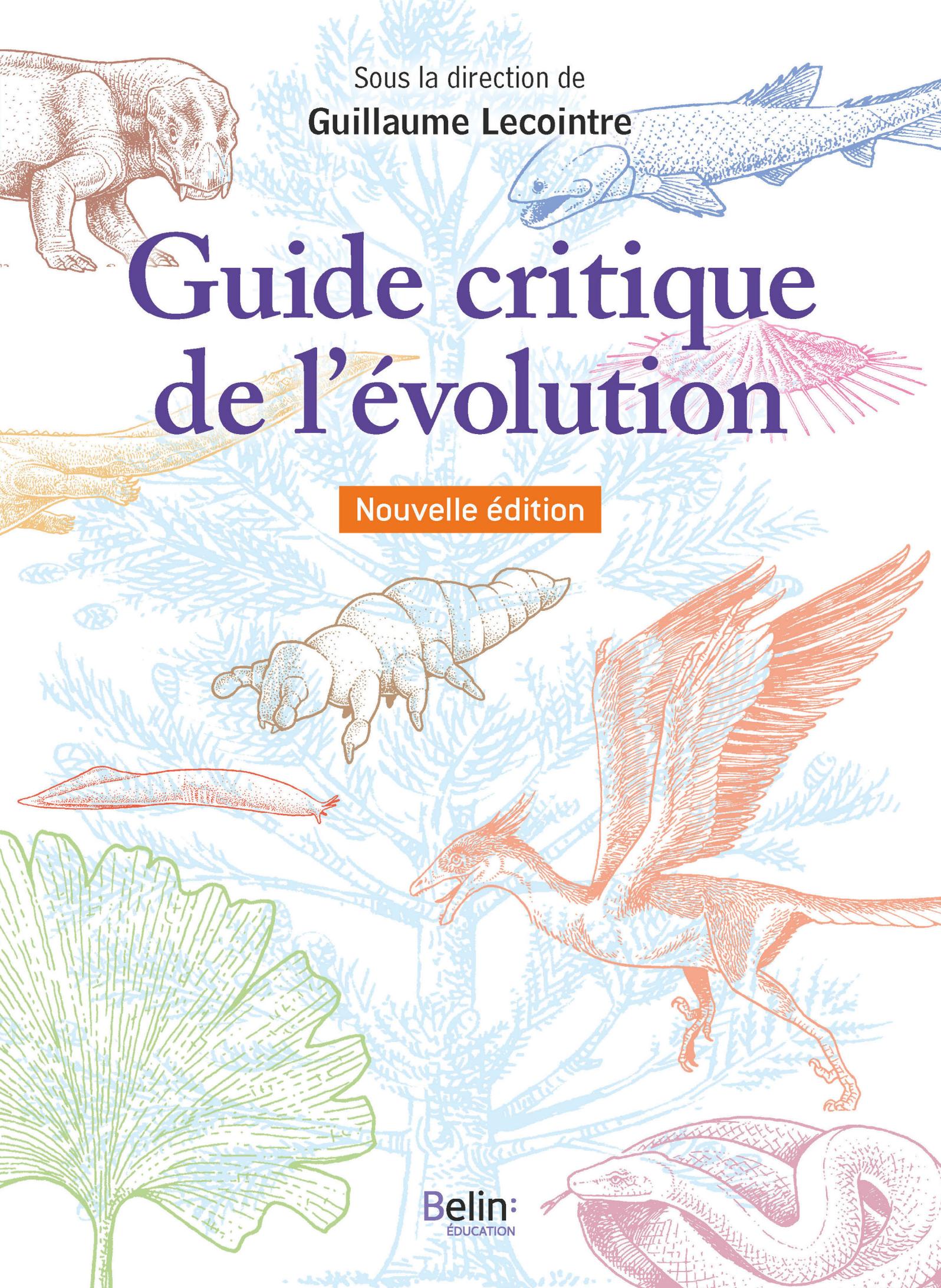


Sous la direction de  
**Guillaume Lecointre**

# Guide critique de l'évolution

Nouvelle édition



**Belin:**  
ÉDUCATION



# Guide critique de l'évolution



**Nouvelle édition**

**Corinne FORTIN**

Maîtresse de conférences en didactique des sciences de la vie et de la Terre  
à l'Inspe de Créteil-Upec et au laboratoire de didactique André Revuz (LDAR)

**Gérard GUILLOT**

Professeur agrégé de sciences de la vie et de la Terre

**Guillaume LECOINTRE**

Professeur du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), enseignant-chercheur  
en systématique et en zoologie dans l'UMR « Institut de Systématique,  
Évolution et Biodiversité » (ISYEB, UMR 7205 MNHN-CNRS-EPHE-SU-UA),  
conseiller scientifique du Président du MNHN

