

AVANT-PROPOS

La biologie à l'aune de la théorie de l'évolution

Louis ALLANO

La recherche scientifique est contingente et ses résultats réservent parfois bien des surprises. L'étude des êtres vivants dans leur milieu naturel ne fait pas exception et l'histoire qui vient est tout à fait stupéfiante. Une équipe d'écologistes dirigée par Eviatar Nevo, de l'université israélienne de Haïfa, a conçu en 1971 une expérience originale (Nevo *et al.* 1972). Ces scientifiques cherchaient à mettre en lumière le rôle de la compétition entre espèces proches dans la structuration des écosystèmes insulaires. Les données disponibles à l'époque concernaient essentiellement les oiseaux et étaient à l'origine d'un modèle explicatif qui prédisait que le nombre d'espèces présentes sur une île était fonction de la taille de cette île ainsi que de la distance qui la sépare du continent (Mc Arthur & Wilson 1967). Cependant, ce modèle semblait difficilement applicable aux lézards et cette situation avait conduit à mettre en place une première vague d'expérimentations tout le long de la côte yougoslave, qui se caractérise par un nombre très important d'îles de toutes tailles. Ces expériences préliminaires, menées à la fin des années 1950, ont été à l'origine de l'élaboration d'un protocole de transplantations croisées.

Cinq couples de lézards adultes appartenant à deux espèces différentes furent introduits à la fin de l'été 1971 sur des îlots dont ils étaient originellement absents... et c'est tout ! Les autorités yougoslaves de l'époque ont en effet interdit l'accès de ces îlots et la situation géopolitique particulièrement instable qui s'en est suivie n'a pas permis d'y accéder pendant longtemps. Mais lorsque des scientifiques ont à nouveau pu poser le pied sur ces îlots, ils ont fait une découverte extraordinaire. Sur l'un des deux îlots, l'espèce autochtone avait disparu et, surtout, les descendants de la population introduite montraient de profondes transformations biologiques et morphologiques (Vervust *et al.* 2007, Herel *et al.* 2008). De carnivores, ils étaient devenus herbivores ; leur tube digestif possédait des structures nouvelles et accueillait de nouveaux

symbiotes – des vers leur permettant une meilleure assimilation de leur nourriture végétale. Bref, la divergence était telle qu'un observateur ignorant le contexte aurait sans conteste classé les descendants des individus « transplantés » dans une espèce différente de celle des individus de la population d'origine. Il y a donc eu là « descendance avec modification » – pour reprendre l'expression de Darwin – c'est-à-dire évolution. Et une évolution rapide puisqu'observable à une échelle de temps humaine.

Cette observation en renforce d'autres, réalisées à d'autres échelles de temps et chez d'autres êtres vivants, par exemple chez les micro-organismes, du fait de temps de génération très brefs¹. La lutte permanente engagée par l'industrie pharmaceutique pour mettre au point de nouveaux antibiotiques est une autre preuve éclatante de l'existence de cette évolution². Les biologistes disposent donc aujourd'hui, et depuis longtemps, d'une quantité de faits d'observation attestant la réalité de l'évolution biologique. Mais en science, comme le faisait déjà remarquer Charles Otis Whitman en 1894 : « *Facts without theory is chaos, but theory without facts is fantasy* ». La théorie scientifique de l'évolution se construit à partir de l'ensemble des activités de collecte des données, de leur interprétation, de leur mise en perspective et de la recherche d'explications généralisables à l'ensemble de la biosphère actuelle et passée. Mais, en dehors du cercle professionnel (chercheurs et enseignants), la perception de la théorie de l'évolution repose souvent sur un malentendu. En effet, dans cette expression, le mot « théorie » n'est pas compris dans son acception scientifique mais, par une sorte de glissement, c'est l'évolution qui devient théorique au sens commun du terme, c'est-à-dire hypothétique. Or, comme on vient de le voir, l'évolution biologique n'est pas une hypothèse car on ne croit pas à l'évolution pas plus qu'on ne croit à la chute des corps : on l'observe.

C'est ainsi que, pour prendre un autre exemple du mot « théorie » dans les sciences naturelles, la théorie de la tectonique des plaques est le cadre théorique dans lequel s'inscrivent l'ensemble des travaux et des résultats actuels des géosciences. Or qui soutiendrait que les plaques terrestres et leurs déplacements ne sont qu'une hypothèse ?

