

## La « survie de l'espèce », un concept obsolète

Louis Allano, Alex Clamens et Marc-André Selosse

*La « survie » ou la « pérennité » de l'espèce apparaissent souvent dans l'enseignement en sciences de la vie comme une finalité aux adaptations et au fonctionnement des êtres vivants, ou encore pour justifier l'existence et les mécanismes de la reproduction des individus. On trouve cette notion dans nombre d'ouvrages de niveau universitaire, on la lit dans des attendus de jury de concours, et elle s'exprimait dans un nombre significatif de copies de CAPES en 2012 sur un sujet relatif aux gamètes, preuve qu'il s'agit d'une idée fortement et durablement ancrée dans la démarche des enseignants. Nous allons voir que cette formulation suggère qu'un siècle et demi après la publication de L'origine des espèces par Charles Darwin, nous avons une inconsciente difficulté à intégrer pleinement la sélection naturelle et l'évolution dans notre démarche de biologistes et peinons à nous débarrasser d'une conception néo-lamarckienne typiquement française de l'évolution (Selosse & Godelle 2012). Or, il le faut, et très vite : par exemple, la notion d'espèce et sa dynamique évolutive sont au centre du nouveau programme de Terminale S !*

### Les espèces ne sont pas pérennes

Fixons d'abord les faits observés, en prenant l'exemple de ce que nous enseignons en géologie où l'espèce n'est ni pérenne, ni fixe. La figure 1a est un classique extrait de manuel de géologie : l'espèce change soit « en bloc » (anagenèse), soit en se scindant en deux espèces (cladogenèse ou spéciation). Plus récemment, Eldredge et Gould (1972) ont modulé cette image avec la théorie des équilibres ponctués, qui suggère que les changements sont parfois moins continus, et se concentrent dans de

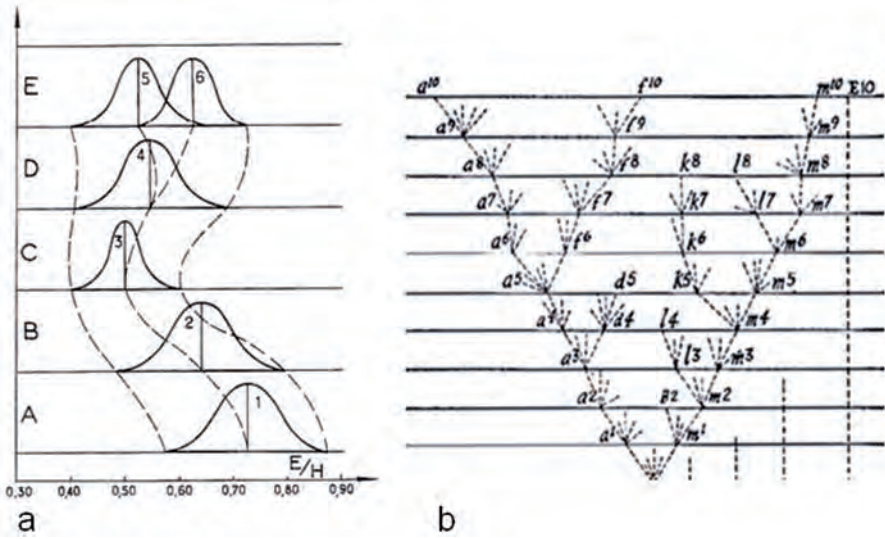
---

► **Mots clés** : espèce, évolution, sélection naturelle

■ **Louis Allano** : enseignant de SVT en classe préparatoire BCPST au lycée Chateaubriand de Rennes

**Alex Clamens** : enseignant de SVT en classe préparatoire BCPST au lycée Blaise Pascal de Clermont-Ferrand

**Marc-André Selosse** : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; Chercheur au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CNRS, UMR 5175, Montpellier) 1919 Route de Mende, 34 293 Montpellier cedex 5



**1. Deux visions de l'évolution de l'espèce au cours du temps (qui s'écoule de bas en haut)**

(a) Cladogenèse et anagenèse : courbe de variabilité morphologique chez deux espèces fossiles d'ammonites (Tintant 1963)

