

# La sélection naturelle ou l'apport de Darwin à la théorie de l'évolution

Alex CLAMENS

## Résumé

L'apport fondamental de Charles Darwin à la théorie de l'évolution a été de proposer un mécanisme pour la transformation des espèces au cours des générations: la sélection naturelle. Ce processus prédit que les individus ayant un meilleur accès aux ressources de par des caractères héréditaires, auront davantage de descendants. Ces caractères augmenteront donc en fréquence au cours des générations et conduiront à l'évolution de la population. Dans ce processus, qui ne peut être réduit à la simple survie du plus apte et ne conduit pas à des adaptations parfaites, les individus ne sont que des artifices créés par les gènes pour se reproduire, indépendamment de toute autre finalité, et surtout pas celle d'assurer la survie de leur espèce. Quant à l'altruisme il ne peut exister qu'entre des individus génétiquement apparentés. La sélection naturelle ne rend cependant pas compte de tous les processus évolutifs et sa transposition au fonctionnement des sociétés humaines doit être manipulée avec de grandes précautions.

**Mots clés :** Darwin, sélection naturelle, évolution, population, espèce.

## Abstract

Charles Darwin's main contribution to the theory of evolution was a process for the transforming of species: natural selection.

This process claims that individuals which have better access to resources because of some heritable characters will have more offspring.

So, these characters will grow in frequency through generations, leading to the evolution of the population. In this process, which can't be reduced to the survival of the fittest and doesn't confer the best adaptations, individuals have no goal except transmitting their own genes, without any link with the survival of the species.

In this context, altruism can only exist between genetically related individuals. But natural selection cannot explain the evolutionary processes as a whole, and its transposition to human societies should be made very carefully.

**Keywords:** Darwin, natural selection, evolution, population, species.

Depuis les travaux d'Avery, McLeod et McCarthy (1944), les biologistes connaissent la nature moléculaire du support de l'information génétique : c'est l'ADN, ou acide désoxyribonucléique. Les caractères héréditaires des individus sont codés, sous forme de gènes, par la séquence des nucléotides constitutifs de cette molécule. On devrait donc s'attendre à ce que plus un organisme est complexe, c'est-à-dire plus ses cellules réalisent de fonctions biologiques différentes, plus la quantité

d'ADN contenue dans chacune de ses cellules soit importante. Il n'en est curieusement rien. Chez les eucaryotes, les organismes dont les cellules contiennent un noyau, on ne peut établir aucun lien entre quantité d'ADN et complexité des organismes. Par contre, les chromosomes portent de nombreuses séquences d'ADN en apparence inutiles, souvent répétées en de nombreuses copies, qui semblent encombrer le génome, et qui contribuent aux différences interspécifiques dans la quantité d'ADN. Parmi ces séquences figure ce que l'on appelle les éléments transposables, ou éléments génétiques mobiles. Ces séquences sont capables de se multiplier à l'intérieur du génome par des mécanismes de copier-coller : une copie de la séquence est synthétisée sous forme d'ADN, ou *via* un intermédiaire ARN<sup>1</sup>, et cette copie va s'insérer ailleurs dans le génome. Ainsi, environ 45 % du génome humain est constitué d'éléments transposables aujourd'hui inactifs mais qui se sont multipliés lors de l'histoire évolutive humaine (voir Duret 2005). Les éléments de type LINE sont ainsi présents en 850 000 copies et les SINE en 1 500 000 copies dans chacune de nos cellules. Lors d'un cours, une de mes étudiantes m'a demandé à quoi le fait de se multiplier pouvait bien servir aux éléments transposables. Ma réponse l'a un peu décontenancée car je lui ai retourné la question en lui demandant à quoi ça lui servirait à elle de se multiplier un jour. Mais j'ai trouvé sa question très pertinente, car elle illustre la force du concept créé par Charles Darwin en 1859. Pour expliquer la propagation d'une entité biologique, nul n'est besoin de lui trouver une finalité, à partir du moment où elle possède la capacité de se multiplier, elle le fait, et si elle se multiplie plus vite que les autres, elle occupe l'espace.

## Un concept que l'on doit à Charles Darwin

C'est grâce aux observations qu'il accumula lors de son tour du monde à bord du *Beagle*<sup>2</sup> que Charles Darwin accepta l'idée de la transformation des espèces au cours des générations, idée originellement émise par Lamarck en 1809. Ainsi écrivait-il dès le début de *L'origine des espèces* (Darwin 1859) : « Lors de mon voyage à bord du *Beagle* en tant que naturaliste, j'ai été profondément frappé par certains faits relatifs à la distribution des êtres organisés qui peuplent l'Amérique méridionale et par les rapports géologiques qui existent entre les habitants

---

1. L'ARN ou acide ribonucléique est l'intermédiaire entre l'ADN, support de l'information génétique, et les protéines, produits de l'expression de cette information dans les cellules.