Contrairement à ce que laisse penser le sens de ce terme dans le grand public, une théorie, en science, n'est pas une hypothèse non vérifiée, voire invérifiable, mais, au contraire, un ensemble cohérent d'observations, de faits, d'explications – partielles et/ou synthétiques –

1. Une bactérie se reproduit toutes les 20 minutes !

2. L'emploi de ces médicaments sélectionne des souches résistantes contre lesquelles de nouvelles molécules sont nécessaires qui sélectionnent à leur tour des variants résistants, etc.

se rapportant à ces faits. Une théorie a pour fonction de rendre intelligible le domaine auquel elle se rapporte et de promouvoir de nouvelles observations et expérimentations visant à améliorer la cohérence de l'ensemble. Le titre de l'article publié en 1973 par Theodosius Dobzhansky, l'un des pères fondateurs de la théorie synthétique de l'évolution, « Nothing in biology makes sense except in the light of evolution », résume parfaitement cette fonction.

Dans une autre branche des sciences de la nature, la physique, il y a une distinction assez claire entre des faits d'observation, d'une part – la chute des corps, le mouvement des astres, les changements d'état de la matière... – et, d'autre part, des théories développées pour rendre compte de ces observations – théories de la mécanique, théorie thermodynamique, etc. Pour la biologie du quotidien, la biologie « instantanée », la situation est similaire, même si la référence à une théorie n'apparaît pas clairement, ce qui est regrettable. En effet, c'est bien la *théorie cellulaire* qui donne son sens à l'observation de structures unitaires de constitution similaire, les cellules, au sein de tous les êtres vivants. De même, l'observation de « bâtonnets » dans les cellules eucaryotes³ en train de se diviser n'a aucun sens en dehors du cadre de la *théorie chromosomique de l'hérédité*.

Pour ce qui est des structures actuelles et passées de la biosphère, ainsi que des mécanismes qui en sont responsables, seule une *théorie de l'évolution* permet d'en rendre compte et de leur donner un sens.

On constate, à ce simple énoncé, que deux grands domaines vont se côtoyer : la description minutieuse des structures, associée à la recherche de parentés au sein du vivant, et l'élucidation des mécanismes évolutifs. Coexistent donc côte à côte une science des *patterns* et une science des *process* – pour utiliser leurs appellations anglo-saxonnes respectives, difficilement traduisibles – qui se renforcent l'une l'autre. La première⁴ dégage des scénarios que la seconde peut explorer et mettre à profit et, réciproquement, la seconde établit des garde-fous conceptuels.

Si l'activité de classification remonte à l'Antiquité et est attestée, par exemple, par la *Scala Naturae* d'Aristote, la première formulation d'une théorie du changement biologique ne remonte qu'au XIX^e siècle. En 1809, pour expliquer ce processus appelé alors *transformisme* – le mot

3. Les cellules eucaryotes possèdent une information génétique pour l'essentiel confinée dans un compartiment appelé « noyau ». La biosphère macroscopique est constituée de telles cellules. Chez les micro-organismes, se rencontrent également des cellules procaryotes chez lesquelles l'information génétique n'est pas isolée dans un compartiment particulier.

4. La taxinomie s'est progressivement débarrassée des arguments d'autorité dont elle était affublée et a maintenant rejoint le domaine scientifique dès lors que ses arguments sont devenus réfutables.

évolution étant réservé en biologie à ce qu'il advient de l'embryon au cours de son développement – Lamarck a proposé un certain nombre de mécanismes dont il avait argumenté la réalité. On sait aujourd'hui qu'ils ne sont pas opérationnels. C'est à Charles Darwin que l'on doit la formulation en 1859 d'une théorie encore utilisée aujourd'hui. Cette théorie a bien évidemment par la suite été amendée, renforcée, complétée, et est devenue aujourd'hui un véritable paradigme biologique⁵. En effet, si la validité d'une théorie scientifique se mesure à la résistance qu'elle présente aux diverses tentatives de réfutation dont elle est la cible, on peut sans crainte affirmer que la théorie de l'évolution est véritablement robuste et aucun biologiste ne peut aujourd'hui s'en passer.