(b) Extrait de l'unique illustration figurant dans *L'origine des espèces*, montrant spéciation et extinction dans une descendance (Darwin 1859)

brèves périodes de temps entrecoupant des périodes de moindre changement – mais l'idée centrale reste la même : l'espèce est dynamique et ne se ressemble plus à l'instant géologique suivant. Il y a, dans certains enseignements, une schizophrénie complète entre d'une part, la constatation de processus illustrés par la figure 1a et d'autre part la référence à la « survie » ou la « pérennité » de l'espèce. Cette pérennité est donc au plus, dans le cas général, une illusion de fixité à l'échelle humaine, née de l'extrapolation abusive d'une relative stabilité entre générations successives à des pas de temps bien supérieurs. Dans son ouvrage remarquablement argumenté *De l'origine des espèces*, publié en 1859, Charles Darwin (1809-1882), n'offre qu'une illustration (figure 1b) : il montre ainsi non seulement la variation et la spéciation, qui est le cœur de l'ouvrage, mais au passage un troisième mécanisme de changement qui s'ajoute à l'anagenèse et la cladogenèse, l'extinction. Du reste, la géologie a très tôt repéré et reconnu les extinctions, en découpant le temps paléontologique par des disparitions ! Bref, l'espèce évolue, et c'est une forme de fixisme (croyance selon laquelle il n'y a ni transformation, ni dérive des espèces) niée par les faits que de parler de la « survie » ou de la « pérennité » de l'espèce comme d'une force ou d'un fait biologique.

**La sélection naturelle ne concourt qu'à la survie des gènes**

La théorie de l'évolution constitue aujourd'hui le paradigme central de la biologie, et le fil directeur dans lequel s'inscrit l'enseignement des sciences de la vie de l'école élémentaire au lycée, tout comme l'enseignement en sciences de la Terre

s'inscrit dans le cadre de la théorie de la tectonique des plaques. Le modèle qui recueille aujourd'hui l'assentiment de la grande majorité des biologistes est issu du darwinisme. Dans *De l'origine des espèces*, Darwin est parti de trois constats :

- 1- les individus produisent plus de descendants qu'il n'en peut survivre ;
- 2- les populations sont remarquablement stables (on dirait plutôt aujourd'hui que leurs effectifs varient dans des proportions limitées par les processus de sélection) ;
- 3- les ressources sont limitées.

Il existe donc au sein des populations une lutte pour l'existence, et une mortalité élevée. Il notait en parallèle la grande variabilité des populations au sein desquelles il n'y a pas deux individus identiques, et l'héritabilité des caractères de ces mêmes individus. En conséquence, pour Darwin, la survie dans la lutte pour l'existence n'est pas due au hasard, mais aux capacités héréditaires des individus. En fonction de ces capacités, certains individus produisent plus de descendants et les caractères qu'ils portent se répandent dans les populations. Au fil des générations, ce processus conduit graduellement à l'évolution et à l'apparition de nouvelles espèces : « *J'ai donné le nom de sélection naturelle, ou de persistance du plus apte, à cette conservation des différences et des variations individuelles favorables et à cette élimination des variations nuisibles* ». Par rapport à Lamarck, la théorie de Darwin ne se singularise pas par le fait qu'elle est évolutionniste, mais parce qu'elle propose la sélection naturelle comme mécanisme essentiel à l'évolution. Elle explique clairement que ce qui est important dans le processus de sélection, c'est de se reproduire plus que les autres, parce que l'on porte des caractères qui le permettent et qui sont transmis à la descendance. Pour Darwin, le mot persistance était pris à l'échelle des générations. Celui qui survit mais ne se reproduit pas n'est pas sélectionné. Bien que la théorie de l'évolution ait accumulé de nombreuses idées nouvelles depuis Darwin (néodarwinisme, théorie synthétique, neutralisme), les lignes qui précèdent gardent toute leur actualité. Mais elles ne semblent pour autant pas assimilées quand on évoque une « survie » ou une « pérennité » de l'espèce.

Contrairement à une idée reçue, ainsi qu'en atteste son ouvrage sur l'évolution humaine, Darwin (1871, 1999 pour l'édition française), comme les scientifiques de son époque, croyait à l'hérédité des caractères acquis et à la règle de l'usage et du non-usage, tout comme Lamarck, dont la pensée est faussement souvent limitée à ces concepts. On croyait alors que l'utilisation importante d'une fonction biologique concourait au développement des organes ou des structures nécessaires à sa réalisation et que ce caractère était ensuite transmis aux descendants<sup>(1)</sup>. C'est ce que Darwin lui-même qualifiait d'hérédité flexible, c'est-à-dire modifiable par l'environnement. L'étape de la connaissance biologique qui réfuta ces conceptions et donna son sens à la notion de sélection naturelle revint non pas à Gregor Mendel, comme on le lit souvent, mais à Auguste Weismann (voir Mayr 1988). En 1883, ce dernier affirme en effet que « *la base de l'hérédité est constituée par la transmission d'une génération à l'autre d'une substance ayant une composition chimique et une*

---

(1) Cf. la troisième « loi » énoncée par Lamarck : « Le développement des organes et leur force d'action sont constamment en raison de l'emploi de ces organes ».