2. Darwin (2003 pour l'édition française) a relaté ce voyage dans *Voyage d'un naturaliste autour du monde*.

actuels et les habitants éteints de ce continent » et dans *L'autobiographie* (Darwin 2008, pour la version française intégrale) :

« Pendant le voyage du *Beagle*, j'avais été profondément frappé, d'abord en découvrant dans les couches pampéennes de grands animaux fossiles recouverts d'une armure semblable à celle des tatous actuels ; puis par l'ordre selon lequel les animaux d'espèces presque semblables se remplacent les uns les autres à mesure qu'on s'avance vers le sud du continent, et enfin, par le caractère sud-américain de la plupart des espèces des îles Galápagos, plus spécialement par la façon dont elles diffèrent légèrement entre elles sur chaque île du groupe : aucune de ces îles ne paraît très ancienne au point de vue géologique. Il est évident que ces faits et beaucoup d'autres analogues ne peuvent s'expliquer que par la supposition que les espèces se modifient graduellement. »

Mais, une fois que Darwin eut admis la réalité de la transformation des espèces, ce sont les idées de Thomas Malthus (1798, 1992 pour l'édition française récente) et l'analyse de l'obtention par sélection de races animales domestiques et de variétés végétales cultivées par l'homme – en particulier les pigeons car il était un colombophile averti – qui lui permirent de concevoir le mécanisme de la sélection naturelle. Pour l'établir il partit de trois constats : 1) les individus produisent plus de descendants qu'il n'en peut survivre, 2) les effectifs des populations sont remarquablement stables, 3) les ressources sont limitées. Il s'ensuit une lutte pour l'existence au sein des populations qui entraîne une mortalité élevée. Par ailleurs, la variabilité des caractères est importante au sein des populations et nombre de ces caractères sont héréditaires, c'est-à-dire transmis à la descendance. Comme la survie dans la lutte pour l'existence est due à ces caractères héréditaires des individus, celui qui réussit le mieux le doit à des caractères qu'il transmet à ses descendants, celui qui réussit moins bien le doit à des caractères que, par conséquent, il transmet moins bien à ses descendants. C'est un processus de sélection naturelle qui conduit graduellement à l'évolution au cours des générations. Et de conclure : « 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 » (Darwin 1859). Par rapport à Lamarck, la théorie de Darwin ne se singularise donc pas par le fait que c'est une théorie évolutionniste, mais parce qu'elle propose un mécanisme essentiel de l'évolution : la sélection naturelle.

## L'individu, un artifice créé par les gènes pour se reproduire

Nombre d'ouvrages qui présentent les idées de Darwin expliquent, avec raison, que l'ignorance de la nature et du mode de transmission des caractères héréditaires constituait la principale limite à sa théorie. Par contre, affirmer que ce sont les travaux de Mendel qui permettront d'aller plus loin constitue un raccourci, pas totalement faux mais un peu trop simplificateur, et pas toujours utilisé à bon escient. Comme en atteste son ouvrage sur l'évolution humaine (Darwin 1871, 2006 pour l'édition française), Darwin, 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, alors qu'il fut le premier à argumenter le concept de la transformation des espèces. On croyait que l'utilisation importante d'une fonction biologique concourait au développement des organes ou des structures biologiques nécessaires à sa réalisation et que ce caractère était alors transmis aux descendants.

L'étape de la connaissance biologique qui donnera l'essentiel de son sens à la notion de sélection naturelle en réfutant ces conceptions revint 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 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 qui ne participe pas à la construction de l'organisme 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 n'utilise que des observations limitées aux animaux, que les botanistes vont contester en se basant sur l'observation de la multiplication végétative par bouturage, ce fonctionnement fut totalement confirmé par l'élucidation des mécanismes de l'expression des gènes. En effet, l'ADN est le support de l'information génétique, c'est lui qui est transmis à la descendance. Il s'exprime sous forme de protéines qui concourent, en interaction avec l'environnement, à la construction du phénotype<sup>3</sup>. Les caractères acquis, produits de cette interaction, ne peuvent donc pas être transmis. Il s'agit là d'un concept majeur dans la compréhension des implications du mécanisme de sélection naturelle

---

3. Le phénotype est l'expression du génotype (ensemble des allèles porté par une cellule ou un individu) dans un environnement donné.

proposé par Charles Darwin. Les individus ne sont que des tuyaux à gènes qui se contentent de transmettre ce qu'ils ont reçu de leurs parents à la génération suivante, « des artifices inventés par les gènes pour se reproduire » (Gouyon *et al.* 1997), sans finalité biologique autre que de transmettre et se multiplier, tout comme les éléments transposables qui ont servi de point de départ à notre exposé. L'évolution résulte du fait que les individus ne transmettent pas tous la même quantité de gènes et donc qu'ils diffèrent par leur contribution génétique à la génération suivante<sup>4</sup>, une différence à laquelle s'ajoutent des modifications ponctuelles et statistiquement rares de cette information sous l'effet des mutations. C'est donc un processus en deux étapes : apparition aléatoire d'une diversité génétique dans les populations suivie d'un tri par l'environnement qui filtre la transmission des gènes et de leurs variants (les allèles<sup>5</sup>). La redécouverte des travaux de Mendel en 1900 permettra bien sûr 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 réalisée par Haldane, Fischer et Wright aux débuts des années 1930. Les travaux de Mendel permettront aussi de réfuter l'hérédité par mélange 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 reproduction sexuée, une source de problème sur lequel nous reviendrons.

