

La sélection naturelle dans la théorie de l'évolution

I-Les origines

A-La vision du monde sans l'évolution

Linné (1707-1778) : Le concept typologique de l'espèce : la variabilité est accidentelle. Il y avait une seule « forme » pour chaque espèce, elles sont toutes identiques sans aucunes modifications. Les espèces n'évoluent pas, elles restent identiques et ne changent pas. Les espèces étaient classées selon leurs ressemblances, c'est le concept typologique des espèces, tout ce qui est en dehors de ce « type » n'est pas intéressant. Ainsi, un individu pourrait représenter toute une espèce.

Cuvier (1769-1832) : des extensions d'espèces et de nouvelles créations sont possibles. Cuvier a donc introduit la notion de temps. Il pensait que la vie sur terre avait commencé beaucoup plus tôt que 4 milles ans à l'époque. Il a introduit l'idée selon laquelle des espèces pouvaient disparaître et d'autres pouvaient être créées tout en gardant l'aspect religieux.

B-Lamarck (Jean-Baptiste de Monet de) 1744-1829 : première théorie transformiste achevée

Il pense qu'au cours du temps, les espèces évoluaient par transformation progressive et continue. Selon lui, la girafe aurait eu un petit cou au début. Il pensait qu'elle avait une force interne à l'organisme qui allait la modifier au cours de sa vie pour lui permettre d'accéder aux feuillages hauts grâce à un cou plus long. Les descendants de la girafe au long cou auront eux aussi acquis un long cou → Héritabilité des caractères acquis. Ces acquisitions sont aussi dûes à son environnement car elle vivait dans un environnement sec et avait donc besoin d'atteindre les hauts feuillages. Lamarck croyait également que les organismes évoluaient en raison d'une tendance innée à devenir de plus en plus complexes.

C-Charles Robert Darwin (1809-1882) : théorie de l'évolution basée sur la sélection naturelle

Très riche et n'ayant pas besoin de travailler, recruté en tant que naturaliste, il entame un grand voyage à bord du Beagle afin d'étudier la faune et la flore pour recenser les formes de vie sur terre.

En 1837, après son voyage, il veut créer une théorie sur la transformation des espèces mais en prenant en compte leur adaptation. Il a alors l'idée de la sélection naturelle. Son inspiration principale vient de l'ouvrage de Malthus sur la sélection

artificielle (moutarde sauvage donne choux de bruxelles, Chour-rave, brocoli...), et de ses observations biogéographiques (variations géographiques et modes de vie très ressemblant entre les continents).

Il en sort deux idées principales :

- tous les organismes descendent d'un ancêtre commun
- l'agent principal de l'évolution est la sélection naturelle

La sélection naturelle comporte l'idée d'une compétition directe (lutte pour la vie). Il y aurait donc une multiplication différentielle avec un avantage numérique aux plus aptes (fitness). Selon Darwin, ce sont les individus les plus adaptés qui survivent.

Il ne présente son idée que 20 ans après de peur que sa théorie soit rejetée. Pour éviter cela, il a accumulé des preuves.

Le biologiste Wallace a eu la même idée que Darwin mais indépendamment. Les deux scientifiques ont donc présenté leurs idées sur la sélection naturelle en même temps.

Wallace est tombé dans l'oubli puisqu'il n'a laissé que des écrits dans des revues alors que Darwin en a fait un gros livre dans lequel il détaillait toutes les preuves de sa théorie.

Les composantes de la sélection naturelle selon Darwin :

- compétition directe (lutte pour la vie)
- multiplication différentielle
- avantage numérique aux plus aptes (fit → fitness = nombre de descendants viables et fertiles produits au cours de sa vie)

Il remarque que dans les îles Galápagos, les pinsons ont des différences morphologiques. Selon leur mode alimentaire, leur bec est modifié. Chaque espèce de pinson a donc une niche écologique particulière, différente des autres, ce qui leur permet de ne pas souffrir de la compétition et donc de survivre.