*nature moléculaire bien précise* ». En 1885, il montre que, très tôt au cours du développement embryonnaire des animaux, quelques cellules s'isolent, formant la lignée germinale (le germen) qui ne participe pas à la construction de l'organisme (le soma), mais uniquement à la production de gamètes. Ces cellules ne peuvent donc pas « enregistrer » de transformations liées à l'usage ou au non-usage et il ne peut y avoir d'hérédité des caractères acquis. Même s'il se base sur des observations limitées aux animaux, que les botanistes vont contester en se basant sur l'observation de la multiplication végétative par bouturage où des cellules quelconques reconstruisent l'individu entier (pas de germen en ce cas, puisque toute cellule peut redevenir méristématique), ce fonctionnement fut ensuite confirmé par l'élucidation des mécanismes de l'expression des gènes. En effet, l'ADN est le support de l'information génétique qui est transmis à la descendance. Cette information s'exprime essentiellement sous forme de protéines qui, en interaction avec l'environnement, déterminent le phénotype. Les caractères acquis, produits de cette interaction, ne peuvent donc pas être transmis<sup>(2)</sup>. Il s'agit là d'un concept majeur dans la compréhension des implications du mécanisme de sélection naturelle. Les individus ne sont que des « tuyaux à gènes », qui transmettent tout ou partie des gènes qu'ils ont reçu de leurs parents à la génération suivante, sans finalité biologique autre que celle de transmettre et de multiplier des gènes. Ce sont les gènes qui se reproduisent, tout comme les transposons à l'intérieur des génomes. Les individus peuvent être réduits à des avatars porteurs de l'information génétique – « *des artifices inventés par les gènes pour se reproduire* » (Gouyon et al. 1997) –, et l'évolution résulte de la transmission variable de l'information génétique entre générations. S'y ajoutent des modifications ponctuelles, statistiquement rares à l'échelle des nucléotides : les mutations qui sont à l'origine de la diversité génétique. Constitués d'individus qui varient dès leur origine, les populations ne pourraient rester stables et identiques même en l'absence de sélection et de dérive.

### ***Des modèles sélectifs manquent pour l'origine et le maintien du sexe***

La prise en compte des travaux de Mendel, plus anciens (1866) mais jusqu'alors peu utilisés dans une vision globale du vivant, permettra bien sûr en 1900 de comprendre ultérieurement le mécanisme de changement des fréquences alléliques d'une génération à l'autre, porte ouverte à l'indispensable modélisation du processus de la sélection naturelle par Haldane, Fischer et Wright aux débuts des années 1930. Les travaux de Mendel permettront aussi de réfuter l'hérédité par mélange<sup>(3)</sup> et de concilier l'évolution en apparence continue des populations et le caractère particulière, et donc discontinu, de l'hérédité. Mais ils montreront également que non seulement les individus ne font que transmettre ce qu'ils ont reçu, mais en plus qu'ils n'en transmettent que la moitié à chaque descendant au cours de la reproduc-

---

(2) Les phénomènes épigénétiques conduisent à moduler cette affirmation sur de courtes durées inter-générationnelles sans la remettre en cause sur le long terme, mais c'est une autre histoire.

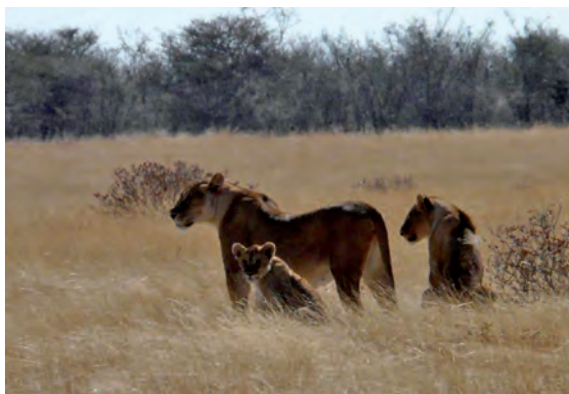
(3) L'hérédité par mélange est une idée ancienne, qui n'a d'ailleurs jamais été scientifiquement formalisée, qui considère que les caractères d'un individu sont déterminés par une combinaison aléatoire des caractères de ses parents.

