

1

DIVERSITÉ
DES DIVERSITÉS

LA DIVERSIFICATION DU VIVANT

Multiples niveaux et mécanismes d'émergence de la nouveauté

Jean-Claude Ameisen, Médecin et Président du Comité d'éthique de l'Inserm.

Résumé : L'une des grandes révolutions de la science moderne a été la (re)découverte de l'idée que l'ensemble de l'univers est émergence, transformations, métamorphoses. Et que l'extraordinaire diversité du vivant résulte d'une diversification permanente à partir d'une origine commune. Espèces nouvelles, symbioses, réseaux changeants des écosystèmes, naissance des cultures animales et humaines, variations de l'hérédité, transformations successives des âges de la vie : à tous ces niveaux émergent continuellement des mondes nouveaux. Et disparaissent des mondes anciens.

C'est vrai aussi de notre corps : chaque jour, un grand nombre de nos cellules s'autodétruisent, remplacées par des cellules nouvelles. Nous sommes, en permanence, pour partie en train de mourir, et pour partie en train de renaître. De nous déconstruire et de nous reconstruire. De nous transformer.

Mais quelle est la part des gènes et de l'environnement, de l'inné et de l'acquis dans l'émergence de la singularité de chaque être vivant ?

L'exploration des interactions entre gènes et environnements constitue un domaine de recherche en pleine expansion, appelé l'épigénétique : ce qui est au-dessus des gènes, en amont des gènes, ce qui influe sur la manière dont les cellules et les corps utilisent leurs gènes, et joue un rôle majeur dans la diversification du vivant.

Abstract : One of the great revolutions of modern science was the (re)discovery of the idea that the universe as a whole is emergence, transformations, metamorphoses. And that the amazing diversity of living beings is the result of a permanent diversification from a common origin. New species, symbioses, changing networks or ecosystems, birth of animal and human cultures, heredity variations, successive transformations of the ages of life: at all those levels, new worlds continually emerge. And old worlds disappear.

That is also true of our body: every day, a great number of our cells self-destruct, replaced by new cells. Continually, we are partially dying and partially being reborn. Falling to pieces and back together again. Transforming.

What comes from the genes and from the environment, from nature or nurture, in the emergence of the singularity of each living being?

The exploration of the interplay between genes and environments is an expanding field of research called epigenetics: what is above the genes, upstream from the genes, what affects the way cells and bodies use their genes and play a major role in the diversification of the living.

Nous vivons dans l'oubli de nos métamorphoses.

Paul Éluard. *Le Dur Désir de durer.*

L'extraordinaire diversité du vivant a probablement été pour l'humanité, depuis son origine, une évidence. D'abord – et longtemps avant la découverte récente de l'univers immense mais invisible des organismes unicellulaires qui nous entourent, nous envahissent ou nous habitent en permanence – il y avait les innombrables espèces qui composent l'univers des animaux et celui des plantes. Mais, à l'intérieur même de chaque espèce, apparaissent aussi d'autres niveaux de diversité, plus mineurs, résultant de deux processus continus de diversification continue. Le premier était la succession de transformations souvent spectaculaires qui caractérise les âges de la vie, de la conception à la mort. *Je est un autre* disait Rimbaud. Au niveau de chaque être vivant, s'il avait la possibilité de se penser comme un *je*, ce *je* devient continuellement un *autre*. Le second processus de diversification résultait des variations de l'hérédité : chaque *je* est toujours autre que le(s) *je* qui lui donne(nt) naissance.

Mais qu'en était-il de la diversité entre les espèces ?

Traduisait-elle un État stationnaire, immuable depuis l'origine du vivant, ou résultait-elle d'un processus dynamique et permanent de variation, de diversification – d'évolution ?

Ce n'est qu'au milieu du XIX^e siècle qu'une réponse scientifique a été apportée à cette question.

L'une des grandes révolutions de la science moderne a été la (re)découverte de l'idée que l'ensemble de l'univers est émergence, transformations, métamorphoses. Qu'il a évolué à partir d'interactions entre des composants élémentaires de la matière, en fonction d'un mélange de contingences et de contraintes, de relations de causalité, de lois de la nature. Il y a cent cinquante ans, Charles Darwin présentait une loi naturelle qui prédisait l'existence d'une

généalogie commune de tous les êtres vivants, et y inscrivait l'être humain comme l'une des émergences aveugles et tardives de la nature.