La biologie française a pourtant longtemps cheminé à l'écart du darwinisme et même parfois de la démarche évolutionniste⁶. Pour Jean Rostand (1932), qui renvoie dos à dos Lamarck et Darwin, leur seule « gloire » est « d'avoir persuadé aux savants l'idée évolutionniste ». Mais on peut lire également sous sa plume cette assertion très surprenante : « Il semble bien que la nature vivante ne manifeste plus les phénomènes à quoi elle doit son développement et sa diversification. Tout porte à penser que la vie, en dépit des mutations, n'est plus évolutive ». En parallèle, le XX^e siècle a vu, en France, le développement d'une école néo-lamarckienne extrêmement influente qui a longtemps tenu les rênes de l'université et dont l'influence a pu se faire sentir dans d'anciens programmes de collège et de lycée. Le principal représentant de cette mouvance a exposé ses thèses dans un ouvrage (Grassé 1971) finalement assez peu convaincant qui se contente de commentaires critiques à l'égard des principaux concepts de la théorie darwinienne, sélection et adaptation⁷, sans qu'aucune alternative n'apparaisse clairement. Les historiens des sciences proposent diverses explications pour rendre compte de cette résistance au darwinisme – et à son avatar moderne qu'est la théorie synthétique de l'évolution – qui vont d'une sorte de patriotisme exacerbé aux conséquences d'un catholicisme influençant toutes les couches de la société (Blanc 1990). Sans doute aussi la notion de progrès, inhérente à la vision lamarckienne de l'évolution, est-elle plus acceptable pour beaucoup car elle permet de faire cohabiter deux approches différentes de l'évolution, l'une scientifique et l'autre métaphysique. Cette cohabitation

5. Voir sur ce point la somme monumentale rédigée par Stephen Jay Gould, éditée l'année de sa mort en 2002 et dont une traduction française a été publiée en 2006.

6. Pour l'anecdote, ce n'est qu'en 1878, après cinq échecs successifs, que Darwin fut élu en France à l'Académie des Sciences, en tant que correspondant étranger, dans la section de botanique !

7. Il s'est même illustré en contribuant à la diffusion d'un pastiche consacré à un ordre fictif de mammifères, les Rhinogrades. Si sur la forme le canular est assez amusant, sur le fond, il relève de la mystification volontaire.

devient plus difficile dès lors que l'on réalise, comme le précise l'un des contributeurs de la présente revue, que l'évolution n'est pas finaliste, même si on peut considérer que les individus sont en revanche finalisés pour la transmission de leurs gènes⁸ (Gouyon 2001).

Cette situation a perduré jusqu'aux années 1960 et c'est des biologistes moléculaires qu'est d'abord venu le sursaut. La publication quasi simultanée en 1970 de *deux ouvrages*, *La logique du vivant* par François Jacob et *Le hasard et la nécessité* par Jacques Monod, a sonné le réveil scientifique de notre discipline qui a ensuite gagné les naturalistes « traditionnels ». Ces deux ouvrages, qui sont sans conteste des textes forts, ont établi les bases d'un examen critique de la situation et d'un retour de la biologie française dans le giron de la théorie de l'évolution.

L'objectif du présent numéro de la revue *Atala* est de mettre à disposition d'un lectorat le plus large possible des contributions concernant différents domaines couverts par la théorie de l'évolution. Ces contributions sont réparties en trois ensembles qui permettent successivement d'aborder la structure et les implications de la théorie de l'évolution.

« Les piliers de la biologie évolutive » nous emmènent à la découverte des principes fondamentaux qui constituent le socle de la théorie. Alex Clamens nous présente ce qu'est la sélection naturelle et comment ce concept a lui-même évolué depuis qu'il a été établi voici plus de 150 ans par Charles Darwin. Il nous montre également que l'évolution ne se réduit pas à la seule sélection naturelle et qu'il existe plusieurs forces évolutives en interactions permanentes. D'une certaine manière, on peut considérer que Darwin est à la fois dépassé – puisque de nombreux ajouts ont été apportés à la théorie de l'évolution depuis 150 ans, – et indépassable – puisque le socle de cette théorie demeure inchangé. À l'occasion de cette présentation, on constatera qu'il est souvent fait référence au hasard. Celui-ci occupe une place centrale dans les processus évolutifs. Mais ce terme recouvre différentes significations qui méritent un rapide éclaircissement. Il faut en effet distinguer le hasard « absolu », relevant de mécanismes complètement aléatoires, du hasard « relatif », qui dépend de mécanismes fondamentalement déterministes mais tellement sensibles aux conditions initiales que cela rend toute prédiction impossible. La différence entre les deux catégories de hasard est cependant parfois impossible à établir. Ceci dit, quelle que soit sa forme, le hasard intervient à différents niveaux dans les mécanismes de l'évolution : dans l'apparition des innovations génétiques que sont les mutations,

8. Cette absence de finalité et ce contrôle – même partiel – de l'individu par ses gènes sont sans doute à l'origine de la réticence éprouvée par nombre de catholiques à l'égard du darwinisme (Euvé 2009).

c'est-à-dire des modifications transmissibles de la séquence des nucléotides constituant l'ADN – quelle que soit la taille de la modification ; dans l'expression de l'information génétique constituée par cette séquence, c'est-à-dire dans la construction et le fonctionnement des organismes⁹ ; dans les interactions qui s'établissent entre les produits d'expression de cette information et le milieu dans lequel ils se trouvent.