## **Tout n'est pas pour le mieux dans le meilleur des mondes**

L'observation fascinante d'un pic se nourrissant sur un tronc d'arbre donne l'image d'une nature dans laquelle les êtres vivants vivent harmonieusement adaptés à leur environnement grâce à un assortiment de caractères soigneusement sélectionnés au fil des générations : deux doigts vers l'avant et deux vers l'arrière, ce qui lui permet de mieux s'accrocher à l'écorce, une queue rigide qui plaque le corps contre le support, une longue langue pour engluer les proies, un bec puissant pour éclater le bois, un crâne renforcé qui amortit les vibrations lors du forage. Cette image est trompeuse. La sélection naturelle ne conduit pas

4. Cette contribution permet de définir la valeur sélective, ou *fitness* en anglais.

5. Variant d'un gène situé sur un locus donné. Un gène peut posséder plusieurs allèles qui diffèrent par leur séquence.

à un optimum adaptatif, elle bricole avec l'héritage historique des espèces, elle joue avec « le jeu des possibles » pour reprendre le titre d'un célèbre ouvrage de François Jacob (1981). L'héritage des espèces limite souvent leur capacité à s'adapter de façon optimale à leur environnement et notre monde « est un bricolage de fortune construit à partir de pièces détachées disponibles dans chacun des contextes laissés par l'histoire » (Gould 1988). Ainsi, le grand Panda, qui se nourrit de bambous, a conservé l'intestin court de ses ancêtres carnivores, ce qui le contraint, ne pouvant bien digérer la cellulose, à consacrer 14 heures par jour à s'alimenter (Gould 1994). Dans les milieux en mosaïque du Midi méditerranéen, les populations de Mésange bleue nichent dans des forêts où les arbres débourent tard (Chêne vert) ou tôt (Chêne pubescent). La synchronisation de la période d'élevage de leurs poussins avec les ressources disponibles les conduit à se reproduire plus précocement dans les forêts de Chênes pubescents, où la sélection favorise les nicheurs génétiquement précoces, que dans les forêts de Chênes verts, où la sélection favorise au contraire les nicheurs génétiquement tardifs (Clamens *et al.* 1992). Mais les migrations d'individus nés dans un des deux milieux vers l'autre type de milieu empêchent la sélection naturelle de conduire à une synchronisation parfaite entre période d'élevage des poussins et période d'abondance maximale de proies pour les poussins. Les couples pondent donc un peu trop tard en chênaie de Chênes pubescents et un peu trop tôt en chênaie de Chênes verts. La photosynthèse nous fournira une dernière illustration de cette propriété de la sélection naturelle (Taiz 2010). Deux types de photosynthèse existent chez les plantes à fleur : la photosynthèse en C<sub>3</sub>, dans laquelle la fixation du CO<sub>2</sub> est catalysée par une enzyme nommée RuBisCO (Ribulose-Biphosphate Carboxylase Oxygénase), ce qui donne des acides organiques à trois carbones (d'où son nom), et la photosynthèse en C<sub>4</sub>-C<sub>3</sub>, dans laquelle une efficacité plus importante est assurée par une autre enzyme, la Phosphoénol Pyruvate Carboxylase, qui donne des acides organiques à quatre carbones. Mais chez ces dernières, la fixation grâce à la RuBisCO existe aussi, simplement une étape supplémentaire existe en amont : le CO<sub>2</sub> est d'abord fixé grâce à la Phosphoénol Pyruvate Carboxylase avec un rendement élevé. Puis les acides sont décarboxylés et le CO<sub>2</sub> libéré est fixé grâce à la RuBisCO dont l'efficacité est augmentée par l'obtention d'une concentration élevée en CO<sub>2</sub> dans les tissus. La sélection naturelle n'a donc pas conduit au système le plus simple en remplaçant totalement un mécanisme enzymatique par un autre, le premier métabolisme apparus a été conservé,

mais avec ajout d'étapes supplémentaires qui le rendent plus efficace, et ce à plusieurs reprises et de manière indépendante au cours de l'évolution des végétaux.

## **La sélection naturelle n'est pas réductible à la survie du plus apte**

Deux expressions doivent à tout prix être proscrites pour décrire la sélection naturelle, malgré leur emploi fréquent dans une certaine littérature. La première consiste à la définir comme la survie du plus apte. La deuxième lui confère un avantage dans la survie de l'espèce.