Si la théorie darwinienne apparaissait révolutionnaire, ses grandes lignes étaient d'une remarquable simplicité. La survenue à chaque génération, de petites variations héréditaires entre parents et descendants, jusque-là considérée comme la preuve même de la stabilité des espèces, constituait sur des temps beaucoup plus longs le

mécanisme même de l'émergence d'espèces nouvelles. Parce qu'il y a le plus souvent plus de descendants que de ressources disponibles dans leur environnement, seule une partie des descendants pourra survivre et se reproduire : ceux qui sont par hasard les plus adaptés à leur environnement. C'est ce processus que Darwin nomme sélection naturelle. Petit à petit, de générations en générations, les descendants seront pour un temps, de plus en plus adaptés à certaines des composantes de leurs environnements, donnant rétrospectivement l'illusion que leur adaptation n'a pu résulter que d'un projet.

Il y a de la grandeur dans cette vision de la vie dira Darwin. Mais cette grandeur a la dimension d'une incessante

|| *Jean Claude Ameisen est médecin, chercheur, professeur d'immunologie à l'université Paris-Diderot, président du Comité d'éthique de l'Inserm, membre du Comité Consultatif National d'Éthique. Il est l'auteur de *La Sculpture du vivant* (Seuil 1999, 2003) et *Dans la lumière et les ombres. Darwin et le bouleversement du monde* (Fayard/Seuil, 2008).* **||**

hécatombe : plus de 99% des espèces qui sont un jour apparues ont probablement disparu. Et ces extinctions ont été l'un des éléments constitutifs de l'émergence de la nouveauté et de la diversité.

Darwin explorera toute sa vie la richesse des implications de sa théorie. Mais il échouera à découvrir les lois de l'hérédité. La génétique ne sera (re)découverte qu'en 1900. Durant la première moitié du XX^e siècle, une *Synthèse moderne* sera réalisée entre la génétique et la théorie darwinienne. Puis l'ADN, le support matériel des gènes, est découvert, confirmant la parenté entre tous les êtres vivants ; et le code génétique – la façon dont les gènes sont 'lus' ou 'traduits' par les cellules – qui est demeuré quasiment identique dans l'ensemble de l'univers vivant. Une nouvelle méthode de classification des espèces se développe, fondée non plus sur la forme visible mais sur les variations invisibles de la parenté. La diversité du vivant est explorée par l'analyse de la séquence des gènes, de leurs mutations, de leurs duplications, de leurs délétions, des effets de leurs modifications sur les organismes et leurs capacités d'adaptation à différents environnements. Leur brassage est étudié chez les organismes sexués. Puis dans les années 70 commencera une étape nouvelle à partir de l'essor de l'ingénierie génétique, avec les organismes (bactéries, animaux et végétaux) génétiquement modifiés ou OGM et, plus récemment, avec le clonage des mammifères, la synthèse de virus, ou, en 2010, la synthèse d'un chromosome bactérien...

L'ensemble des êtres vivants qui nous entourent sont nos parents. Nous partageons avec eux des ancêtres communs, aujourd'hui disparus. Nous sommes à la fois la trace de ce qu'ils ont été et le témoignage des modifications aléatoires qui nous ont fait naître. Nous partageons avec beaucoup d'entre eux une grande partie de nos gènes, qui se sont modifiés au cours du temps. Nous partageons une grande partie de nos modalités de construction – les mécanismes qui permettent le développement des axes et

des segments de notre corps d'embryon – avec des espèces animales aussi diverses que les oiseaux, les poissons, les reptiles et les insectes...

La véritable généalogie qui sous-tend la continuité du vivant, depuis ses origines, est une généalogie de cellules. Et chacun de nous, aussi, est une généalogie de cellules, une succession de générations. Nous naissons, chacun, d'une cellule œuf unique, elle-même née de la fusion de deux cellules, l'une provenant d'un père et l'autre d'une mère – chaque *Je* provient d'un *Nous* – et nous nous transformons progressivement, en une constellation vivante, constituée de plusieurs dizaines de milliers de milliards de cellules – chaque *Je* devenant un *Nous*.