Différentes réactions à la théorie de Darwin :

- Objections religieuses (du côté religieux le fait que l'homme descende du singe est totalement impossible)
- Les biologistes (dont Haeckel) imaginaient une évolution à une dimension, vers le « progrès ». Ils pensaient que le point final de l'évolution était l'homme contrairement à Darwin qui soutenait que l'évolution était faite au hasard et sans finalité.

- Rejet complet de la théorie de la sélection naturelle

Avec la redécouverte des lois de Mendel, la théorie de Darwin subit un certain discrédit.

D-Gregor Mendel (1822-1884)

1865 : recherche sur les hybrides végétaux (reproduction des petits pois)

Les caractères se transmettent de parents à descendants grâce à des « facteurs » (futurs gènes). Ces « facteurs » ne disparaissent jamais, ils pouvaient sauter des générations mais réapparaissent plus tard.

Les « facteurs » sont immuables (restent identiques, ne changent pas).

Opposition Darwin-Mendel :

Selon Mendel, les lois de la génétique semblent :

- Ne laisser aucune place à la nouveauté
- Empêcher la transmission directe des caractères (certains caractères ne sont pas transmis)
- Protéger les tares récessives

Les deux théories semblent incompatibles.

II-Le néodarwinisme : la fitness selon Fisher

Les « pères fondateurs » : Haldane, Malécot, Wright et Fisher

La génétique et le darwinisme se rencontrent enfin dans les années 1900-1920 !

- Hugo De Vries : loi de Mendel + mutation
- Wilhelm Johannsen : crée le terme de gène. On distingue donc le génotype et le phénotype. Le phénotype est différent des parents mais le génotype est toujours là.
- Loi de Hardy et Weinberg : les gènes peuvent présenter plusieurs allèles. C'est sur ces allèles que la sélection naturelle s'effectue. La sélection est donc possible.

A-R.A. Fisher

Il a découvert :

- la génétique quantitative (permet de comprendre le processus de sélection : utilisée en agriculture pour choisir tel ou tel caractère → meilleure production)

de lait si reproduction entre les individus produisant le plus de lait)

- les analyses de la variance (si trop peu d'individus, pas assez de diversité, de variabilité et donc disparition de l'espèce) → protection des espèces avant qu'elles soient en voie de disparition → avant qu'il ne soit trop tard, qu'il reste trop peu d'individus
- la génétique des populations

La génétique quantitative concilie la variance continue des caractères et le caractère discontinu du matériel héréditaire.

De l'eugénique à l'eugénisme :

- Faire diriger l'évolution de l'espèce humaine par les humains de façon consciente
- Dérives politiques très graves : stérilisations forcées sous le prétexte de la pauvreté (exemple).

Les lois sur l'eugénisme ont été abrogées en 1972.

Après avoir découvert que l'espèce humaine évoluait de manière incontrôlée, les scientifiques ont voulu éradiquer certaines maladies mais se sont vite retirés du mouvement lorsque le but de l'eugénisme devint d'éradiquer des populations.

La fitness d'un individu (valeur adaptative) mesure la valeur d'un individu relativement au processus évolutif.

La fitness d'un individu est la contribution relative de sa descendance aux générations futures. « espérance du nombre de descendants viables et reproducteurs ».

Théorème fondamental de la sélection naturelle.

- Le taux d'accroissement de la fitness à tout instant et pour tout organisme est égal à sa variance génétique à cet instant (Fisher, 1930)
- La variance additive de la fitness, qui résulte elle-même de la variance additive des traits de vie est le carburant de la sélection naturelle.

Le panglossianisme ?

Maitre Pangloss : un personnage qui accompagne Candide dans le conte de Voltaire.

« Pangloss enseignait la métaphysico-théologo-cosmolonigologie. Il prouvait admirablement qu'il n'y a point d'effet sans cause, et que , dans ce meilleur des mondes possibles, le château de monseigneur le baron était le plus beau des châteaux et madame la meilleure des aronnes possibles. »

Le panglossianisme est une exagération.