Commençons par la réduction de la sélection naturelle à la seule survie des individus. Darwin expliqua clairement dans ses écrits 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. Il a été très clair dans son expression lorsqu'il employa, dans les quatre premières éditions de son ouvrage, le qualificatif de persistance et non pas de survie (qui n'apparaît que dans la cinquième édition, sous l'influence de Spencer). La persistance s'entend par-delà les générations. Celui qui survit mieux que les autres mais ne se reproduit pas n'est tout simplement pas sélectionné. Au contraire, la sélection naturelle favorise la fécondité au détriment justement de la survie chez de nombreuses espèces. Une Mésange bleue par exemple, va pondre 8 à 12 œufs par ponte à raison de deux pontes par an. Mais son espérance de vie est extrêmement faible. La survie à l'âge de un an, c'est-à-dire la proportion d'individus de cet âge qui seront vivants l'année suivante, est estimée à 0,3, c'est-à-dire que 70 % des individus d'une génération seront morts l'année suivante. Ce caractère, ce trait d'histoire de vie, de la Mésange bleue, que l'on retrouve chez pratiquement tous les petits passereaux ou les petits rongeurs, est le résultat de la sélection naturelle qui a donc ici contre-sélectionné la survie au profit de la fécondité. À l'inverse, chez les albatros, qui se reproduisent pour la première fois à l'âge de 10 à 12 ans, c'est la survie, estimée à 0,95, qui a été sélectionnée au détriment de la fécondité (un œuf pondu par an et pas tous les ans). Chez les espèces où la fécondité a été sélectionnée au détriment de la survie, il est d'ailleurs courant de voir les adultes mettre leur vie en danger pour sauver leur progéniture, un comportement que l'on n'observe jamais chez des espèces à faible fécondité. Les ornithologues savent bien que l'approche d'une aire de grand rapace occupée conduit souvent à son abandon par le couple nicheur alors que l'on peut manipuler pour les baguer des adultes de petits passereaux

sans que ceux-ci abandonnent leur nichée. La sélection naturelle explique bien cette différence de comportement. Chez une espèce à forte fécondité comme une mésange, ce qui importe pour la survie des gènes, donc ce qui a été sélectionné, c'est la survie des poussins, l'adulte de toute façon a 70 % de risque d'être mort l'année suivante. Par contre, chez une espèce à faible fécondité, ce qui importe c'est la survie de l'adulte, qui s'il échoue une année dans sa reproduction, aura bien d'autres occasions de transmettre ses gènes au cours de sa longue vie. L'individu qui possède la valeur sélective la plus forte est bien celui qui contribue génétiquement le plus à la génération suivante mais cela ne s'accompagne pas nécessairement de la survie la plus élevée.

### **La sélection naturelle n'agit pas pour 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 qui se déroule au contraire à l'échelle individuelle du gène 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). Ces animaux 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'approprier leurs femelles. Lorsqu'ils y parviennent, leur première action consiste à tuer tous les lionceaux du groupe. Cet infanticide d'apparence cruelle 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 pas la survie de l'espèce. Mais le point de vue des gènes 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 ses 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 que chez les mammifères carnivores un tel comportement est très fréquent. Un reportage récent sur la chaîne Arte montrait ainsi un renard mâle croisant une femelle accompagnée de ses petits qui s'empressait de tuer les renardeaux, ce qui conduisait la femelle à s'accoupler avec lui. La mortalité élevée des oursons

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 conduisait cette population à l'extinction. D'autres exemples corroborent cette approche du fait sélectif (Gouyon *et al.* 1997). Des gènes de stérilité mâle sont par exemple portés par l'ADN des mitochondries<sup>6</sup> de certaines espèces végétales comme le maïs ou le thym. Ces gènes suppriment la fonction mâle : les fleurs des individus qui les portent ne produisent pas de pollen mais elles continuent de produire des ovules, contenant les gamètes femelles, et elles en produisent davantage que les fleurs qui conservent la fonction mâle fonctionnelle. On trouve donc dans la population des individus aux fleurs hermaphrodites, c'est-à-dire qui portent des étamines productrices de pollen (mâle) et des pistils producteurs de gamètes femelles, et des individus mâles stériles dont les fleurs ne produisent pas de pollen. Diminuer ainsi la proportion de mâles peut conduire à la disparition de l'espèce, mais comme les mitochondries ne sont pas transmises par le pollen et que les plantes mâles stériles produisent plus d'ovules que les hermaphrodites, de tels gènes suppriment une voie qui ne les transmet pas (la voie mâle) et favorise une voie qui les transmet (la voie femelle) : ils sont donc sélectionnés et ils se répandent dans la population. Les études des généticiens montrent que les gènes mitochondriaux sont mieux transmis par les individus mâles stériles mais que les gènes nucléaires sont pour leur part mieux transmis par les hermaphrodites. Il y a donc compétition entre ces deux compartiments cellulaires au sein des cellules pour la transmission des gènes. 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. Les populations d'êtres vivants sont donc le siège d'une compétition pour la transmission des gènes, cette compétition s'exprime entre les individus *via* l'accès à la nourriture et au partenaire sexuel chez les espèces sexuées, mais de manière plus générale entre tout avatar porteur de gènes, comme les mitochondries et les noyaux, voire les chromosomes. Huneman (*in* Heams *et al.* 2009) raconte une histoire qui illustre bien cette compétition permanente dans les processus de sélection. Deux hommes rencontrent un tigre dans la jungle. L'un s'exclame : « un tigre, fuyons ! »

6. Les mitochondries sont des compartiments des cellules eucaryotes, c'est-à-dire possédant un noyau, qui sont le siège de la respiration cellulaire.

et l'autre de rétorquer : « à quoi bon, il court plus vite que nous ». Sur quoi le premier répond : « mon problème n'est pas de courir plus vite que le tigre, mais de courir plus vite que toi ».