tion sexuée. Un mécanisme qui paraît d'ailleurs incompatible, à première vue, avec le processus de sélection naturelle : comment expliquer que, dans la lignée femelle de nombreux eucaryotes par exemple, une seule cellule sur les quatre issues de la méiose participe à la reproduction en transmettant des gènes, tandis que les autres dégénèrent ? Comment la sélection naturelle, qui favorise celui qui transmet le plus de gènes à la génération suivante, a-t-elle pu faire émerger un tel processus (le sexe) au cours duquel certains individus (les femelles) mettent activement « à la poubelle » la moitié de leurs gènes ? De plus, le sexe, qui crée de la diversité génétique par recombinaison, augmente la variance des caractères dans la population, mais ce faisant, il détruit en permanence l'œuvre de la sélection naturelle qui, à l'inverse, diminue cette variance. Le sexe a aussi un coût, trop souvent méconnu, en détruisant les combinaisons génétiques favorables apparues et sélectionnées à la génération précédente (on l'appelle le « fardeau de recombinaison »). L'origine et le maintien du sexe constituent, on le voit, un problème biologique complètement ouvert, pas totalement résolu de manière satisfaisante (voir par exemple Allano & Clamens 2005, Selosse 2005, Gouyon (Dir.) 2009, David & Samadi 2011, Giraud & Gouyon 2012). Ce paradoxe encore ouvert est trop souvent occulté dans l'enseignement.

### *Une espèce peut disparaître à cause de la meilleure survie de certains de ses gènes*

On voit donc que la sélection naturelle se réduit à une transmission différentielle des gènes d'une génération à l'autre, et que rien dans ce processus ne fait référence à une quelconque pérennité de l'espèce (ni même de l'individu !). Par conséquence logique, la finalité de la reproduction, du niveau moléculaire à celui de l'individu, se limite à la transmission des gènes, et non à la survie de l'espèce. Considérer que la sélection naturelle concourt à la survie de l'espèce revient à donner une finalité collective à long terme à un processus aveugle, qui se déroule au contraire à l'échelle du génome et à court terme. L'exemple le plus classique pour le démontrer se trouve dans l'étude de la structure sociale des lions (voir Packer & Pusey 1983 ; figure 2) qui vivent en groupes constitués en général de deux mâles et de trois à douze femelles avec leurs lionceaux. Les jeunes mâles sont expulsés de la communauté dès qu'ils atteignent la maturité sexuelle. Ils mènent alors une vie vagabonde, cherchant à expulser des mâles dominants d'un groupe afin de s'en approprier leurs femelles.

Lorsqu'ils y parviennent,



**2. Lionnes et lionceau**

(photo Alex Clamens)

leur première action consiste à tuer tous les lionceaux du groupe. Cet infanticide a pour conséquence une entrée en chaleur des lionnes qui s'accouplent ainsi rapidement avec les nouveaux mâles. Un tel comportement, en éliminant des jeunes dans la formation desquels les femelles ont investi beaucoup d'énergie, ne favorise sans doute pas la survie de l'espèce ! Mais du « point de vue » des gènes, c'est tout à fait différent. Un mâle qui se comporte de la sorte, parce qu'il porte des gènes qui déterminent ce comportement, supprime des individus qui ne portent pas ces gènes tout en se donnant une occasion de les transmettre. Ces gènes vont se répandre dans la population car les individus qui les portent auront plus de descendants que les autres, par définition ils sont donc sélectionnés. On notera qu'un tel comportement est très fréquent chez les mammifères carnivores. Un renard mâle qui croise une femelle accompagnée de renardeaux tue les renardeaux et puis s'accouple avec elle. La mortalité élevée des ours dans la dernière population autochtone d'ours des Pyrénées françaises était sans doute due au fait qu'il ne restait plus qu'une seule femelle : chaque fois qu'elle s'accouplait avec un mâle avec succès, elle risquait de voir son petit tué par les autres mâles qui n'avaient pas pu s'accoupler avec elle. Ce comportement favorisait la transmission des gènes des mâles, mais conduisaient cette population à l'extinction : un bel exemple à l'opposé de tout mécanisme de « survie » ou de « pérennité » de l'espèce. D'autres exemples corroborent cette approche de la sélection (voir encart 1).

Il existe de nombreux cas où des traits d'histoire de vie qui sont sélectionnés peuvent conduire à la disparition de leurs porteurs. Un exemple est donné dans le cas théorique de l'évolution de la virulence d'un parasite (voir astérisque sur l'encart 2 en fin d'article). Un autre exemple peut être tiré de ce que les études phylogénétiques montrent que les populations, voire les « espèces », asexuées sont d'apparition récente, ce qui prouve que la perte de la reproduction sexuée, et son remplacement par une reproduction asexuée, constituent un mode d'extinction assez efficace. En effet, une reproduction asexuée est démographiquement avantageuse à court terme, car chaque individu engendre des descendants, alors que dans une espèce sexuée, le nombre de descendants est limité par le nombre de femelles. Les agriculteurs le savent, dont les troupeaux contiennent peu de mâles et surtout des femelles ! Il semble qu'à moyen ou long terme, l'absence de recombinaison, sans doute en ralentissant l'apparition de combinaisons génétiques nouvelles, peut se heurter à un changement de l'environnement ou mener à une accumulation de mutations délétères, sans trouver de parade évolutive. Il faut évoluer pour s'adapter à des changements physico-chimiques, ou simplement à l'évolution perpétuelle des autres espèces avec lesquelles ont lieu des interactions (voir encart 2 et figure 4). Une fois encore, entre adaptation nécessaire et extinction, pas de pérennité : nous l'avons dit, l'examen des archives fossiles le confirme. De ce point de vue, le récent programme de Terminale S offre une vision de l'espèce complexe et peu commode, mais fidèle à l'idée qu'en ont actuellement les biologistes : « *une population d'individus identifiée comme constituant une espèce n'est définie que durant un laps de temps fini* ». Extinction et changements évolutifs divers en viendront à bout incessamment !