Mais ce *Nous* ne résulte pas uniquement d'un processus d'addition. La genèse du corps de l'embryon résulte aussi d'un processus qui s'apparente à la sculpture, et c'est la mort cellulaire qui joue le rôle du sculpteur. Toutes nos cellules possèdent, depuis notre conception, la capacité de déclencher leur autodestruction. Leur survie dépend, jour après jour, de la nature des interactions provisoires qu'elles engagent avec d'autres cellules et qui leur permettent de réprimer ce suicide. Nous sommes des sociétés dont chaque composante vit en sursis et dont aucune ne peut survivre seule. Et c'est de cette fragilité, et de l'interdépendance qu'elle fait naître, que dépend notre existence. Chaque jour, dans notre corps adulte, une centaine de milliards de nos cellules s'autodétruisent et sont remplacées par des cellules nouvelles. Nous sommes, en permanence, pour partie en train de mourir et pour partie en train de renaître. De nous déconstruire et de nous reconstruire. De nous transformer.

Pour Darwin, l'évolution ne conduisait pas à un *progrès* en tant que tel, mais à des transformations continues. Cette idée sera renforcée, un siècle plus tard, par la théorie de la Reine Rouge de Leigh van Valen. Dans *De l'Autre côté du miroir* de Lewis Carroll, la Reine Rouge entraîne

Alice dans une course. *Dans notre pays*, dit Alice, *si l'on court très vite pendant longtemps, on arrive généralement ailleurs.* – *Un pays bien lent !* répond la Reine. *Ici, il faut courir de toute la vitesse de ses jambes pour simplement demeurer là où l'on est.*

Pour van Valen, la plupart des nouveautés qui font émerger la diversité et se propagent à travers les générations sont celles qui permettent par hasard à certains individus d'une espèce de continuer à participer, face à des individus d'autres espèces, eux-mêmes changeants, à une course faite d'attaques et de défenses, et de contre-attaques. Une course dans laquelle ces nouveautés ne constituent pas des *qualités* intrinsèques, mais permettent simplement de *courir pour demeurer là où l'on est*, c'est-à-dire survivre et avoir des descendants. Et cette course vertigineuse tisse en permanence le réseau changeant de chaque écosystème.

Souvent, ces courses peuvent faire émerger des réseaux complexes de coadaptations. Les corolles de certaines orchidées ressemblent à des guêpes femelles, et les guêpes mâles viennent s'y accoupler, emportant du pollen de fleur en fleur. Chez certaines plantes, les prédateurs qui les dévorent provoquent la libération et la diffusion dans l'air de molécules auxquelles répondent d'autres animaux, prédateurs de ces prédateurs, qui protègent ainsi la plante.

D'autres courses encore se déroulent continuellement au sein de chaque espèce sexuée. La capacité de se reproduire des individus dépend d'une adaptation à une composante particulière de leur environnement : les individus de l'autre sexe. Ainsi se propagent de nouveaux armements, apparus par hasard, qui favoriseront certains mâles dans leurs combats pour les femelles, ou de nouveaux ornements, qui influenceront leur choix par les femelles. Darwin donnera à ce processus le nom de *sélection sexuelle* et lui attribuera un rôle essentiel dans l'évolution chez les

animaux de ce qu'il appelait leur *sens de la beauté*. L'évolution des systèmes nerveux, disait-il, avait fait émerger et évoluer non seulement les émotions impliquées dans la séduction sexuelle, mais aussi la sympathie, l'affection parentale, les instincts sociaux, l'attention à l'autre, la coopération – l'inscription consciente dans cette part essentielle de l'environnement que constituent les autres, qui a joué un rôle majeur dans l'émergence de cette composante récente de la diversité du vivant qu'est l'espèce humaine.

Cent ans après Darwin, la biologiste américaine Lynn Margulis écrit que la vie n'a pas conquis la terre par des combats, mais en tissant des réseaux. Mais c'est à un niveau plus fondamental encore que celui qu'explorait Darwin qu'elle aborde la notion de coopération : la vérité étant plus étrange que la fiction, la biologie a découvert la réalité de l'existence d'êtres vivants formés de combinaisons d'autres êtres vivants. La survenue d'associations stables et héréditaires – les symbioses – entre des êtres appartenant à des espèces distinctes, a joué un rôle essentiel dans l'évolution du vivant.