Marc-André Selosse nous montre ensuite une sorte de cas d'école illustrant la puissance de la théorie de l'évolution lorsqu'il nous décrit comment le concept d'entraide – *a priori* antagoniste de celui de lutte pour l'existence – a progressivement été considéré, après des décennies de confrontation, comme résultant lui-même d'un processus de sélection naturelle. On constate aujourd'hui que le mutualisme biologique façonne à plus d'un titre l'organisation et le fonctionnement du vivant. Pour ne prendre que l'exemple de notre propre organisme, la structure fine de ses cellules révèle une très ancienne association microbienne et le fonctionnement de son tube digestif repose sur une coopération entre des cellules de l'organisme et un nombre bien plus élevé de cellules bactériennes hébergées dans la lumière du tube. Cependant, cette coopération n'est pas le résultat d'une sorte d'entente cordiale mais repose au contraire, comme nous le verrons, sur des conflits stabilisés.

Depuis l'*Origine*, l'espèce occupe une place centrale dans les travaux et les réflexions des évolutionnistes. Ce concept, source de confrontations parfois vigoureuses au sein de la communauté scientifique, mérite donc d'être présenté avec soin. Myriam Harry nous expose avec précision la situation qui prévaut aujourd'hui. Elle nous montre la diversité des approches de ce concept en biologie évolutive – qui résulte souvent d'une diversité d'utilisation de l'objet espèce, entre écologistes et systématiciens, par exemple – et elle nous expose les différents mécanismes conduisant à la formation de nouvelles espèces. En effet, et c'est sans doute paradoxal, si tous les évolutionnistes ne s'accordent pas sur une unique définition de l'espèce, l'existence du processus de spéciation fait l'unanimité et ne souffre d'aucune discussion.

Puisque l'évolution est avant tout la conséquence d'un processus de reproduction différentielle, nous finirons cette section par un tour d'horizon des nombreuses questions que se posent les évolutionnistes à propos de cette caractéristique primordiale des êtres vivants qu'est la capacité à se reproduire. Lorsqu'on examine la reproduction, et en particulier la reproduction sexuée, on se rend compte du coût très élevé qu'elle représente pour les organismes. La fabrication de gamètes, dont l'immense majorité restera inutilisée, la recherche de partenaires, la nutrition des

9. Voir sur ce point le très stimulant *Ni Dieu ni gène* de Jean-Jacques Kupiec et Pierre Sonigo (2000).

descendants, etc., représentent une dépense énergétique phénoménale qui ne peut pas trouver de sens en dehors d'un cadre théorique explicatif. Tatiana Giraud et Pierre-Henry Gouyon nous présentent ce cadre théorique et nous montrent que certaines des questions soulevées sont encore sans réponse définitive (si tant est qu'une théorie scientifique puisse nous en fournir).

« L'évolution en action » nous permet de suivre le processus évolutif à travers quelques exemples précis. Nous avons ainsi l'occasion de voir comment on peut expliciter la mise en place de structures aussi compliquées que des organismes fonctionnels. La première contribution de cette section aborde la question à l'échelle intraspécifique. À travers l'exemple du paludisme et de ses relations à diverses maladies génétiques humaines, Pascal Rihet nous montre comment l'exposition chronique des populations à un agent pathogène sculpte le génome des individus en sélectionnant les plus résistants d'entre eux. On illustrera à cette occasion la notion de compromis adaptatif puisque des modifications génétiques *a priori* défavorables, car délétères, peuvent représenter dans certains contextes environnementaux un avantage puisqu'elles permettent une reproduction différentielle favorable.

Malika Ainouche nous expose ensuite une situation récente et très documentée de formation de nouvelles espèces au travers de l'exemple de ces graminées des vases salées que sont les spartines. En dehors du fait qu'il démontre une fois de plus la réalité du processus évolutif, le cas des spartines permet également de suivre en détail et presque en continu les modifications de tous ordres qui accompagnent le processus de spéciation. Le développement de techniques analytiques de plus en plus performantes permet en effet aujourd'hui une bonne lecture de l'organisation du génome¹⁰ et de son expression.