## *La compréhension de la sélection naturelle doit se détacher des enjeux de société*

Considérer que la sélection naturelle agit pour la survie de l'espèce a donc autant de sens que d'affirmer que le moteur de l'ultralibéralisme économique est le bonheur à long terme de l'espèce humaine, alors que c'est le profit immédiat et à court terme qui le conduit. Mais, tout comme la sélection naturelle a conduit à des adaptations fascinantes des organismes à leur environnement, cet ultralibéralisme génère des sociétés aux économies très performantes qui peuvent fasciner... tant qu'il ne les conduit pas à leur perte par des crises sociales, écologiques ou économiques dramatiques. D'ailleurs, il n'est pas surprenant de constater que c'est dans l'Angleterre victorienne, au moment de la révolution industrielle et de l'émergence du libéralisme économique, que les idées de sélection naturelle prirent forme, simultanément d'ailleurs chez Charles Darwin et Alfred Russel Wallace, qui s'effacera devant son aîné dans la postérité. Lewontin (in Heams et *al.* 2009) va jusqu'à proposer de qualifier le darwinisme de « capitalisme concurrentiel biologique », afin de marquer combien la société de l'époque a influencé Charles Darwin. On ne peut pas séparer les idées scientifiques du contexte culturel et de civilisation qui les a vues naître, tant ce contexte exerce une influence forte. Lamarck, pour qui les processus évolutifs ne pouvaient correspondre qu'à des progrès, ne fut-il pas en son temps l'émanation des idées du Siècle des Lumières, à une époque d'émancipation des peuples à l'image de l'indépendance américaine et de la révolution française ? (Voir Mayr 1988, pour une histoire des idées dans le domaine de l'évolution). L'apparition et le développement du concept de mutualisme parmi des penseurs de sympathies socialistes ou anarchistes, à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, suit une semblable logique d'influences réciproques sociétales et scientifiques (Selosse 2012). Ces considérations montrent combien il convient de se méfier de deux chaussetrappes. D'une part, ce n'est pas parce qu'il existe un lien entre une idée philosophico-politique et une théorie que celui-ci est indissoluble (le darwinisme n'est donc pas simplement l'autre visage du capitalisme, même s'il est né de son reflet dans le monde vivant). D'autre part, il ne faut éprouver de la fascination qu'en s'en méfiant : ce n'est pas parce que les organismes et leur fonctionnement sont fascinants que le mécanisme qui les a créés est une machine finalisée, dotée d'un sens esthétique ou d'aucun dessein. Bien au contraire, l'évolution n'a pas de sens privilégié et n'entraîne pas de « progrès » (Selosse & Godelle 2011).

## *La survie de l'espèce : ultime avatar français du néolamarckisme*

Le fort pouvoir heuristique de la sélection naturelle lui a valu d'être acceptée par l'ensemble des biologistes. De fortes résistances se sont cependant exprimées dans des pays comme la France où le XX<sup>e</sup> siècle a vu le développement d'une école néolamarckienne extrêmement influente qui a longtemps tenu les rênes de l'Université (Selosse & Godelle 2012). Le principal représentant de cette mouvance a exposé ses thèses dans un ouvrage (Grassé 1973), finalement assez peu convaincant car limité à des commentaires critiques des principaux concepts darwiniens, la sélection et

l'adaptation, sans ébaucher aucune alternative claire. Les historiens des sciences ont diverses explications à cette résistance au darwinisme – et à la théorie synthétique de l'évolution – qui vont d'un « patriotisme » exacerbé aux conséquences d'un catholicisme imprégnant toutes les couches de la société (Blanc 1990). Cependant, pour une autre partie des élites plus marquée à gauche, une vision idéalisée du mutualisme et de la symbiose pouvait faire figure de repoussoir à la compétition et au combat pour la vie (Selosse 2012) : Laloy écrit en 1906 que « *le monde vivant n'est pas seulement un champ de bataille où chacun lutte contre tous les autres pour s'assurer des aliments et une place au soleil* » (Laloy 1906).