La théorie symbiotique de Margulis a enrichi la théorie de Darwin en la transformant. Pour Darwin, la nouveauté ne pouvait surgir que de manière verticale, de parents à descendants au sein d'une même espèce. Mais la nouveauté peut aussi surgir brutalement, de manière horizontale, par fusion entre des organismes appartenant à des espèces différentes. Pour Darwin, l'évolution conduisait les branches du vivant à toujours s'écarter de plus en plus. Mais des branches distantes peuvent soudain se rejoindre et se *bouturer* en une branche nouvelle. Pour Darwin, l'évolution du vivant ne pouvait résulter que de l'accumulation graduelle de petites modifications. Mais l'évolution peut aussi résulter de sauts, de discontinuités.

La diversification du vivant est aussi liée à un flux continu de transferts génétiques horizontaux : des virus et des

transposons – des éléments génétiques mobiles – capturent des gènes d'une espèce et les insèrent dans l'ADN d'une autre. Puis ils remanient l'ADN, se déplaçant, et déplaçant avec eux des gènes.

D'autres symbioses se reforment à chaque génération. Certains calmars possèdent un organe qui émet de la lumière parce qu'il est habité par des bactéries marines luminescentes. A la naissance de chaque calmar se renoue cette symbiose ancestrale qui lui permettra de chasser dans l'obscurité des abysses. Et les différentes bactéries qui colonisent notre tube digestif à notre naissance participent à la façon dont nous digérons notre nourriture, utilisons notre énergie, et à la maturation de notre système immunitaire qui nous défend contre les microbes.

La notion même d'identité est devenue floue, changeante, en perpétuelle reconstruction. Chaque *je* est un *nous*. Chaque *je* devient *autre*. Chaque identité résulte d'une fusion entre des altérités. Chaque identité est un écosystème.

Mais quelle est la part des gènes et de l'environnement, de l'inné et de l'acquis dans l'émergence de la singularité de chaque être et dans la diversification du vivant ?

S'il existe, évidemment, une relation claire entre la diversité génétique et de nombreuses caractéristiques des êtres vivants, la nature de cette relation est, dans la plupart des cas, loin d'être aussi simple, unidirectionnelle et rigide qu'on le pense habituellement. La notion de déterminisme génétique absolu a cédé la place à une notion plus riche et plus ouverte : celle d'une interaction permanente entre les gènes et leurs multiples niveaux d'environnements.

Il faut comprendre que la notion même d'*environnement* est une notion floue : l'environnement est un *continuum*, et à chaque fois que nous définissons arbitrairement, en fonction de notre centre d'intérêt, une entité comme étant

l'environnement, nous déplaçons les frontières entre extérieur et intérieur.

Pour une espèce donnée, l'environnement inclut d'autres espèces, les reliefs géographiques, le climat... Pour un individu donné, il inclut aussi d'autres individus de la même espèce. Pour une cellule d'un corps, il inclut la plupart des autres cellules du même corps. Pour les gènes, il inclut la cellule dans laquelle ils sont plongés. Pour un gène donné, il inclut les autres gènes de la cellule et l'ensemble de la molécule d'ADN, dont les gènes ne représentent qu'environ 2 %... Il nous faut donc parler non pas de *l'environnement*, mais *des environnements*. Et à tous ces niveaux, à travers toutes ces frontières, extérieur et intérieur s'influencent réciproquement.

Ce ne sont pas les gènes mais les protéines (dont les enzymes) que les cellules fabriquent à partir de leurs gènes, qui sont les véritables acteurs de la vie cellulaire. Les gènes constituent, pour les cellules qui les contiennent, un répertoire de possibilités et de contraintes. Et leur utilisation varie en fonction des circonstances. Par exemple, à partir d'un même gène, une cellule peut généralement fabriquer plusieurs protéines différentes. Et ce sont des protéines qui, en se fixant à des régions régulatrices de l'ADN, permettent ou non à la cellule de fabriquer d'autres protéines à partir d'autres gènes... Les activités de nos protéines dépendent de la forme qu'elles adoptent dans l'espace, qui détermine leurs possibilités d'interaction avec des partenaires. Et cette forme dans l'espace ne découle pas seulement de la séquence des gènes à partir desquels les protéines ont été fabriquées, mais aussi des activités d'autres protéines avec lesquelles elles interagissent.

