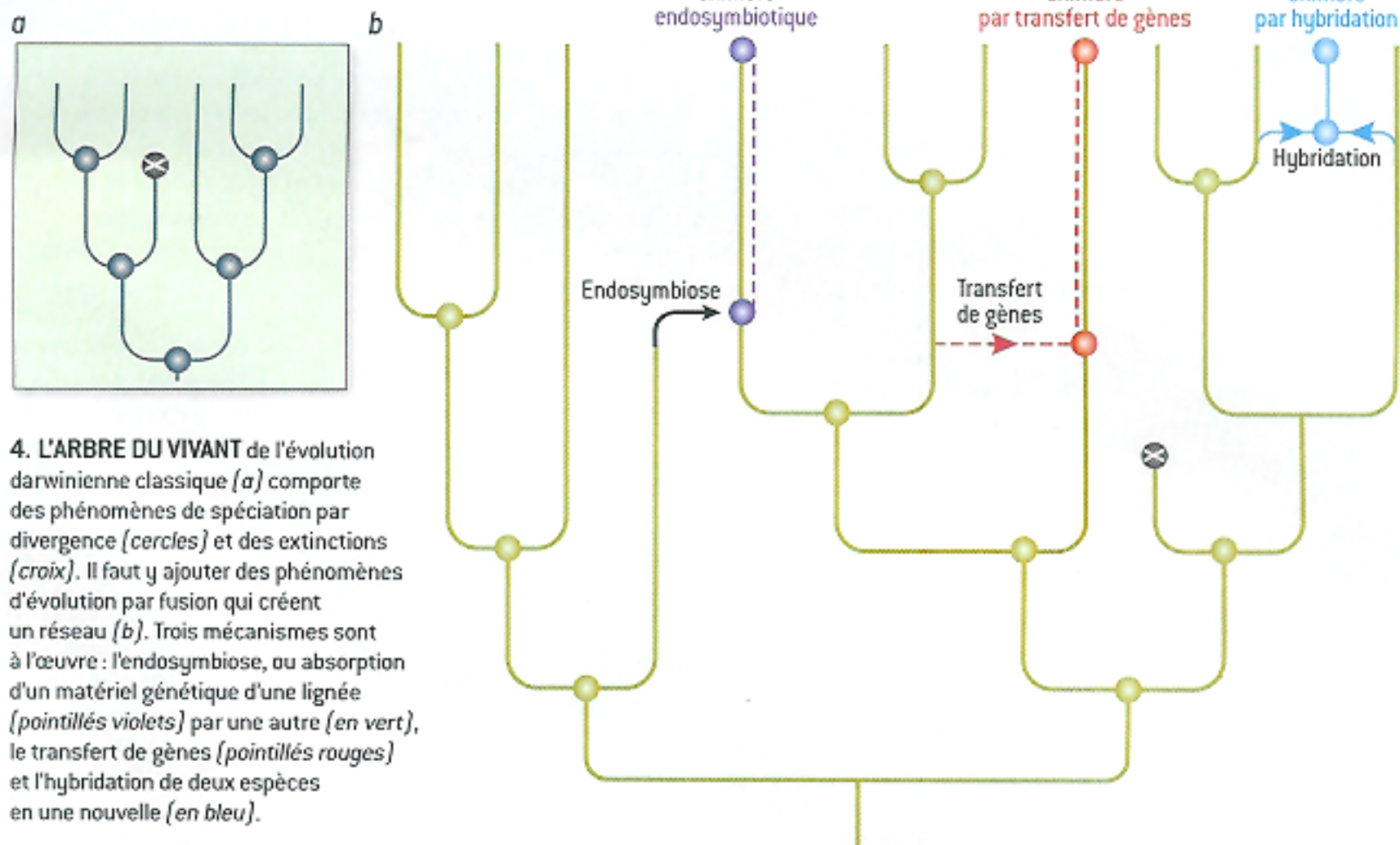
Passage d'un gène d'un organisme à un autre, d'espèce différente. Mécanisme fréquent chez les bactéries, il existe aussi chez les organismes plus complexes.