Résultat... à Paris, où le nom de Lamarck a été attribué à l'une des plus longues rues du 18<sup>e</sup> arrondissement (1,5 km), Darwin n'a eu droit qu'à une rue secondaire (mais, de façon amusante, parallèle) de 100 m de long dans le même arrondissement. La persistance jusque dans les années 1980 du concept de lignée évolutive, cher justement à Lamarck, dans l'enseignement tant secondaire que supérieur, via une présentation quasi-falsifiée de l'évolution des équidés (Clamens & Allano 2008), constitue un avatar de cette réaction française face au darwinisme, tout comme la présentation de classifications non conformes à la théorie de l'évolution qui n'a disparu de l'enseignement secondaire que dans les années 2000, grâce à l'introduction de la classification phylogénétique. Le concept de survie (ou d'invariance) de l'espèce relève de la même philosophie aux nombreux aspects douteux : croire que l'évolution est orientée, qu'elle relève d'une autre finalité que la maximisation de la transmission de gènes éternels et égoïstes par les avatars qui les portent ; penser que l'espèce est la source de l'évolution alors qu'elle ne représente qu'un produit accidentel de l'histoire des populations ; penser plus ou moins confusément qu'il existe une échelle des êtres. Ce discours signe les derniers souffles du néo-lamarckisme, jadis hégémonique dans l'Université française (Selosse & Godelle 2012).

Sur la forme, cette philosophie s'apparente à la démarche qui voit un « dessein », de Dieu ou non, dans la nature - en tout cas, elle prépare mal à rejeter tout Dessein Intelligent. Comme l'écrit François Euvé (2006), « *si cette démarche n'est pas rationnellement absurde elle n'est pas pour autant démontrable, elle résulte d'une option, d'un choix, d'une décision. Elle ne peut pas être la conséquence nécessaire d'un examen scientifique* ». Elle ne relève donc pas du domaine de la science et elle est par conséquent incompatible avec un enseignement dont le fil directeur doit justement se placer dans le cadre d'une théorie scientifique : la théorie synthétique de l'évolution.

### ***Encart 1. Les stérilités mâles chez les végétaux***

Des gènes de stérilité mâle sont portés par l'ADN des mitochondries de certaines espèces végétales comme le maïs ou le thym (Gouyon *et al.* 1997). Ces gènes suppriment la fonction mâle : les fleurs des individus qui les portent ne produisent pas de pollen, vecteur des gamètes mâles, mais continuent de produire des ovules qui contiennent les gamètes femelles. En conséquence, forcées d'économiser sur la fonction mâle, elles produisent davantage d'ovules que les fleurs qui conservent la



fabrication de structures mâles. On trouve donc dans la population des individus aux fleurs hermaphrodites, qui portent des étamines productrices de pollen (mâle) et un pistil producteur de gamètes femelles, et des individus mâle-stériles, dont les fleurs ne produisent pas de pollen. On peut les distinguer facilement car les individus femelles ont de plus petites fleurs (figure 3) : elles nécessitent moins de visites par les insectes (un peu de pollen suffit), alors que les fleurs porteuses de pollen exigent de plus nombreuses visites pour disperser tout leur pollen (ce qu'elles obtiennent en étant plus grandes, donc plus visibles par les insectes) : c'est encore une économie conduisant à la production de plus d'ovules !



**3. Thym (*Thymus vulgaris*) hermaphrodite (en haut) et mâle-stérile (en bas), avec vue de près des fleurs**

Les fleurs mâle-stériles se distinguent par l'absence d'étamines et, libérées de la nécessité d'attirer répétitivement des insectes pour disséminer tout le pollen (quelques visites suffisent à féconder tous les ovules), sont plus petites et moins visibles. (photos Marc-André Selosse)

Diminuer ainsi la proportion de mâles peut conduire à la disparition de la population, et par répétition d'une population à l'autre, à celle de l'espèce... Cependant, les mitochondries ne sont transmises que par les ovules, et les plantes mâle-stériles en produisent plus que les hermaphrodites : les gènes de stérilité portés par les mitochondries suppriment donc une voie qui ne les transmet pas (la voie mâle) et favorisent *a contrario* une voie qui les transmet (la voie femelle). Ils sont donc sélectionnés et se répandent dans la population. Les études des généticiens montrent que les gènes mitochondriaux sont en effet mieux transmis par les individus mâle-stériles.