## **L'altruisme n'est sélectionné qu'entre des individus génétiquement apparentés**

Le concept d'altruisme semble donc incompatible avec celui de sélection naturelle. Si un gène de l'altruisme apparaissait, alors les individus qui en seraient porteurs se sacrifieraient pour les autres, ils transmettraient donc moins de gènes qu'eux et en conséquence ce gène de l'altruisme serait obligatoirement éliminé. Les associations entre des individus aux génomes différents dans la réalisation de fonctions aux bénéfiques réciproques, d'apparence altruiste, ne persistent que si des mécanismes empêchent l'un des partenaires de tricher, et donc préviennent l'évolution de la relation vers du parasitisme. Les symbioses entre les arbres et des champignons, les mycorhizes, dans lesquelles le champignon fournit eau, sels minéraux et vitamines à l'arbre en échange des produits de la photosynthèse, ne consistent pas à un contrat de bonne entente mais à un conflit permanent, le végétal luttant pour empêcher le champignon d'envahir ses tissus<sup>7</sup>. La sélection ne peut favoriser l'altruisme qu'entre des individus génétiquement apparentés car dans ce cas, celui qui se sacrifie et fait courir à ses gènes le risque de ne pas être transmis, va favoriser la survie et donc la reproduction d'autres individus qui portent les mêmes gènes que lui. C'est la sélection de parentèle, formalisée par Hamilton (1964), que le biologiste John Burdon Sanderson Haldane résumait par la célèbre phrase, exprimée un soir dans un pub (d'après Raven *et al.* 2007) : « je donnerai ma vie pour deux frères ou huit cousins<sup>8</sup> ». Au final, la transmission des gènes à la génération suivante sera favorisée et le caractère sera sélectionné. Le comble de l'altruisme, du point de vue évolutif, consiste d'ailleurs à ne pas se reproduire et à consacrer sa vie à permettre à d'autres de le faire, comme le font les ouvrières chez les hyménoptères sociaux (abeilles et fourmis). Mais comme les mâles de ces espèces sont haploïdes et ne produisent donc

7. Voir l'article de Marc-André Selosse, p. 35.

8. Comme un individu ne transmet que la moitié de ses allèles à chacun de ses descendants lors d'une reproduction sexuée, statistiquement des frères et sœurs n'ont en commun que la moitié de leurs allèles, et un individu trouvera l'intégralité de ses allèles chez deux frères ou deux sœurs. Le nombre d'allèle transmis diminuant de moitié à chaque génération il faudra huit cousins pour avoir le même résultat. Un individu qui se sacrifie pour deux frères ou huit cousins permet donc, statistiquement, à l'ensemble de ses allèles de survivre.

qu'un type de gamète<sup>9</sup>, les ouvrières ont une parenté de 0,75 avec leurs sœurs sexuées futures reines, au lieu de 0,5 dans le cas normal. En s'occupant d'elles, elles permettent donc la transmission des trois quarts de leurs gènes, alors que si elles recouraient à la reproduction sexuée pour elles-mêmes, elles n'en transmettraient que la moitié. Même si cette façon d'analyser ce mode de reproduction est ici simplifiée (voir Chapuisat & Keller 1997, Jaisson 1993), et si des incertitudes demeurent quant à l'explication génétique, il est indéniable que cet altruisme est associé à une parenté génétique exceptionnellement forte que l'on ne retrouve pas en dehors des insectes sociaux.

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. Mais comme la sélection naturelle a conduit à des adaptations fascinantes des espèces à leur environnement, cet ultralibéralisme génère des sociétés aux économies très performantes, tant qu'il ne les conduit pas à leur perte par des crises sociales, écologiques ou économiques dramatiques. Et 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 chez Alfred Russel Wallace, ce dernier s'effaçant devant l'autre qui resta seul à 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 en effet pas séparer les idées scientifiques du contexte culturel et de civilisation qui les a vues naître, tant ce contexte a 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).

## Les différents types de sélection

La répartition en fréquence des différentes valeurs d'un caractère présente classiquement une répartition gaussienne sur laquelle l'action

9. Les organismes eucaryotes (dont les cellules ont un noyau) qui possèdent un nombre pair de chromosomes sont diploïdes. Un individu ou une cellule (les gamètes en particulier) qui ne possède que la moitié de ce nombre de chromosomes est qualifié d'haploïde.

de la sélection naturelle peut avoir trois conséquences qui correspondent à trois types de sélection. La sélection directionnelle s'exerce à une extrémité de la courbe. Par exemple, la prédation par le Guépard sélectionne les antilopes qui courent le plus vite, le parasitisme sélectionne les individus qui lui résistent le plus. La sélection stabilisatrice favorise les phénotypes médians. C'est le cas du poids des petits des mammifères à la naissance car deux sélections s'opposent : un poids élevé est un gage de meilleure survie (meilleure accession aux ressources, meilleure défense) mais il handicape la survie de la mère, un poids faible favorise la survie de la mère mais diminue la probabilité de survie du jeune. La sélection divergente, ou disruptive, plus rare, agit en faveur des extrémités de la distribution et contre sélectionne les phénotypes médians. Chez le Gros-Bec africain par exemple (Smith 1987, 1993), l'alternance d'années sèches et humides sélectionne alternativement les individus à gros et à petit bec et les deux morphologies coexistent dans la population. Il faut dans ce cas que chaque condition sélective soit suffisamment longue dans le temps pour permettre le maintien de chaque forme mais assez courte pour éviter que l'une des deux formes n'élimine l'autre.