La sélection naturelle n'optimise pas l'espèce, elle agit au niveau de l'individu. L'évolution ne peut pas aboutir à une perfection, elle est sous contrainte.

Exemple :

Si dans la population, l'un des 2 sexes est en excès, alors un individu du sexe le plus rare aura en moyenne plus de descendants puisque chaque individu résulte de la fusion d'un gamète maternel et d'un gamète paternel.

La tendance à produire le sexe rare est sélectionnée, le processus s'arrête lorsque le sex-ratio est de 1:1.

B-Haldane : le maintien du polymorphisme

Le polymorphisme est le fait d'avoir plusieurs allèles pour un même gène.

La sélection naturelle sépare les populations et permet le maintien du polymorphisme.

C- Wrigh et Malécot : la structuration génétique

La dérive génétique correspond à un petit groupe d'individus se reproduisant entre eux et amenant à un appauvrissement génétique.

Le paysage adaptatif : l'optimisation n'est que locale. L'adaptation vers un caractère se fait au détriment d'un autre caractère : aucun individu n'est parfait.

III-La théorie synthétique

→ voir cours spéciation

⇒ synthèse néo-darwinienne

Fondements de la théorie synthétique

1. Les populations sont génétiquement polymorphes et la variation génétique est créée par mutation et recombinaison aléatoire.
2. Les populations évoluent par changement des fréquences génétiques sous l'effet de la dérive génétique, des flux de gènes et de la sélection naturelle.
3. La plupart des variations génétiques adaptatives ont des effets phénotypiques limités conduisant à des changements évolutifs graduels (ex : évolution de l'œil → prédateurs marins n'ayant pas d'œil ont évolué pour obtenir un œil lui permettant de voir ses proies et donc d'en capturer plus).
4. La diversification du vivant est obtenue par spéciation provenant d'isolements reproductifs entre populations.

Dans les années 60, la théorie de la sélection naturelle est arrivée au stade où tout le monde était en accord avec cette dernière. Tous les arguments fournis par les

scientifiques ne faisaient que conforter cette théorie.

A-Dobzansky (spéciation)

Les populations d'une même espèce diffèrent :

→ par exemple, chez la coccinelle asiatique *Harmonia axyridis*, le caractère « couleur des élytres » présente de nombreuses variantes (dans la distribution des taches noires sur fond jaune), et chacune d'entre elles est prépondérante chez une race particulière.

Le fait que ces populations soient chacune caractérisées par des caractères particuliers limite le flux génique et permet l'apparition de nouvelles espèces.

B-Mayr

Spéciation : les anneaux d'espèces.

→ Ex : Le goéland argenté est présent partout dans le monde, quelle est la probabilité que celui de Bretagne se reproduise avec celui d'Asie.

Il s'est interrogé sur ce qu'est une espèce et sur les interventions de la spéciation.

C-Simpson

Principal avocat du néodarwinisme dans le domaine de la paléontologie.

Il a principalement travaillé au niveau paléontologique et a retracé l'histoire de l'espèce cheval.

IV. La crise des années 70

À cette époque on remet en cause la théorie darwinienne notamment avec 4 attaques :

- Le neutralisme
- La « sociobiologie »
- La théorie des équilibres ponctués
- Les contraintes

À la fin de chacune de ces crises, il y a eu apparition de nouvelles preuves confortant la théorie de Darwin. Ces crises ont donc finalement conforté la théorie Darwinienne.

A-Sélectionnisme vs neutralisme

Le sélectionnisme : lors d'une mutation, un allèle mutant est toujours mieux ou moins bien adapté que celui qu'il remplace (partisans de la théorie de Darwin).

→ s'il est moins bien adapté il va disparaître

→ s'il est mieux adapté il va finir par se fixer

Motoo Kimura (1968) découvre l'immense polymorphisme des enzymes.

→ Neutralisme : L'évolution ne doit rien à la sélection naturelle. Elle ne reflète rien d'autre que la variation aléatoire de fréquence de mutations neutres, autrement dit la dérive génétique.