Au cours de leur vie, les êtres vivants sont en permanence confrontés à des représentants d'espèces différentes de la leur. Dans certains cas, le théâtre de cette confrontation se trouve à l'intérieur de l'organisme de l'un des acteurs de la confrontation. Éric Espinosa nous amène à la découverte des systèmes de défense qui permettent aux organismes pluricellulaires de résister à des micro-organismes pathogènes. L'approche évolutive est ici extrêmement féconde puisque, en plus de montrer la parenté des mécanismes à l'œuvre dans des groupes aussi biologiquement différents que les animaux et les plantes, elle nous permet surtout de comprendre

10. Il est par ailleurs intéressant de constater que dans le cas du génome humain, les programmes de séquençage systématique n'ont pas pour l'instant apporté les résultats escomptés en termes de retombées thérapeutiques... et financières. On peut le regretter au vu des sommes engagées dans ces programmes et rejoindre là les tenants d'une approche plus fonctionnelle. Cependant, il y a eu des retombées plus inattendues permettant de renforcer la théorie de l'évolution.

en quoi la lutte est inégale entre les organismes ayant des temps de génération très différents. L'approche évolutive permet aussi de donner du sens au fait que dans une telle situation, des mécanismes accélérant la production de diversité puissent être sélectionnés. C'est l'essence même du système immunitaire adaptatif qui, à l'aide des mêmes mécanismes moléculaires que ceux de la recombinaison associée à la reproduction sexuée, réalise une recombinaison « somatique » à l'origine de la diversité des anticorps.

Le dernier article de cette section aborde le problème à une tout autre échelle en exposant l'histoire de l'apparition d'un groupe zoologique. Ronan Allain nous présente les arguments qui enracent profondément les oiseaux au sein des dinosaures. Il nous montre comment l'approche phylogénétique permet de postuler un apparentement et comment le réexamen des structures morpho-anatomiques, à la lumière de cet apparentement, permet d'inférer des mécanismes responsables de la mise en place de ces structures. L'exemple des oiseaux permet d'illustrer la notion d'*exaptation* développée à la fin du siècle dernier (Gould & Vrba 1982) qui constitue un des apports conceptuels majeurs récents à la théorie de l'évolution.

Le dernier thème, « Biologie évolutive et société », permet, en deux contributions croisées, d'éclairer du point de vue du scientifique certaines des difficultés rencontrées par les enseignants de sciences lorsqu'ils abordent la théorie de l'évolution. Annie Mamecier et Benoît Urgelli nous donnent, chacun de leur côté, leur point de vue et les réflexions qu'ils ont tirées à propos d'un épisode fameux survenu au début de l'année 2007, considéré comme une offensive d'un certain créationnisme en direction du monde de l'éducation. L'originalité de leurs propos repose en particulier sur la diversité des solutions qu'ils préconisent.

Il y a différentes façons de considérer la controverse opposant évolutionnisme et créationnisme. Vouloir convaincre à tout prix n'est pas forcément le plus efficace. Il est sans doute plus judicieux de montrer que la théorie de l'évolution est avant tout une théorie scientifique et qu'elle n'est même que cela. Que ses résultats aient des conséquences en dehors du champ scientifique est une propriété partagée par l'ensemble des théories scientifiques. Or, la science n'est pas la seule voie d'accès à la connaissance : la philosophie, la religion, l'art sont également des moyens d'acquérir un certain savoir. Il arrive donc parfois que le savoir scientifique soit en contradiction avec l'une ou l'autre de ces voies alternatives. Se pose alors un problème de préséance. L'héliocentrisme copernicien a ainsi rencontré de grandes difficultés lorsqu'il s'est agi de savoir qui de la science ou de la religion avait raison quant aux mouvements

relatifs de la Terre et du Soleil. Copernic, Galilée, Newton et quelques autres ont construit progressivement une explication matérielle des mouvements célestes. La force de cette approche, scientifique, est qu'elle permet d'expliquer la totalité des mouvements à l'aide d'un mécanisme unique qui trouve son origine dans les seules propriétés de la matière. Il s'agit là d'une des manifestations du matérialisme méthodologique qui caractérise l'activité scientifique. La théorie de l'évolution, en respectant strictement ce cadre méthodologique, trouve sa place aujourd'hui parmi les théories scientifiques majeures, celles qui nous donnent une compréhension du monde naturel. Elle permet également de réfléchir à l'histoire de notre propre espèce, à l'aide des outils de la science et non plus uniquement sous l'angle mythologique ou métaphysique (Diamond 2000, Coppens & Picq 2002). On s'aperçoit alors que les mêmes mécanismes sont à l'œuvre dans toute la biosphère et que l'homme est « un singe comme un autre » (Ferrière 2011).

