

*JEAN DEUTSCH*

# LE GÈNE

Un concept en évolution

PRÉFACE DE JEAN GAYON

*ÉDITIONS DU SEUIL*  
*25, bd Romain-Rolland, Paris xiv<sup>e</sup>*

## Préface

L'ouvrage profond que Jean Deutsch nous offre sous le titre *Le Gène, un concept en évolution* me fait irrésistiblement penser à deux grands biologistes du xx<sup>e</sup> siècle, François Jacob et Stephen Jay Gould, qui l'un et l'autre ont accordé une place de première importance à l'histoire des idées. Comme eux, Jean Deutsch ne voit pas l'histoire des sciences comme une occupation scientifiquement oisive, qui ne mériterait d'être pratiquée que pour des raisons extrinsèques à l'activité scientifique proprement dite.

Il existe en fait six manières classiques de justifier l'histoire des sciences, chacune ayant été abondamment revendiquée et commentée par les plus grandes plumes au cours du xx<sup>e</sup> siècle<sup>1</sup>. On a ainsi soutenu que l'histoire des sciences est essentielle à la philosophie des sciences, dont elle formerait la base empirique. On a aussi justifié l'histoire des sciences par son intérêt didactique (une manière efficace d'enseigner les sciences – c'était le point de vue de Pierre Duhem). Plus récemment, on l'a mise en avant comme une pratique susceptible de réconcilier les deux cultures (culture scientifique, culture littéraire). Après la Seconde Guerre mondiale, on a par ailleurs mis en avant son rôle politique important, soit pour convaincre le public de l'utilité de la recherche scientifique, soit au contraire pour le rendre vigilant quant aux utilisations pratiques et idéologiques qui peuvent en être faites. Une cinquième justification, sans doute la plus ancienne, consiste à dire que l'histoire des sciences est utile à l'activité scientifique elle-même, soit en ouvrant des voies nouvelles de découverte, soit en rendant les savants plus critiques quant à leur activité de connaissance (c'était par exemple la position d'Ernst Mach, déjà cité). La sixième et dernière manière de justifier

1. Voir sur ce sujet les intéressantes remarques de Helge Kragh (1987), *An Introduction to the Historiography of Science*, Cambridge, Cambridge University Press, chap. III, «Objectives and Justification», p. 32-50.

l'histoire des sciences consiste à dire que la connaissance du passé de la science est intrinsèquement intéressante ; en effet, même si l'on ne pouvait lui trouver aucune utilité externe, la connaissance du passé de la science, c'est-à-dire de ce qui est devenu au fil du temps l'une des plus importantes dimensions des civilisations modernes, est tout simplement fascinante. Au regard de ces six justifications communes (et très différentes) de l'histoire des sciences, il me semble que Jean Deutsch les assumerait bien toutes, ou du moins les a assumées à telle ou telle étape de sa carrière. Nul biologiste français autant que lui n'a été aussi sensible à l'utilité didactique de l'histoire des sciences, et sans doute aussi des considérations politiques ont-elles joué leur rôle dans son intérêt croissant pour l'histoire des sciences.

Néanmoins, c'est la cinquième justification mentionnée plus haut, celle qui souligne l'utilité de l'histoire des sciences pour la connaissance scientifique elle-même, qui me semble être la motivation principale du présent livre. Cette justification est souvent tournée en dérision par les historiens des sciences professionnels, qui à mon avis ont tort. Comme François Jacob et Stephen Jay Gould, deux cas exemplaires, Jean Deutsch est convaincu que l'histoire de la science est d'une importance capitale pour la science même. Pourquoi ? Parce que retracer l'histoire des idées nous permet de comprendre que les idées scientifiques ne sont pas des vérités éternelles et de mieux saisir les enjeux des crises incessantes qu'elles connaissent. À suivre Jean Deutsch dans sa reconstruction précise de l'histoire du concept de gène, on est tenté de lui appliquer ce propos du physicien Ernst Mach, dans *La Mécanique* : « L'étude historique du développement d'une science est indispensable si l'on ne veut pas que l'ensemble des principes qu'elle a réunis ne dégénère peu à peu en un système de choses acquises que l'on ne comprend qu'à moitié, ou même entièrement en un système de purs *préjugés*. Non seulement cette recherche historique fait mieux comprendre l'état actuel de la science mais, en montrant qu'il est en partie *conventionnel* et *accidentel*, elle fait aussi ressortir des possibilités nouvelles. »<sup>1</sup>