Pour ces raisons, la notion populaire de *programme génétique* est profondément ambiguë. Ce qui est *programmé* – littéralement *pré-écrit* – dans nos gènes, c'est un ensemble de possibilités et de contraintes dont l'actuali-

sation dépend en permanence de notre histoire et de notre environnement.

Réseaux de gènes, de protéines, de cellules, d'organes, d'individus, d'espèces, réseaux écologiques... À chacun de ces niveaux, où émergent des formes d'interaction nouvelles, la plupart des éléments se révèlent, selon les mots de Pascal, *choses à la fois causantes et causées*. Les chaînes de causalité sont multidirectionnelles, avec des effets de rétroaction, d'amplification ou d'inhibition. Le plus souvent, l'extérieur compte autant que l'intérieur, l'environnement autant que les gènes, l'acquis autant que l'inné, et, dans l'espèce humaine comme dans certaines espèces animales, la culture autant que la nature.

L'exploration des interactions entre gènes et environnements constitue un domaine de recherche en pleine expansion, appelé l'*épigénétique* : ce qui est *au-dessus* des gènes, en amont des gènes, ce qui influe sur la manière dont les cellules et les corps utilisent leurs gènes et joue un rôle majeur dans la diversification du vivant.

Chez certaines tortues et chez les crocodiles, le sexe, mâle ou femelle, n'est pas déterminé par des différences génétiques mais par l'un des éléments de l'environnement de l'œuf – la température extérieure. Le cerveau des embryons répond à des températures différentes par la production d'hormones sexuelles différentes, qui détermineront la construction d'un corps mâle ou femelle.

Chez certains poissons, l'environnement social peut, à l'âge adulte, entraîner un changement de sexe. Chez les insectes sociaux, comme les abeilles, deux cellules-œuf génétiquement identiques pourront se développer selon deux modalités radicalement différentes en fonction de leur environnement extérieur – la nourriture fournie par les ouvrières ou les phéromones émises par les reines. L'embryon se développera soit en une petite ouvrière stérile qui vivra environ deux mois, soit en une grande reine féconde qui pourra vivre plus de cinq ans (soit trente fois plus longtemps).

L'exploration des mécanismes qui influent sur la durée de la jeunesse, le vieillissement et l'espérance de vie 'naturelle' maximale a apporté, dans différentes espèces animales, l'une des illustrations les plus spectaculaires de ces interactions complexes entre gènes et environnements.

L'environnement influe sur le mode de vie, et le mode de vie influe sur la façon dont les cellules et le corps utilisent leurs gènes. Des travaux récents indiquent que deux personnes génétiquement identiques – des jumeaux vrais – acquièrent progressivement au cours de leur vie des modalités de plus en plus différentes d'utilisation de leurs mêmes gènes, différences qui participent ainsi à la construction de leur singularité biologique.

Mais qu'en est-il d'une éventuelle héritabilité des modifications qu'entraînent dans le corps les rencontres avec leurs environnements ?

Différentes modalités d'*hérédité épigénétique* ont été récemment identifiées. L'une d'entre elles est très particulière. Elle a été découverte dans des lignées de rats et de souris de laboratoire dont tous les individus sont génétiquement identiques. Ces différentes lignées se distinguent à l'âge adulte par différents degrés d'anxiété et capacités de mémorisation, associés à des différences, dans certaines régions du cerveau, de la quantité de récepteurs pour certaines hormones.

Durant les années 1990, des chercheurs se sont demandé ce qui se produirait s'ils confiaient un nouveau-né d'une lignée génétique à comportement calme à une mère adoptive d'une lignée génétique à comportement anxieux, ou l'inverse : dans ces cas, le nouveau-né manifestait, à l'âge adulte, un comportement et des caractéristiques cérébrales similaires à ceux de sa mère adoptive, et non à celui de ses parents génétiques.

Mais la véritable découverte fut que, si le nouveau-né confié à une mère de substitution était une femelle, celle-

ci allait donner elle-même naissance à des descendants qui, à l'âge adulte, auraient les mêmes comportements et les mêmes caractéristiques cérébrales que leur grand-mère adoptive, et non que leurs grands-parents génétiques.