La sélection naturelle peut aussi sélectionner deux modalités différentes face à une même contrainte sélective comme le montre la dissémination des graines chez les angiospermes (plantes à fleurs). Ces végétaux utilisent différents vecteurs pour cela : le vent, les animaux, l'eau. Une dissémination à longue distance présente le double avantage d'éviter une compétition entre parents et descendants et d'assurer la survie des gènes en cas de changement local des conditions du milieu. Mais cette dissémination est très aléatoire et la graine peut échouer sur un milieu défavorable. La dissémination à courte distance assure aux descendants une meilleure probabilité de se développer sur un milieu favorable mais elle les met en compétition avec leurs parents ou leurs « frères » et « sœurs ». Elle les expose également aux consommateurs dont la densité est plus élevée à proximité des semenciers. Certaines espèces, comme le Gui, possèdent ainsi deux disséminateurs : un à courte distance (Fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla*) et un à longue distance (Grive musicienne *Turdus philomelos* ou Grive draine *Turdus viscivorus*) L'existence de ces deux modes de dissémination résulte bien de pressions de sélection divergentes qui se doublent de phénomènes de coévolution.

La sélection sexuelle, quant à elle, s'exerce quand il y a compétition pour l'accès au partenaire sexuel et que cette compétition se traduit par une différence héritable dans le succès de reproduction. Elle s'exerce donc sur des caractères sexuels secondaires. Elle explique par exemple

l'existence d'attributs pourtant gênants et qui augmentent le risque de prédation chez certains mâles d'oiseaux (grande queue du Paon) ou de mammifères (grandes cornes) mais qui ont été sélectionnés car ils augmentent l'accès aux femelles, et donc la probabilité de transmettre leurs gènes, de ceux qui les portent. En effet, dans le cas, où l'un des deux sexes, le sexe femelle en l'occurrence, produit moins de gamètes que l'autre, le succès de reproduction du sexe mâle sera beaucoup plus variable que celui du sexe femelle et le sexe femelle devient une ressource rare pour le sexe mâle. En conséquence, les mâles seront peu sélectifs dans le choix d'une femelle. Il y a donc compétition entre mâles pour l'accès aux femelles et ces dernières retireront un avantage sélectif d'une capacité à déterminer les qualités du mâle au moment du choix du partenaire sexuel. Des structures indicatrices de la qualité du mâle seront ainsi sélectionnées par ce choix des femelles.

### **La sélection naturelle ne rend pas compte de tous les processus évolutifs**

Le fort pouvoir heuristique de la sélection naturelle lui a valu d'être acceptée par l'ensemble des biologistes, malgré de fortes résistances dans des pays comme la France où une tradition catholique s'accordait mal avec la prédestination des individus par leurs gènes, et après de longues polémiques dont les attaques des créationnistes et autres tenants du dessein intelligent constituent les prolongements actuels, en particulier aux États-Unis (voir par exemple Arnould 2007). Mais le paradigme darwinien ne rend pas compte de la totalité des processus évolutifs, et il se heurte à quelques problèmes qu'il peine encore à résoudre.

Ainsi, la sélection naturelle ne constitue pas le seul mécanisme à l'origine de l'évolution des espèces. Comme l'a montré Motoo Kimura à la fin des années 1960 (voir Kimura 1980, 1990 pour des références en français) les fréquences alléliques dans les populations changent également pour des raisons aléatoires dues à l'effet d'échantillonnage : c'est la dérive génétique. Pour simplifier, tous les gamètes produits par un individu ne donnent pas un descendant, et, comme ils sont tous génétiquement différents, un individu ne transmet pas tous ses allèles. Si la population est infinie cette non-transmission à l'échelle individuelle n'entraîne aucune perte ou fixation de certains allèles à l'échelle de la population. Mais plus la taille de la population diminue, plus la probabilité que des allèles soient perdus ou fixés augmente, ce qui change sa composition génétique et constitue donc un phénomène évolutif.

Pour illustrer ce processus, on peut comparer cet échantillonnage des allèles à un tirage aléatoire dans une urne contenant des boules de deux couleurs différentes mais en proportions égales. Chaque boule a une probabilité 0,5 d'être obtenue lors d'un tirage aléatoire. Mais ceci ne signifie pas qu'à chaque tirage on va obtenir 50 % de chaque type de boule, l'échantillon obtenu va au contraire s'écarter de cette proportion, mais plus on augmente le nombre de tirages plus la proportion moyenne de chaque boule calculée sur l'ensemble des tirages va se rapprocher de la valeur 0,5. L'échantillonnage des allèles lors de la reproduction obéit aux mêmes règles avec la même conséquence : leur fréquence varie d'une génération à l'autre et l'écart par rapport à la moyenne sera d'autant plus important que la taille de la population est faible. Les proportions des deux sexes dans les naissances en sont une bonne illustration. Les probabilités de naissance d'un garçon ou d'une fille sont égales entre elles et égales à 0,5. Dans des familles de quatre enfants les fréquences d'un des sexes vont être de 0, 0,25, 0,5, 0,75 ou 1. Mais à l'échelle de la population française elles sont quasiment égales à 0,5.