Que l'on ne se méprenne pas sur mon propos. Jean Deutsch est un exceptionnel pédagogue qui a publié plusieurs ouvrages majeurs

1. E. Mach (1987), *La Mécanique. Exposé historique et critique de son développement*, Paris, éditions Jacques Gabay, p. 249.

consacrés à la génétique. C'est aussi un admirable conteur, capable de faire aimer la science à un large public, et récompensé pour cela du plus prestigieux prix français de vulgarisation<sup>1</sup>. Toutefois dans ce livre sur le concept de gène, son histoire et son état présent, il s'agit avant tout de mettre l'histoire au service d'une distanciation critique, indispensable au généticien d'aujourd'hui comme elle l'a été aux mécaniciens tant de fois dans l'histoire de leur discipline. C'est le Jean Deutsch généticien qui jette aujourd'hui un coup d'œil rétrospectif sur la science qu'il a pratiquée toute une carrière durant.

Le livre irradie d'une lumière singulière, qui déconcertera sans doute plus d'un lecteur, le généticien de profession comme l'historien, l'épistémologue comme le profane. Jean Deutsch s'adresse en effet à chacun de ces publics, si tant est qu'il y ait sens à les distinguer. Au généticien, il enjoint de se distancier d'un lieu commun qui fait florès aujourd'hui, consistant à dire que le concept de gène est obsolète – une assertion hâtive et théoriquement inconséquente selon Deutsch. À l'historien des sciences, il montre avec une extraordinaire virtuosité pourquoi il vaut encore la peine de pratiquer une histoire conceptuelle à grande échelle, une histoire qui plonge jusqu'au cœur des connaissances et des débats scientifiques du présent. Au profane – et nous sommes tous des profanes face à l'ampleur des connaissances historiques et scientifiques embrassées dans cet ouvrage –, il offre une occasion exceptionnelle de comprendre des questions particulièrement difficiles. Mais le profane devra accepter de faire effort, car le livre est d'une exceptionnelle concision et rigueur : il faut accepter de lire et relire les phrases. L'épistémologue sera peut-être un peu étonné de voir le savant ignorer les débats subtils des philosophes des sciences sur le statut du concept de gène, sur sa définition, et sur le déterminisme génétique. Mais il ne pourra qu'être intrigué et séduit par le soin avec lequel l'auteur conduit progressivement son récit historique vers des prises de position théoriques audacieuses. En fait, quel que soit le point de vue, le lecteur comprendra vite que ce livre est d'abord celui d'un savant, qui veut faire le point sur les fondements de sa propre science.

1. J. Deutsch (2007), *Le Ver qui prenait l'escargot comme taxi, et autres histoires naturelles*, Paris, Seuil (prix Jean Rostand).

Que trouve-t-on donc dans ce livre peu commun ? On trouve d'abord un ensemble de mises au point sur une longue série d'épisodes qui ont fait l'histoire de la génétique. L'historien de ces questions reconnaîtra souvent des faits qui lui sont familiers. Mais il sera surtout sensible aux balises que l'auteur met en place, comme pour préparer les thèses théoriques qui émergent au fur et à mesure qu'on s'approche de l'époque contemporaine. On remarquera tout particulièrement l'insistance avec laquelle Jean Deutsch situe l'apport capital de Mendel dans la distinction qu'il a faite entre *facteur* (ou *élément*, ce qu'on appellera plus tard le « gène ») et *caractère*. Comme il le note lui-même, cette distinction n'est pas évidente aux yeux de nombreux historiens, mais elle est bien présente selon l'auteur, qui traque les indices de sa non-compréhension par de nombreux généticiens du début du xx<sup>e</sup> siècle, et montre son importance croissante à mesure que la génétique s'est développée.

Les historiens de la génétique devront tout particulièrement méditer les nombreux développements – sans concession – sur les effets *cis-cis* et *cis-trans*<sup>1</sup>, qui ont joué un rôle si important dans l'émergence de la conception moléculaire du gène, et qui ont finalement sapé la conception du gène comme séquence codante. La troisième partie du livre (« Le gène chromosomique »), en partie consacrée à cette question, porte la marque d'un généticien de profession, qui sait à quel point cette question est difficile et peu intuitive. Je ne veux pas ici en dire plus, quitte à paraître obscur. Qu'il me suffise de dire que cette question, qui fut notoirement l'une des plus difficiles à résoudre dans l'histoire de la génétique et qui demeure l'une des plus délicates dans l'enseignement de cette discipline, est ici traitée de manière magistrale et, surtout, de telle sorte que sa signification théorique apparaisse pleinement.