Une explication fut apportée en 2006. La façon dont une mère au comportement anxieux interagit avec un nouveau-né a des conséquences sur la manière dont celui-ci ou celle-ci va utiliser ses gènes : dans des cellules de certaines régions de son cerveau, un gène permettant la fabrication d'un récepteur pour une hormone sera rendu inaccessible. En revanche, la façon dont les mères à comportement calme interagissent avec un nouveau-né a pour effet un maintien de l'accessibilité de ce gène dans certaines régions de son cerveau.

Il y a, dans ces formes sociales d'*hérédité épigénétique* – de réinitiation à chaque génération de certains comportements au contact des autres –, quelque chose qui évoque et préfigure la notion d'apprentissage et ce mécanisme très particulier d'émergence de la diversité qu'est la culture.

Les interactions entre modifications génétiques et modifications environnementales peuvent aussi produire des effets à une tout autre échelle : celle de l'évolution du vivant.

La plupart des bactéries contiennent des gènes qui leur permettent de fabriquer des enzymes ayant pour effet de découper l'ensemble de leur ADN et de réarranger au hasard les morceaux dans un ordre différent. Les bactéries ne fabriquent et n'utilisent l'ensemble de ces enzymes qu'en réponse à une modification défavorable de leur environnement extérieur : une *réponse* dite *SOS*, opérant ainsi une radicale transformation intérieure, source de diversifi-

cation. Si certaines bactéries survivent à ces bouleversements aléatoires de leur ADN et font émerger, par hasard, de nouveaux gènes, elles deviennent autres. Et cette transformation peut permettre par hasard à certaines de ces bactéries, devenues nouvelles, de survivre dans cet environnement nouveau qui leur était soudain devenu inhospitalier.

La réponse SOS à certaines modifications de l'environnement est une réponse épigénétique qui modifie la façon dont la bactérie utilise ses gènes. Cette réponse épigénétique va elle-même provoquer des modifications dans la séquence des gènes. Et ces gènes nouveaux, s'ils permettent par hasard aux bactéries de mieux survivre dans ce nouvel environnement, seront transmis à leurs descendants.

Ainsi, le rythme et l'amplitude de l'émergence de nouveautés génétiques hérissables à travers les générations dépendent en partie, chez les bactéries, du rythme des changements majeurs de l'environnement.

D'autres phénomènes d'interactions entre modifications génétiques et modifications environnementales ont été récemment découverts chez la mouche du vinaigre et chez les plantes.

La multiplicité des interactions entre les organismes, leurs gènes et leurs environnements sculpte depuis l'origine la singularité de chaque être vivant. Et elle a probablement contribué, sur des temps beaucoup plus longs, à la diversification du vivant à une tout autre échelle, celle de l'émergence du foisonnement des espèces, donnant progressivement naissance, selon les mots de Darwin, à une infinité de formes les plus belles et les plus merveilleuses.

RÉFÉRENCES

BIBLIOGRAPHIQUES

Ameisen (J. C.)

Dans la lumière et les ombres. Darwin et le bouleversement du monde. Editions Fayard/Seuil, 2008.

Ameisen (J. C.)

La sculpture du vivant. Le suicide cellulaire ou la mort créatrice. Seuil, 1999 (Point Seuil, Sciences, 2003).

Atlan (H.)

La fin du « tout génétique » ? Vers de nouveaux paradigmes en biologie. INRA, « Sciences en questions », 1998.

Dawkins (R.)

Il était une fois nos ancêtres : une histoire de l'évolution. Robert Laffont, 2007.

Gould (S.-J.)

La structure de la théorie de l'évolution. Gallimard, 2006.

Gouyon (P.-H.), Henry (J.-P.), Arnould (J.)

Les avatars du gène. Belin, 1997.

Lewontin (R.)

La triple hélice. Les gènes, l'organisme, l'environnement. Seuil, 2003.

En langue anglaise :

Carroll, Sean (B.)

Endless forms most beautiful : the new science of evo devo. New York, W. W. Norton, 2005.

Jablonka (E.), Lamb (M.)

Evolution in four dimensions. Genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life. The MIT Press, Cambridge Massachusetts, 2005.

Kauffman (S.)

The Origins of order. Self-organization and selection in evolution. New York, Oxford University Press, 1993.

Margulis (L.), Sagan (D.)

Microcosmos : four billion years of evolution from our microbial ancestors, Berkeley, University of California Press, 1997.

Maynard Smith (J.), Szathmary (E.)

The major transitions in evolution. New York, Oxford, University Press, 1997.