Cependant, dès que la quantité de plantes productrices de pollen diminue, les gènes nucléaires sont mieux transmis par les hermaphrodites, car quand il y a peu de parents mâles, chacun d'entre eux féconde un très grand nombre d'ovules. Il y a donc compétition entre ces deux compartiments génomiques cellulaires au sein des cellules pour la transmission des gènes : leurs intérêts, en termes de descendance, divergent. Le maintien des gènes de stérilité mâle à un niveau compatible avec la survie de

l'espèce est dû à l'apparition, dans le génome nucléaire, de gènes qui restaurent la fertilité mâle et sont sélectionnés quand la proportion de plantes productrices de pollen diminue. Quand cela n'arrive pas... l'extinction par absence de pollen guette.

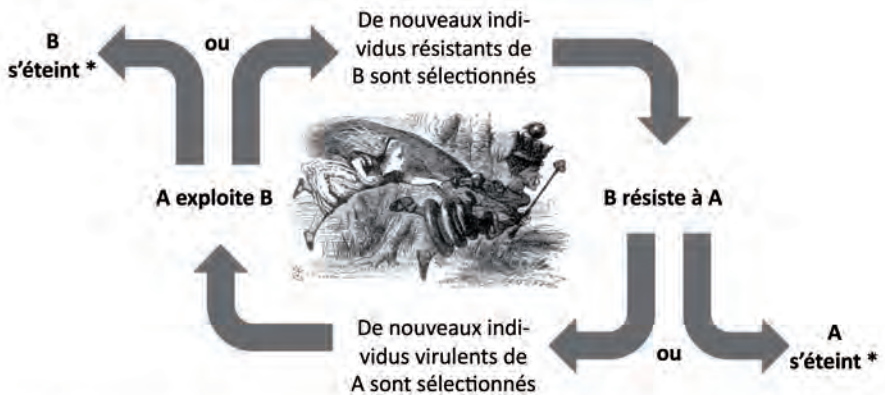
## Encart 2. La Reine Rouge

Un autre phénomène qui contraint les espèces à évoluer, et donc à changer, voire à s'éteindre, est l'interaction biologique. Cette idée est justement née d'une constatation paléontologique sur l'extinction des espèces. Van Valen a remarqué, en 1973, que même hors des périodes d'extinctions massives, que nous savons à présent expliquer par des changements rapides du milieu, un « bruit de fond » d'extinction existe. Son article, basé sur une énorme compilation de données paléontologiques, relate comment les espèces de différents groupes, des algues aux animaux en passant par les foraminifères, disparaissent continûment au cours du temps. Le renouvellement des flores et des faunes a même été quantifié et la durée de vie d'une espèce est de l'ordre du million d'années (Raup 1993). Van Valen en tire une « nouvelle loi évolutive » (sic), qu'il attribue à un mécanisme interne au vivant. Il la nomme Reine Rouge : dans *De l'autre côté du miroir* de Lewis Carroll, Alice doit suivre en courant la reine rouge d'un jeu d'échec. Or, plus toutes les deux courent... moins le paysage bouge ! Cette allégorie (pas très simple à comprendre il est vrai) suggère que des pressions de sélection s'exercent sur les espèces même quand le milieu physico-chimique ne change pas, du fait des espèces environnantes qui quant à elles évoluent. « [La théorie de] la Reine Rouge n'exige pas de changement du milieu physique. Les forces biologiques sont la source d'un mouvement perpétuel auto-entretenu de changement de l'environnement effectif [= milieu physico-chimique + espèces environnantes] qui affecte les espèces » (Van Valen 1973).

En d'autres termes, les espèces voisines génèrent des pressions de sélection auxquelles les autres espèces doivent incessamment s'adapter (figure 4). Si les adaptations requises n'apparaissent pas assez vite, cela entraîne un risque d'extinction, que montrent les données paléontologiques. Cette pression de sélection n'est pas étrangère aux nouveaux programmes de Terminale S, car il explique la coévolution ! Aucune espèce n'échappe aux parasites ou aux prédateurs, et pratiquement toutes ont des symbiotes : or, ces partenaires peuvent tous, à tout moment, évoluer en devenant plus nocifs<sup>(4)</sup>. Il suffit pour cela qu'ils puissent changer de partenaire : dès lors, leur propre survie et leur reproduction ne dépend plus strictement de celle de l'hôte dans lequel ils vivent ; ils peuvent alors optimiser leur nombre de propagules, ou de descendants, aux dépens de l'hôte sur lequel ils vivent à un moment donné. Même la symbiose mutualiste n'est pas un équilibre optimal, mais un compromis momentané, issu d'une coévolution perpétuelle entre partenaires qui bloquent réciproquement les dérives égoïstes de leurs partenaires (sur cet aspect de la coévolution et les exemples possibles, voir Selosse & Tully 2009).

---

(4) L'exemple des gènes de stérilité portés par l'ADN des mitochondries végétale (Encart 1) peut d'ailleurs être relu comme un cas de coévolution entre les mitochondries et leurs cellules-hôtes... avec la coévolution et les risques d'extinction associés.