Mais c'est sans doute la méditation de Jean Deutsch sur le modèle de l'opéron lactose de François Jacob et Jacques Monod qui constitue le tournant le plus important du livre. Qu'il me soit permis ici de

1. Ces termes se réfèrent à des interactions entre gènes (ou éléments de gènes). Les effets *cis-trans* mettent en jeu des éléments sur l'un et l'autre chromosome d'une paire ; les effets *cis-cis* concernent des interactions entre des éléments situés sur le même chromosome. Par exemple, une séquence régulatrice adjacente à un gène (ou un groupe de gènes) et contrôlant son expression décrit un effet *cis-cis*. Cet exemple ne paraît simple que parce que nous savons aujourd'hui ce qu'est une « séquence régulatrice ».

rapporter un souvenir personnel. En 1984, lors d'un séjour à Boston, j'ai eu la chance de rencontrer longuement Ernst Mayr, qui a joué un rôle si important dans le développement de la théorie synthétique de l'évolution. À un moment de nos échanges, d'ailleurs sans rapport avec le sujet pour lequel je venais l'interroger, Ernst Mayr m'a dit ceci : « Vous avez en France le plus grand biologiste du  $xx^e$  siècle : François Jacob. Je dois dire que j'ai été décontenancé par cette déclaration, en un temps où mes intérêts intellectuels portaient désespérément mon regard au-delà de la Manche et de l'Atlantique, et où sans doute je n'étais pas conscient des implications du modèle de l'opéron lactose pour la théorie biologique en général. Jean Deutsch expose lumineusement en quoi cette découverte, qu'il qualifie explicitement de « révolution », a été si importante. Avant Jacob et Monod, explique-t-il, la génétique était tout entière concentrée sur des « facteurs », les gènes, considérés de manière isolée. Certes, on savait qu'aucun gène n'est par lui-même la condition nécessaire et suffisante d'un caractère phénotypique ; mais les effets d'interaction étaient considérés comme agissant en aval des gènes, dans les chaînes métaboliques le plus souvent complexes qui mènent du génotype au phénotype. On savait aussi que parfois la position relative des gènes affectait leur expression (effet de position). Mais la nature intime de cet effet de position était totalement énigmatique. Le modèle de l'opéron lactose a pour la première fois offert un modèle dans lequel les gènes n'étaient plus des atomes héréditaires produisant chacun son effet de son côté, mais des ensembles coordonnés de telle manière que leur expression même était génétiquement déterminée. Jean Deutsch souligne un aspect capital de cette « révolution dans la pensée » : « Comme Jacob l'a souligné, la génétique pensait jusqu'alors en une seule dimension : les cartes génétiques correspondaient à la structure linéaire des chromosomes, l'arrangement linéaire des nucléotides correspondait à la structure des protéines. Avec le modèle de l'opéron, la pensée génétique prend une autre dimension : une boucle est formée par l'interaction du répresseur avec la séquence de l'opérateur. »

Dans un article commémoratif récent, François Jacob a lui-même commenté la découverte qu'il a faite avec Jacques Monod en ces termes : « Monod et moi-même avons baptisé l'ensemble gène structural-gène régulateur du nom d'opéron (du verbe “opérer”). Nous avons vite compris que le système opéron-répresseur pouvait être combiné *ad*

*infinitum* pour produire des circuits de complexité croissante, propres à s'adapter aux demandes de la cellule. Nous avons ainsi découvert un "mécanisme fondamental appartenant à tous les êtres vivants depuis leurs commencements, et qui devrait persister aussi longtemps qu'ils existeront".»