✓ SUR LE WEB

<http://sbe.umaine.edu/symbio/index.html>

<http://www.sb-roscoff.fr/ETSymbioses2008>

http://www.cefe.cnrs.fr/coev/MA_Selosse.htm



4. L'ARBRE DU VIVANT de l'évolution darwinienne classique (a) comporte des phénomènes de spéciation par divergence (cercles) et des extinctions (croix). Il faut y ajouter des phénomènes d'évolution par fusion qui créent un réseau (b). Trois mécanismes sont à l'œuvre : l'endosymbiose, ou absorption d'un matériel génétique d'une lignée (pointillés violets) par une autre (en vert), le transfert de gènes (pointillés rouges) et l'hybridation de deux espèces en une nouvelle (en bleu).

la plante et l'expression de divers gènes. C'est aussi le cas du gène codant les protéines nécessaires à la synthèse de la cellulose des plantes : ce polymère de la paroi cellulaire a été acquis à partir de la paroi des bactéries ancêtres des plastes.

Plusieurs équipes ont cherché à quantifier la fréquence des transferts d'ADN des organites (mitochondries et plastes) vers le noyau. Pour ce faire, on place un gène de résistance à un antibiotique dans l'ADN de l'organite : ce gène s'exprime seulement dans le noyau cellulaire, car la machinerie génétique de l'organite, un peu différente, ne peut le transcrire. Si toutefois des cellules de la descendance deviennent résistantes à l'antibiotique, c'est que ce gène a été transféré dans le noyau. Par conséquent, la fréquence d'apparition de cellules résistantes représente la fréquence du transfert.

Elle serait de l'ordre de une à dix par million à chaque génération ! Si l'on tient compte des effectifs des populations naturelles, l'ADN d'organites s'intègre fréquemment dans le noyau. De nombreux fragments sont vite perdus, mais d'autres peuvent remplir une fonction, si, par le biais de mutations, ils acquièrent la capacité de s'exprimer dans le noyau.

Ainsi, trois phénomènes de fusion contribuent à l'évolution des espèces,

voire à l'apparition de nouvelles espèces. Ces processus représentent autant de petits sauts évolutifs qui réunissent des gènes issus d'histoires évolutives indépendantes en une chimère. Ce phénomène, nommé saltationnisme, nuance l'approche continue de l'évolution soutenue par Darwin, pour qui l'évolution ne fait pas de sauts.

Quand la théorie de l'évolution évolue

Cette notion d'évolution par fusion fait donc évoluer le darwinisme, tant quant au mécanisme d'apparition des espèces, qu'en ce qui concerne le rythme de l'évolution. En outre, il réintroduit une forme d'hérédité des caractères acquis, car une bactérie ou des gènes acquis par l'un des mécanismes fusionnels persistent dans la descendance.

Plus qu'un arbre, le cours de l'évolution serait un réseau, dont les branches se séparent, puis refusionnent (voir la figure 4). Darwin avait puisé son inspiration dans les arbres généalogiques ; or, si on les regarde de près, ce sont aussi des réseaux. Chaque naissance unit deux lignées à travers leur descendance. Certains chercheurs tentent de dessiner les

anastomoses évolutives. Ainsi, Maria Rivera et James Lake, de l'Université de Californie, ont représenté les relations entre les grands groupes du vivant sous la forme de ce qu'ils ont nommé un anneau de la vie, où les premières cellules eucaryotes résultent de la fusion d'une bactérie et d'une archée (les archées forment avec les bactéries et les eucaryotes l'ensemble des organismes vivants).

En 1970, L. Margulis écrivait que le travail de Darwin était « anthropomorphique et d'un intérêt limité », critiquant ainsi l'absence de l'endosymbiose dans la vision darwinienne de l'évolution. Souvent, les approches néodarwiniennes prennent trop peu en compte l'importance des fusions. En réalité, évolution par fusion et évolution par divergence ne s'excluent pas : chacune est un mécanisme d'innovation biologique, créant une diversité sur laquelle agit la sélection naturelle. En ce sens, les arbres évolutifs « classiques » restent valables, mais ne reflètent qu'une partie de la réalité. La conception de l'évolution biologique vers laquelle nous pensons qu'il faudrait tendre enrichit le schéma classique de spéciation par les phénomènes de fusion évolutive. Loin de se figer en un dogme, la théorie néodarwinienne de l'évolution continue à évoluer... ■