Ce numéro 15 de la revue *Atala. Cultures et sciences humaines* présente une originalité certaine par rapport à ses prédécesseurs ; il a en effet été rédigé exclusivement par des scientifiques, chercheurs et/ou enseignants. Ce choix délibéré de faire appel à des praticiens reconnus de la théorie de l'évolution pour mettre à la disposition d'un vaste lectorat une présentation rigoureuse de certains aspects de cette théorie devrait permettre de clarifier le discours et de limiter certains malentendus. Quelques-unes des résistances auxquelles les deux derniers articles font référence trouvent en effet leur origine dans cette sorte de confusion intellectuelle entretenue dans l'esprit du grand public par le fait que certains des intervenants médiatiques qui prennent la parole publiquement à propos du darwinisme ne sont pas des scientifiques, ou bien, quand ils le sont, s'expriment en dehors de leur champ d'expertise.

Pour clore ce propos liminaire, je souhaite remercier les auteurs des différents articles, qui ont accepté avec simplicité et compétence de participer à ce projet. Je remercie également le comité de rédaction de la revue *Atala* qui m'a confié le soin de diriger ce numéro, me donnant ainsi l'occasion de rassembler, à destination d'un public sans doute plus diversifié qu'à l'accoutumée, ces contributions, certes non exhaustives, mais permettant de présenter la biologie évolutive telle qu'elle se pratique aujourd'hui.

Bibliographie

- BLANC M. (1990). *Les héritiers de Darwin. L'évolution en mutation*. Seuil, Paris.
- COPPENS Y. & PICQ P. (éd.) (2002). *Aux origines de l'humanité. De l'apparition de la vie à l'homme moderne*. Fayard, Paris.
- DARWIN C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Murray, London.
- DIAMOND J. (2000). *Le troisième chimpanzé*. Gallimard, Paris.
- DOBZHANSKY T. (1973). Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *The American Biology Teacher* **35**, 125-129.
- ÉUVÉ F. (2009). *Darwin et le christianisme, vrais et faux débats*. Buchet Chastel, Paris.
- FERRIÈRE H. (2011). *L'homme, un singe comme un autre. Éléments d'histoire et d'épistémologie pour enseigner l'évolution*. Vuibert, Paris.
- GOULD S.J. (2006). *La structure de la théorie de l'évolution*. Gallimard, NRF essais, Paris.
- GOULD S.J. & VRBA S. (1982). Exaptation – a missing term in the science of form. *Paleobiology* **8**, 4-15.
- GOUYON P.-H. (2001). *Les harmonies de la nature à l'épreuve de la biologie. Évolution et biodiversité*. INRA, Paris.
- GRASSÉ P.-P. (1973). *L'évolution du vivant, matériaux pour une nouvelle théorie transformiste*. Albin Michel, Paris.
- HERREL A., HUYGHE K., VANHOODYDONCK B., BACKELJAU T., BREUGELMANS K., GRBAC I., VAN DAMME R. & IRSCHICK D.J. (2008). Rapid large-scale evolutionary divergence in morphology and performance associated with exploitation of a different dietary resource. *PNAS* **105**, 4792-4795.
- JACOB F. (1970). *La logique du vivant. Une histoire de l'hérédité*. Gallimard, Paris.
- KUPIEC J.-J. & SONIGO P. (2000). *Ni Dieu ni gène. Pour une autre théorie de l'hérédité*. Seuil, Paris.
- LAMARCK J.-B. (1809). *Philosophie zoologique ou exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux*. Dentu, Paris.
- MCARTHUR R.H. & WILSON E.O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton N.J.
- MONOD J. (1970). *Le hasard et la nécessité. Essai sur la philosophie naturelle de la biologie moderne*. Seuil, Paris.
- NEVO E. *et al.* (1972). Competitive exclusion between insular *Lacerta* species (Sauria, Lacertidae). *Oecologia* **10**, 183-190.
- ROSTAND J. (1932). *L'Évolution des espèces. Histoire des idées transformistes*. Hachette, Paris.
- VERVUST B., GRBAC I. & VAN DAMME R. (1997). Differences in morphology, performance and behaviour between recently diverged populations of *Podarcis sicula* mirror differences in predation pressure. *Oikos* **116**, 1343-1352.