Je ne cite de François Jacob cette déclaration<sup>1</sup> que pour appuyer l'analyse de Jean Deutsch. Les découvreurs de l'opéron lactose ont bien eu le sentiment de faire une découverte qui allait bien au-delà du système particulier dont ils avaient découvert l'existence chez la bactérie *Escherichia coli*, une découverte qui avait une portée théorique potentielle immense pour la génétique et la biologie en général. Jean Deutsch attire l'attention sur l'ouverture que cette découverte a ménagée à la génétique. Avec le concept d'opéron, on pouvait enfin concevoir comment la génétique pouvait contribuer à la compréhension du développement et de la manière dont l'environnement interagit avec le matériau héréditairement transmis.

Ce qui importe le plus à Jean Deutsch, c'est la distinction entre gènes de structure et gènes régulateurs que Monod et Jacob ont introduite. Selon Jean Deutsch, cette distinction a signifié la mort du concept moléculaire de gène (le gène en tant que séquence codante) au moment même où triomphait la biologie moléculaire. L'auteur montre en détail comment de nombreuses découvertes des années 1970 à 2010 ont progressivement dissous la conception univoque du gène comme séquence ADN codant la chaîne polypeptidique d'une protéine. Au cours des quarante dernières années, l'importance numérique et le rôle des séquences non codantes n'ont cessé de s'amplifier, au point qu'on peut sourire aujourd'hui des définitions autoritaires du gène qui ont servi de base à l'estimation du nombre de «gènes» contenus dans l'ADN de l'homme (ou de tout autre organisme).

Au terme de son analyse, Jean Deutsch propose de généraliser la distinction faite par Monod et Jacob, en s'appuyant sur l'état actuel des connaissances contemporaines. Il avance l'idée qu'il y a deux sortes de gènes, les gènes «de construction et d'action» (ceux qui ont un effet

1. François Jacob, «The Birth of the Operon», *Science*, 332, 2011, p. 767 (ma traduction). La citation dans la citation est tirée du texte fondamental dans lequel Jacob et Monod ont pour la première fois exposé le modèle de l'opéron en 1961.

## PRÉFACE

direct sur le fonctionnement de la cellule et le métabolisme, notamment en codant des protéines) et les « gènes interprètes », qui modulent l'expression des premiers et la reproduction de l'ensemble du génome. C'est pourquoi, loin de cautionner les propos désabusés d'un nombre croissant de biologistes (et de philosophes) sur le caractère obsolète du concept de gène, Jean Deutsch invite à l'élargir. Ni les gènes morcelés, ni les découvertes sur le rôle des micro-ARN, ni l'épigénétique ne devraient nous faire renoncer au concept de gène. La manière dont Jean Deutsch développe ce point, tout en usant des connaissances les plus récentes de la biologie moléculaire, est fascinante. Je ne suis pas aussi sûr que lui qu'il est possible de sauver le concept de gène, sauf à renoncer à une définition opératoire. Mais je suis convaincu par l'élargissement du domaine de la génétique pour laquelle il plaide.

Cet ouvrage est habité de part en part par l'idée que la génétique est une science qui exige un fort engagement conceptuel et qu'une bonne part des crises récentes qu'elle a connues a résulté d'une insuffisante réflexion théorique. Il est particulièrement stimulant de voir un généticien français, qui eut la chance de voir *in statu nascendi* les découvertes et méditations théoriques de François Jacob, de Jacques Monod et de leurs collaborateurs, prendre appui sur leur « révolution théorique » d'il y a cinquante ans pour proposer une issue à la crise théorique que connaît aujourd'hui la génétique, au moment même où elle peut s'appuyer sur une moisson de données moléculaires sans précédent.

Jean Gayon  
Professeur à l'université Paris-I-Panthéon-Sorbonne





## Introduction : le gène, un malentendu

La génétique est à la mode. Chaque jour, on peut lire dans les journaux, entendre à la radio ou à la télévision les mots « gène », « génétique », « génome », « ADN ». Il semblerait que l'intérêt pour la génétique ait de loin dépassé le milieu des biologistes professionnels pour atteindre l'ensemble de la population. Si tel était le cas, ce serait pour la culture scientifique une victoire formidable, particulièrement notable en France, un pays où chacun pense que la culture est faite de connaissance des arts, de la littérature, de la philosophie, des sciences humaines, sociologie, histoire, anthropologie (un peu), mais certes pas des sciences « dures », y compris celles de la nature. Victoire d'autant plus remarquable qu'en France la génétique est restée une discipline en marge de la biologie pendant toute la première moitié du  $xx^e$  siècle. Mais, en fait, le prix à payer pour cette mode est celui d'une profonde méprise : si l'on parle volontiers de *gène*, c'est souvent à tort et de travers.