Selon Kimura, certaines mutations n'avaient pas d'effet, et celles-ci seraient plus nombreuses que les mutations en ayant un. De plus, pour lui, la fixation et la disparition des mutations se font totalement par hasard.

On s'attendait à ce que le principe de la sélection darwinienne s'appliquât au niveau élémentaire des gènes.

La théorie neutraliste ne postule pas que les gènes n'ont aucune fonction, mais seulement que des allèles différents peuvent être aussi efficaces les uns que les autres pour assurer la survie et la reproduction d'un individu. Il n'y aurait donc pas de sélection au niveau génique.

Les neutralistes pensent que le polymorphisme dans une population est sélectivement neutre et qu'il est maintenu par la double influence de la mutation génératrice de nouveauté et de l'extinction aléatoire.

Au contraire, les sélectionnistes soutiennent que le polymorphisme est maintenu par la sélection diversifiante (les formes rares vont survivre mieux que d'autres → les prédateurs recherchent les individus les plus nombreux) qui donne des avantages aux hétérozygotes.

On arrive donc à une situation d'équilibre.

B-La sociobiologie

1-La fondation de la sociobiologie

En 1975 : Edward O. Wilson créer la sociobiologie

Controverse : l'altruisme peut-il être retenu par la sélection naturelle ?

Altruisme : tout comportement par lequel un individu augmente la survie et la reproduction d'un autre individu, au lieu d'augmenter les siennes propres.

2-La sélection de parentèle selon Hamilton (1964)

William Hamilton a montré que des gènes déterminant un comportement altruiste peuvent être favorisés par la sélection naturelle (cliché tdr).

Sélection de parentèle « inclusive fitness » (=fitness globale)

L'idée d'Hamilton :

$$\begin{aligned} &\text{Fitness d'un gène} \\ &= \\ &\text{fitness directe à travers la descendance de l'individu porteur} \\ &+ \\ &\text{la fitness indirecte à travers la descendance des individus apparentés} \end{aligned}$$

La sélection naturelle peut favoriser l'altruisme dans le cadre intra-familial

Si on appelle :

- B = nombre de descendants gagnés par les apparentés
- C = nombre des descendants auquel renonce l'altruisme

Le rapport de B à C doit être supérieur à un facteur k égal à l'inverse du coefficient de corrélation génétique r (celui-ci mesurant la proportion dans laquelle les gènes de l'altruiste et de ses apparentés soit identiques).

La « règle de Hamilton » s'écrit donc $B/C > 1/r$.

Tous les hyménoptères sont haplo-diploïdes c'est à dire que les femelles ont 2n chromosomes et les mâles ont seulement n chromosome. Au niveau de la reproduction, il y a accouplement et les mâles vont déposer les spermatozoïdes dans le spermathèque de la femelle qui lui durera toute sa vie.

Les femelles sont plus apparentées à leurs sœurs (75%) qu'à leurs filles (50%). Il est donc plus avantageux d'accroître le nombre de descendants de sa mère que de se reproduire → Soins aux sœurs.

Deux revers

- Les termites qui sont eusociaux et diploïdes
- Les reines chez les abeilles peuvent être fécondées par plusieurs mâles (jusqu'à 17), et, dans ces conditions, les ouvrières peuvent n'avoir qu'un gène sur quatre en commun avec leurs sœurs: elles n'auraient donc pas «intérêt» à renoncer à se reproduire

3-Sociobiologie humaine

L'EAE est un principe clef de la sociobiologie : La sociobiologie dit qu'il ne faut pas étudier les êtres humains c'est-à-dire la société et le comportement humain dans son environnement actuel mais le mettre dans son contexte c'est-à-dire dans l'environnement où il a évolué il y a plus de 10 000 ans.

4-Le gène égoïste

Un être vivant n'est que le «truc» inventé par la nature «pour préserver et répandre les gènes avec le moins de perturbations biochimiques possible». Un organisme est donc «seulement le véhicule de ses gènes.