\* Dans certains cas, l'extinction de l'un entraîne aussi celle de l'autre (cas d'un parasite spécifique qui tue l'ensemble de ses hôtes).

#### 4. La course de la Reine Rouge entre deux espèces, A et B, où A est un parasite de B.

Dire que tous les organismes co-évoilent revient à admettre qu'ils s'adaptent incessamment à leurs partenaires, et qu'ils encourent un risque d'extinction permanent. Notons, au passage, que ce risque est symétrique : l'extinction d'une espèce peut entraîner, à terme, celle de ses partenaires, parasites et mutualistes ! L'homme se targue, dans cette course, la sélection naturelle d'avoir distancé la variole et la poliomyélite : peut-être ces organismes sont-ils en voie d'extinction... Pourtant, d'autres ont évolué : nous continuons à craindre l'évolution de nombreux virus et l'émergence de bactéries résistantes aux antibiotiques... Au-delà des changements de l'environnement, l'extinction des populations et des espèces peut provenir de la coévolution.

#### la sélection naturelle **Bibliographie**

ALLANO L. & CLAMENS A. - *Pour quoi et comment le sexe* - Ellipses, Paris, 2005

BLANC M. - *Les héritiers de Darwin. L'évolution en mutation* - Seuil, Paris, 1990

CLAMENS A. & ALLANO L. - *Repenser l'enseignement de la théorie de l'évolution au lycée* - Pour la Science. 367, 12-13, 2008

DARWIN C. - *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 1859. Trad. A. Berra (2009) *L'Origine des Espèces par le moyen de la sélection naturelle, ou la préservation des races favorisées dans la lutte pour la vie*. - Honoré Champion, Paris

DARWIN C. - *The descent of man and selection in relation to sex*. 1871. Trad. M. Prum (1999) *La filiation de l'homme et la sélection liée au sexe*. - Syllepse, Paris

- DAVID P. & SAMADI S. - *La théorie de l'évolution, une logique pour la biologie* - Flammarion, Paris, 2011
- ELDRIDGE N. S. & GOULD S. J. - *Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism*, in T.J.M. Schopf (ed.), *Models in Paleobiology* - San Francisco, Freeman Cooper. pp. 82-115, 1972
- EUVÉ F. - *Pour une théologie de l'évolution. Etudes* - mars 2006, 339-350. 2006
- HEAMS T., HUNEMAN P., LECOINTRE G. & SILBERSTEIN M. - *Les mondes darwiniens, l'évolution de l'évolution* - Syllepse, Paris, 2009
- GIRAUD T. & GOUYON P.-H. - *Évolution du sexe, évolution des sexes* - Atala 15, 73-87, 2012
- GOUYON P.-H., HENRY J.-P. & ARNOULD J. - *Les avatars du gène* - Belin, Paris, 1997
- GRASSÉ P.-P. - *L'évolution du vivant, matériaux pour une nouvelle théorie transformiste* - Albin Michel, Paris. 1973
- LALOUY L. - *Parasitisme et mutualisme dans la nature* - Alcan, Paris, 1906
- MAYR E. - *Histoire de la biologie* - Fayard, Paris, 1988
- MENDEL G. - *Versuche über Pflanzenhybriden. Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn, Bd. IV für das Jahr 1865* - Abhandlungen, 3-47, 1866
- PACKER C. & PUSEY A. - *Males takeover and female reproductive parameters: a simulation of oestrous synchrony in lions (Pantheraleo)* - Animal Behaviour 31, 334-340, 1983
- RAUP D.M. - *De l'extinction des espèces* - Nrf essais, Gallimard, Paris, 1993
- SELOSSE M.-A. - *Le sexe, comment pour quoi faire ?* - Corrigé du CNED (1-5983-CT-PA-03-05), CNED, Vanves, 2005
- SELOSSE M.-A. - *Symbiose et mutualisme versus évolution : de la guerre à la paix ?* - Atala 15, 35-49. 2012
- SELOSSE M.-A. & TULLY T. - *Écologie et évolution* - Biologie-Géologie 2009, 105-118, 2009
- SELOSSE M.-A. & GODELLE B. - *Idée reçue : « L'évolution conduit toujours au progrès »* - Les Dossiers de la Recherche 44, 26-29, 2011
- SELOSSE M.-A. & GODELLE B. - *Darwin, mal enseigné en France ?* - Les Dossiers de la Recherche 48, 26-28, 2012
- TINTANT H. - *Les Kosmocératidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe Occidentale* - Université de Dijon, Dijon, 1963
- VAN VALEN L. - *A new evolutionary law* - Evolutionary Theory 1, 1-30, 1973