Pour illustrer les malentendus qui accompagnent l'emploi des termes de la génétique dans le langage courant, je vais citer à titre d'exemples quelques phrases, relevées dans un grand quotidien du soir.

« Les centristes sont des Européens convaincus, cela fait partie de leur code génétique depuis Schuman, Lecanuet et Giscard... » En quoi cette phrase et d'autres qui vous sont familières (j'ai entendu à la radio un représentant de ce courant politique prononcer une phrase très semblable dans à peu près les mêmes termes) révèle-t-elle une incompréhension de la génétique ? Tout d'abord, le « code génétique » dont il est question ici représente clairement une marque distinctive d'une personne ou d'un groupe, comme les « empreintes génétiques », déterminées aujourd'hui à partir d'un cheveu, d'une trace de sang ou de sperme, utilisées pour identifier un individu. Or, comme nous le verrons, il s'agit là d'un contresens. Le « code génétique » pour les biologistes, c'est le dictionnaire qui permet de passer de la séquence des bases de l'ADN à celle des acides aminés des protéines, et ce code

est dit « universel » : il est identique non seulement pour *tous les êtres humains*, mais pour *tous les êtres vivants*, animaux, plantes, bactéries, et même les virus ! Ce n'est donc certainement pas le code génétique qui permet de distinguer un humain d'un autre. On confond ici le message, inscrit dans l'ADN, avec le code qui permet de le traduire.

De plus, la propriété censée être ici inscrite dans l'ADN, c'est d'être partisan de la construction européenne, ce qui est une opinion politique. Il est clair que les opinions politiques sont des caractéristiques culturelles, non biologiques. S'il y a bien quelque chose qui ne relève pas de la transmission génétique, ce sont les caractères culturels. Bien au contraire, les caractéristiques culturelles échappent, pour la plupart et pour autant que l'on sache, au déterminisme des gènes. Les caractères culturels peuvent être héréditaires – ne parle-t-on pas à juste titre de « langue maternelle » ? –, il ne s'agit pas pour autant de transmission génétique. On confond ici héréditaire et génétique : tout ce qui est héréditaire n'est pas génétique. Ce n'est pas nouveau : l'expression « je l'ai dans mes gènes » (la musique, le rugby ou quoi que ce soit d'autre) a remplacé depuis quelques années « je l'ai dans le sang ». Or ce sang-là faisait bien allusion déjà à l'hérédité biologique.

Une seconde citation, cette fois sous la plume d'un professeur de médecine : « Seuls 10 % des cancers sont héréditaires, mais tous sont génétiques, liés à une instabilité de l'ADN, souvent due à l'environnement (tabac, alcool, alimentation, soleil, virus, produits chimiques) et donc non héritée de nos parents. » Pour l'auteur, ce qui est génétique, c'est ce qui est dans l'ADN, que cela soit hérité de nos parents ou non. Il y a d'abord ici une confusion entre le niveau cellulaire et celui de l'organisme. Les dommages à l'ADN qui sont cause du cancer sont transmis dans les cellules somatiques, c'est bien ce qui fait la dangerosité de la maladie, puisque les cellules cancéreuses se multiplient et forment des tumeurs ; elles peuvent même être invasives, mais le plus souvent cette anomalie n'est pas transmise à la lignée germinale et donc à nos enfants. Comme nous le verrons, on doit à August Weismann d'avoir mis en lumière la distinction entre lignée somatique et lignée germinale chez les animaux. Il y a ensuite confusion entre ADN et gène. Pour beaucoup, le gène, c'est l'ADN, ou du moins de l'ADN. Or l'ADN est une molécule, quelque chose de concret, qu'on peut mettre dans un tube à essais, alors que le « gène » est une idée, un concept. On ne mettra

jamais le *gène* dans un tube à essais. Le travail des généticiens c'est justement de chercher à mettre en relation cette idée, le gène, avec la réalité concrète, ce qu'ils font au moyen d'observations, d'expériences et de réflexions. Nous verrons que ce n'est pas simple, et qu'aujourd'hui le concept moléculaire du gène est remis en cause: le *gène*, ce n'est pas, ou pas seulement, *de* l'ADN.