Samuel Butler : une poule, c'est seulement le moyen qu'a trouvé un oeuf pour faire un autre œuf.

Richard Dawkins «Nous sommes des machines à survie, des véhicules-robots aveuglément programmés pour préserver les molécules égoïstes connues sous le nom de gènes. ».

5-Les différents niveaux de sélection

Découverte des transposons (égoïstes)

Découverte de conflits au niveau du (des) génome(s): entre génome nucléaire et génome(s) cytoplasmique(s) (mitochondrial et/ou chloroplastique), entre chromosomes sexuels, entre chromosomes non sexuels, entre gènes (suivant leur origine, paternelle ou maternelle)...

Différents niveaux de sélection

- Niveau moléculaire (comme celui des transposons)
- Niveau cellulaire (une cellule cancéreuse « gagne » momentanément)
- Niveau de l'organisme (le niveau classique des sélectionneurs)
- Peut être un niveau de groupe

Des dérives très fortes sont apparues. La sociobiologie a été reprise au niveau politique pour expliquer les comportements humains, en particulier la violence, les combats par le fait qu'au paléolithique, les groupes nomades étaient en concurrence constante.

C-Les équilibres ponctués

- La théorie des équilibres ponctués de Gould et Eldredge.
- Les gènes homéotiques

Ils proposent le terme équilibres ponctués pour décrire les périodes de stabilités apparente ponctuées d'un changement morphologique soudain.

1-Micro et macroévolution

1972 : Eldredge et Gould : l'évolution des espèces ne se réalise pas de façon graduelle et continue au cours des temps, mais procède de manière non continue avec de longues périodes de stases évolutives entrecoupées par de brusques et courts événements de spéciation.




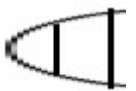

Exemple :

Cheetham : Bryozoaires du genre *Metrarabdotos* dans la région des Caraïbes

- 17 espèces
- chacune d'entre elles persiste sans le moindre changement de ses caractères, durant 2 à 6 millions d'années, puis donne naissance, en 100 000 ans environ, à une espèce nouvelle
- on ne voit pas les modifications graduelles

2-La génétique du développement

→ découverte de gènes homéotiques (certains gènes peuvent, par une simple mutation, aboutir à un énorme changement)

	TYPE	DOMAINE D'EXPRESSION	MUTATION
	Gènes à effet maternel	mise en place de l'axe antéro-postérieur	embryons dépourvus d'extrémités antérieures
	Gènes Gap	Grandes régions selon l'axe antéro-postérieur	Délétion de grandes zones sans affecter la polarité de l'embryon
	Gènes paires-rule	Présence de bandes alternées définissant les futurs segments métamériques	Délétion de la moitié des segments
	Gènes de polarité segmentaire	Spécificité antérieur et postérieure de chaque segment	Chaque segment comporte soit 2 parties antérieures, soit deux parties postérieures
	Gènes homéotiques	Régionalisation de l'axe antéro-postérieur	Changement d'identité des segments

D-Contraintes et trade-off

Gould et Lewontine 1979

→ « The spandrels of St Marco and the panglossian paradogm : a critique of the adaptationist program »

= Les trompes de l'Église Saint-Marc et le paradigme panglossien, une critique du programme adaptationniste.

→ non pas un choix esthétique mais le résultat d'une contrainte

⇒ la sélection naturelle est sous contrainte : un être vivant n'est pas parfait, l'apparition ou l'évolution d'un caractère se fait au détriment d'un autre.

La sélection naturelle est une théorie qui s'est raffinée, précisée, compliquée.

C'est une théorie qui est passée à l'épreuve de la réfutation. La connaissance de ses limites de validité l'ont renforcée.

Globalement :

le mot clé de la sélection naturelle est l'optimisation mais l'optimisation locale, sous contrainte, soumise à des forces sélectives fluctuantes, parfois imprévisibles. Elle est non obligatoirement achevée « Tout n'est pas pour le mieux dans le meilleur des mondes possibles »

L'optimisation est locale puisqu'elle est liée à un environnement particulier.