Le sexe figure en bonne place parmi les problèmes évolutifs non résolus de manière satisfaisante par le processus de sélection naturelle. En effet, lors de la fabrication des gamètes, le processus de méiose<sup>10</sup> va donner des cellules dites haploïdes, qui ne contiennent que la moitié des chromosomes, et donc de l'ADN, contenus dans chaque cellule de l'individu qui les fabrique. De plus, dans la lignée femelle, chez la majorité des espèces eucaryotes, une seule cellule sur les quatre produites lors de la méiose participe à la reproduction en transmettant des gènes, les autres dégènèrent. 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 carrément « à la poubelle » la moitié de leurs gènes ? L'existence du sexe est encore justifiée dans certains ouvrages par sa capacité à créer une diversité à valeur adaptative. S'il est exact que le brassage génétique, conséquence de la sexualité, peut conférer un avantage à long terme en cas de changement des conditions environnementales, il est désavantageux à court terme dans des milieux stables. Dit autrement, le sexe, qui crée de la diversité génétique, augmente la variance des caractères dans la population, mais se faisant il détruit l'œuvre de la sélection naturelle qui concourt à l'inverse à diminuer

---

10. La méiose est une suite de deux indivisions cellulaires qui donne quatre cellules haploïdes génétiquement différentes à partir d'une cellule diploïde.

cette variance. L'origine et le maintien du sexe constituent on le voit un problème biologique qui n'est pas totalement résolu de manière satisfaisante et le lecteur pourra se reporter à l'article de Giraud & Gouyon p. 75-89 et à l'abondante littérature biologique qui existe sur cette question (voir par exemple, David & Samadi 2000, Allano & Clamens 2005, Gouyon 2009).

## Conclusion

Pour finir, l'émergence du concept de sélection naturelle permet d'illustrer les précautions à prendre lorsque l'on souhaite transposer dans les sociétés humaines les résultats des recherches scientifiques. De manière générale elle interpelle sur la place de la science dans ces sociétés. En effet, au début du xx<sup>e</sup> siècle, le concept de sélection naturelle a conduit certains généticiens à s'interroger sur l'avenir de l'espèce humaine confrontée à l'existence et à l'accumulation de mutations défavorables. L'amélioration de l'espèce, ou au moins la préservation à long terme de ses qualités, ne nécessitait-elle pas que l'on contrôlât la reproduction de certains individus en les empêchant de transmettre de mauvais gènes, ce qui revenait à introduire de la sélection dans les populations ? Ainsi naquit l'eugénisme. Aux États-Unis des campagnes de presse cherchèrent à convaincre l'opinion de la nécessité de priver de descendance certains individus pour le bien de la société. L'exemple d'une certaine Adda Jucke, née en 1740, qui servit à l'époque d'arguments à ces démarches, montre mieux qu'un long discours le passage d'une volonté sans doute initialement honnête, même si elle était ingénue, de bien-être de l'humanité, à un projet de société basé sur l'exclusion sur des critères sociaux et moraux (voir Gouyon *et al.* 1997). Ce que l'on reprochait en effet à Adda Jucke n'était rien moins que de compter dans ses descendants 64 débiles mentaux, 174 pervers sexuels, 196 enfants illégitimes, 142 pauvres (quel scandale !) et 77 criminels, alors que sa stérilisation n'aurait coûté que 150 dollars. Ce genre de discours, qui affirmait un déterminisme génétique à tous ces caractères, eut suffisamment d'influence aux États-Unis pour que 21 539 stérilisations soient réalisées dans les années 1930, et les lois eugéniques, adoptées par plusieurs États de l'Union, sont restés en vigueur en Virginie jusqu'en 1972. Les États-Unis ne furent pas seuls à mener de telles politiques : en Suède, une commission d'enquête a établi que 63 000 personnes environ avaient été stérilisées contre leur volonté entre 1935 et 1975, la très grande majorité d'entre elles étant des femmes, à cause

d'un handicap, d'une maladie psychique ou parce qu'elles étaient considérées comme « asociales ». Et avec l'Allemagne nazie, ces stérilisations pour des raisons sociales, comportementales ou « raciales » passèrent au stade quasi industriel. Ces tragédies du passé devraient fournir aux sociétés d'aujourd'hui des repères dans leurs réponses à certaines questions (voir Gouyon *et al.* 1997), même si les réponses législatives ne sont pas toujours simples à apporter comme l'illustrent, dans un espace mondialisé, les possibilités de déterminer de plus en plus tôt des caractères génétiques dans des embryons que l'on peut ensuite éliminer ou non, par une interruption de grossesse quelque part dans le monde ou chez des praticiens peu regardants. Qu'est ce que le progrès et à partir de quel moment sommes-nous en droit de le refuser au nom de l'éthique ? Quelle place doit avoir le biologiste dans les décisions de la société, lui qui étudie une science très empirique dans laquelle peu d'évènements sont prévisibles, et une nature par essence indifférente ? La culture biologique de nos élites est-elle suffisante face aux décisions qu'ils sont amenés à prendre ? Sur ce dernier point, la lecture de déclarations à la presse, ou à l'occasion d'entretiens, d'un candidat à l'élection présidentielle de 2007, affirmant que la pédophilie, le suicide ou l'autisme sont génétiques, montre le degré d'inculture biologique de nos décideurs. Un tel discours est tellement réducteur qu'il en est faux : nous ne sommes pas le seul produit de nos gènes. La réalité est plus complexe, comme l'a énoncé Axel Kahn (2008) : « Un gène commande une propriété, une propriété biologique, et le destin est la rencontre entre une propriété biologique et un environnement qui ne saurait être génétiquement programmé ». Les caractères des individus résultent de l'interaction subtile des gènes et de l'environnement, et la sélection naturelle agit sur le résultat de l'expression de cette interaction au sein des populations. La plus clairvoyante analyse de l'apport de Darwin aux sociétés humaines me semble plutôt devoir être cherchée chez Aldous Huxley (1958) qui écrivait :