Mon expérience personnelle d'étudiant puis d'enseignant de la génétique m'a convaincu que la notion de gène n'est pas simple. Comme tous les concepts scientifiques, ce n'est pas une idée évidente, qui s'imposerait d'elle-même. C'est même une idée contre-intuitive, comme l'était la proposition de Galilée affirmant que c'est la Terre qui tourne autour du Soleil, alors que notre expérience quotidienne nous montre *en évidence* le mouvement du Soleil. De même, la génétique nous dit que ce ne sont pas les traits de l'apparence physique qui sont transmis, mais autre chose de caché et de mystérieux, les gènes. Il n'est donc pas étonnant qu'il y ait bien des malentendus. C'est pour tenter de dissiper ces malentendus et, je dois le dire aussi, d'éclaircir mes propres idées, que je me suis lancé dans la rédaction du présent ouvrage.

Pour comprendre le concept de gène, j'ai pensé qu'il convenait d'en retracer ici l'histoire. Comme toute idée humaine, le gène a une histoire, d'ailleurs relativement courte. Cette idée du gène est née à un moment précis de l'histoire humaine, dans un certain contexte de civilisation, et a évolué depuis son origine, en relation aussi avec l'évolution de la société. Retracer l'histoire d'une idée est important en science. Tout d'abord, cela met en évidence que les idées scientifiques ne sont pas vérités éternelles, mais sont au contraire soumises à un remaniement constant. Ensuite, comme nos anciens n'étaient pas plus bêtes que nous, cela peut nous aider à comprendre le cheminement du concept jusqu'à l'image que nous nous en faisons aujourd'hui. Et aussi à accepter modestement la pensée que notre conception présente du gène, difficile, discutée et discutable, pourra être remise en cause dans l'avenir – et le sera certainement.

Ce livre est composé de courts chapitres, regroupés en parties thématiques, chaque partie étant précédée d'une présentation résumée. La première partie retrace les idées courantes *avant le concept de gène*; la deuxième, la naissance du concept de gène, le *gène symbolique*; la troisième, le *gène chromosomique*; la quatrième, le *gène moléculaire*;

la cinquième, la *crise actuelle du concept de gène* moléculaire. Je termine en livrant sous le titre « Gène et information génétique » mes propres suggestions concernant le concept de gène. Ces parties ne suivent qu'à peu près un ordre chronologique, car il est clair que le concept symbolique du gène, né avec l'écriture des *facteurs* de Mendel, est toujours en usage et que, par ailleurs, on peut faire remonter les origines du concept moléculaire du gène au XIX<sup>e</sup> siècle avec Weismann et même pourquoi pas à Buffon au XVIII<sup>e</sup> siècle. Ainsi les différents avatars du concept du gène ne se remplacent-ils pas au fur et à mesure des « progrès de la science » mais tendent-ils plutôt à se superposer.

<i>Préface</i> .....	9
<i>Introduction : le gène, un malentendu</i> .....	15

PREMIÈRE PARTIE

Avant le concept de gène

<b>1. La préhistoire de la génétique : de la génération à l'hérédité</b> .....	21
<b>2. L'étude de l'hérédité avant Mendel. Les hybrideurs et Darwin</b> .....	31
<b>3. La marche vers le mendélisme</b> .....	38

DEUXIÈME PARTIE

La naissance du concept de gène ;  
le gène symbolique

<b>4. La révolution mendélienne</b> .....	47
<b>5. La redécouverte et la fondation des principaux concepts de la génétique classique</b> .....	56
<b>6. Le caractère-unité</b> .....	63
<b>7. Le gène « mathématique » et la génétique des populations</b> .....	66

TROISIÈME PARTIE

Le gène chromosomique

8. Morgan et la théorie chromosomique de l'hérédité . . . .	75
9. La crise de la notion de gène selon Morgan . . . . .	82
10. La question de la fonction du gène: « un gène-une enzyme » . . . . .	88
11. L'extension de la génétique aux organismes sans noyau	93
12. Le gène comme unité de fonction . . . . .	98

QUATRIÈME PARTIE

Le gène moléculaire

13. Le concept moléculaire du gène et l'information génétique. Le gène comme unité de traduction . . . . .	107
14. La révolution de l'opéron . . . . .	115
15. De la génétique du développement à l'«évo-dévo» . . . .	122
16. Le bricolage moléculaire . . . . .	127

CINQUIÈME PARTIE

La crise actuelle  
du concept moléculaire du gène

17. Gènes en morceaux et gènes sauteurs . . . . .	133
Les gènes en morceaux . . . . .	133
La correction de l'ARN . . . . .	136
De la séquence à la fonction des protéines . . . . .	137
Le génome en mouvement . . . . .	140

<b>18. Le déchiffrage des génomes : l'importance de l'ADN non codant</b> .....	142
<b>19. La révolution de l'ARN</b> .....	149
Les petits ARN régulateurs .....	150
La transcription extensive .....	151
<b>20. Épigénétique</b> .....	154
L'ADN dans le chromosome : la chromatine .....	155
La transmission épigénétique .....	157
Les mécanismes épigénétiques .....	158
Des exemples de transmission épigénétique .....	159
<b>Discussion finale – Penser le gène aujourd'hui. Gène et information génétique</b> .....	161
Code numérique, code analogique, code épigénétique ....	162
Faut-il rejeter le concept de gène ? Forme et information ..	165
Information et signal .....	167
Signal émetteur et signal récepteur .....	169
Qui inscrit le message ? .....	169
Un concept de gène élargi .....	170
Deux types de gènes ? .....	172
<i>Le dernier mot</i> .....	173
<b><i>Bibliographie</i></b> .....	175
<b><i>Remerciements</i></b> .....	203
<b><i>Index</i></b> .....	205





## Portraits

Pierre-Louis Moreau de Maupertuis . . . . .	30
Charles Naudin . . . . .	37
August Weismann . . . . .	44
Gregor Mendel . . . . .	55
William Bateson . . . . .	62
Wilhelm Johannsen . . . . .	65
Ronald Fisher . . . . .	71
Thomas Morgan . . . . .	81
Barbara McClintock . . . . .	87
Boris Ephrussi . . . . .	92
Max Delbrück . . . . .	97
Seymour Benzer . . . . .	103
Francis Crick . . . . .	114
François Jacob . . . . .	121
Ed Lewis . . . . .	126
Paul Berg . . . . .	130
Phillip Sharp . . . . .	141
Fred Sanger . . . . .	148
Victor Ambros . . . . .	153
Roger Kornberg . . . . .	160



# Illustrations

Figure 1. La première expérience de Mendel. . . . .	49
Figure 2. Les deux cartes du chromosome X de la drosophile. . . . .	78
Figure 3. Les expériences d'Ephrussi et Beadle. . . . .	90
Figure 4. L'expérience de Lederberg et Lederberg. . . . .	95
Figure 5. La carte génétique fine de la région rII du phage T4 . . . . .	100
Figure 6. Test de complémentation fonctionnelle chez la drosophile. . . . .	101
Figure 7. Le modèle de la molécule d'ADN . . . . .	109
Figure 8. Le code génétique . . . . .	111
Figure 9. Le modèle de l'opéron . . . . .	117
Figure 10. Mutations <i>cis</i> -actives et <i>trans</i> -actives dans l'opéron <i>Lac</i> . . . . .	118
Figure 11. L'épissage et la maturation des messagers . . . . .	135
Figure 12. Comparaison entre la séquence primaire et la structure tridimensionnelle d'une protéine, l'alcool déshydrogénase de la <i>Drosophila melanogaster</i> . . . . .	139
Figure 13. La chromatine des eucaryotes. . . . .	156
Figure 14. Le signal analogique dans l'ADN. . . . .	164



## Le Seuil s'engage pour la protection de l'environnement

Ce livre a été imprimé chez un imprimeur labellisé Imprim'Vert, marque créée en partenariat avec l'Agence de l'Eau, l'ADEME (Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Énergie) et l'UNIC (Union Nationale de l'Imprimerie et de la Communication).

La marque Imprim'Vert apporte trois garanties essentielles :

- la suppression totale de l'utilisation de produits toxiques ;
- la sécurisation des stockages de produits et de déchets dangereux ;
- la collecte et le traitement des produits dangereux.



RÉALISATION : PAO ÉDITIONS DU SEUIL  
IMPRESSION : CORLET IMPRIMEUR S.A. À CONDÉ-SUR-NOIREAU  
DÉPÔT LÉGAL : OCTOBRE 2012. N° 103701 ( )  
IMPRIMÉ EN FRANCE