« Au cours de l'évolution, la nature s'est donné un mal extrême pour que chaque individu soit différent de tous les autres [...]. Physiquement et mentalement, chacun d'entre nous est un être unique. Toute civilisation qui, soit dans l'intérêt de l'efficacité, soit au nom de quelque dogme politique ou religieux, essaie de standardiser l'individu humain, commet un crime contre la nature biologique de l'homme. »

## Bibliographie

- ALLANO L. & CLAMENS A. (2005). *Pour quoi et comment le sexe*. Ellipses, Paris.
- ALLANO L. & CLAMENS A. (2010). *Faits et mécanismes de l'évolution biologique*. Ellipses, Paris.
- ARNOULD J. (2007). *Dieu versus Darwin*. Albin Michel, Paris.
- AVERY O.T., MCLEOD C.M. & MCCARTY M. (1944). Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types. *J. Exp. Med.* **79**, 137-159.
- CHAPUISAT M. & KELLER L. (1997). Les fourmis sont-elles encore en froid avec Darwin? *La Recherche* **296**, 90-93.
- CLAMENS A., CRAMM P., DERVIEUX A. & ISENMANN P. (1992). Pourquoi les mésanges pondent au printemps. *La Recherche* **242**, 480-482.
- DARWIN C. (1859). *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la lutte pour l'existence dans la nature*. Édité par librairie François Maspero, Paris, 1980.
- DARWIN C. (1871). *La descendance de l'homme. Les facultés mentales de l'homme et celles des animaux inférieurs*. L'Harmattan, Paris, 2006 pour la dernière édition française.
- DARWIN C. (2003, pour l'édition française). *Voyage d'un naturaliste autour du monde*. La Découverte, Paris.
- DARWIN C. (2008, pour l'édition française). *L'autobiographie*. Seuil, Paris.
- DAVID P. & SAMADI S. (2000). *La théorie de l'évolution, une logique pour la biologie*. Flammarion, Paris.
- DURET L. (2005). Les trésors cachés du génome humain. In *Dossier Pour la Science: Génome humain et médecine*, 16-21.
- GOULD S.J. (1988). *Le sourire du flamant rose*. Seuil, Paris.
- GOULD S.J. (1994). *Un hérisson dans la tempête*. Grasset & Fasquelle, Paris.
- GOUYON P.-H. (éd.) (2009). *Aux origines de la sexualité*. Fayard, Paris.
- GOUYON P.-H., HENRY J.-P. & ARNOULD J. (1997). *Les avatars du gène*. Belin, Paris.
- HAMILTON W.D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. *J. Theor. Biol.* **7**, 1-52.
- HEAM T., HUNEMAN P., LECOINTRE G. & SILBERSTEIN M. (2009). *Les mondes darwiniens, l'évolution de l'évolution*. Syllepse, Paris.
- HUXLEY A. (1958). *Retour au meilleur des mondes*. Pocket, Paris.
- JACOB F. (1981). *Le jeu des possibles. Essai sur la diversité du vivant*. Fayard, Paris.
- JAISSON P. (1993). *La fourmi et le sociobiologiste*. Odile Jacob, Paris.
- KAHN A. (2008). Retour sur. *Verbatim* pour un anniversaire. *Sciences & Avenir* **731**, 8.
- KIMURA M. (1980). La théorie neutraliste de l'évolution moléculaire. *Pour la Science* **27**, 48-56.
- KIMURA M. (1990). *Théorie neutraliste de l'évolution*. Flammarion, Paris.
- LAMARCK J.-B. (1809). *Philosophie zoologique ou considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux*. Dentu, Paris.

- MALTHUS T.R. (1992, pour l'édition française). *Essai sur le principe de population*. Flammarion, Paris.
- MAYR E. (1988). *Histoire de la biologie*. Fayard, Paris.
- PACKER C. & PUSEY A. (1983). Males takeover and female reproductive parameters: a simulation of oestrous synchrony in lions (*Panthera leo*). *Anim. Behav.* **31**, 334-340.
- RAVEN P.H., JOHNSON G.B., MASON K.A., LOSOS J.B. & SINGER S.S. (2007). *Biologie*. De Boeck, Bruxelles.
- SMITH T.B. (1987). Bill size polymorphism and intraspecific niche utilization in an African finch. *Nature* **329**, 717-719.
- SMITH T.B. (1993). Disruptive selection and the genetic basis of bill size polymorphism in the African finch *Pyrenestes*. *Nature* **363**, 618-620.
- TAIZ L. & ZEIGER E. (2010). *Plant physiology*. Sinauer, Sunderland.