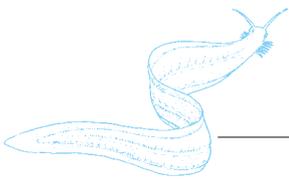
**Marie-Laure LE LOUARN**

Professeure des écoles, maître-ressource en sciences

Dessins

**Alain BÉNÉTEAU, Thomas HAESSIG, Dominique VISSET**

**Belin:**  
ÉDUCATION



# SOMMAIRE

Avant-propos 5

## Partie I

Notions clés, difficultés classiques et débats récurrents ..... 9

**Chapitre 1** L'essentiel en quelques pages 10

**Chapitre 2** Comprendre l'évolution, c'est aussi comprendre la philosophie des sciences 37

**Chapitre 3** La genèse de la théorie de l'évolution: un aperçu 51

**Chapitre 4** Les difficultés de compréhension de la théorie de l'évolution 89

**Chapitre 5** Concepts flous et idées fausses 129

**Chapitre 6** La théorie de l'évolution récupérée ou combattue 165

**Chapitre 7** La théorie de l'évolution: réception et enjeux d'éducation 199

**Annexe** Comment répondre aux objections créationnistes? 216

## Partie II

Quelques morceaux choisis de l'évolution ..... 229

**Chapitre 1** D'où viennent-ils? 40 taxons et leur plus ancien fossile connu 230

**Chapitre 2** Sélection de données sur l'histoire de la vie et de la Terre 239

**Chapitre 3** En finir avec l'hégémonie des dinosaures: étudier les amniotes 247

**Chapitre 4** Sept instantanés de la biodiversité passée 317

1. Introduction 317

2. L'écosystème marin de Chengjiang (Cambrien) 1\*

3. Le récif de Gogo (Dévonien) 5\*

4. La forêt marécageuse de Montceau-les-Mines (Carbonifère) 9\*

5. Le bassin de Holzmaden (Jurassique) 13\*

6. La lagune de Solnhofen-Eichstätt (Jurassique) 17\*

7. La forêt aux lacs de Jehol (Crétacé) 21\*

8. Le lac de la forêt tropicale de Messel (Éocène) 25\*

## Partie III

Les mécanismes de l'évolution à l'œuvre ..... 327

**Dossier 1 La variation** 328

1. La bergeronnette grise et ses sous-espèces 328

2. Les variations géographiques du zèbre des plaines 331

3. Les variations chez le pin sylvestre 332

4. Un exemple de variation à l'échelle cellulaire et moléculaire: l'expression stochastique des gènes 333

5. Un exemple de variation non génétique: la culture 337

**Dossier 2 Transmission et filiation** 339

1. La plasticité phénotypique 340

2. Filiations au cours de la cancérogenèse et du développement embryonnaire 346

3. Trois exemples de transmission non génétique 349

**Dossier 3 Les contraintes sélectives** 354

1. La contrainte de prédation subie 354

2. La contrainte d'avoir à capter des ressources 360

3. La contrainte d'avoir accès au partenaire sexuel 362

4. Contraintes physiques et chimiques 364

\* Cahier couleur au centre de l'ouvrage.

<b>Dossier 4</b>	<b>Dérive génétique et sélection naturelle: un jeu de hasard</b>	367
<b>Dossier 5</b>	<b>La sélection naturelle à l'œuvre</b>	374
1.	La radiation adaptative des pinsons de Galapagos	374
2.	Les souris des <i>Sand Hills</i> du Nebraska	393
3.	Les lézards des Caraïbes et les cyclones	395
4.	Les poux des pigeons	398
5.	Un exemple de sélection à l'échelle cellulaire	399
<b>Dossier 6</b>	<b>L'adaptation</b>	402
1.	Des adaptations spectaculaires chez le lézard <i>Podarcis sicula</i>	403
2.	L'évolution rapide des geckos dans le Cerrado (Brésil)	404
3.	Pertes fortuites, désadaptations et adaptations chez les téléostéens antarctiques	405
4.	Compromis, contraintes et atavismes	415
<b>Dossier 7</b>	<b>La spéciation: quelques études de cas</b>	425
1.	Des spéciations sympatriques par hybridation	425
2.	Une spéciation sympatrique sans hybridation	429
3.	Des spéciations en anneaux	430
4.	Des spéciations rapides	438
<b>Dossier 8</b>	<b>Mutualisme et co-évolution</b>	447
1.	Les réseaux mutualistes	447
2.	Les endosymbioses insectes-bactéries	453
3.	Un exemple de co-évolution: l'orchidée comète et un papillon-sphinx de Madagascar	460
<b>Dossier 9</b>	<b>Convergences évolutives</b>	466
1.	Quand les mammifères « font des tigres à dents de sabre »	466
2.	Quand les mammifères « font des taupes »	468
3.	Quand les insectes « font des pattes antérieures ravisseuses »	470
4.	Conclusion	474

## Partie IV

### Évolution et histoire de la vie ..... 477

<b>Dossier 1</b>	<b>L'évolution humaine: le clade des hominines</b>	478
1.	Introduction	478
2.	L'Homme de Djebel Irhoud: le plus ancien <i>Homo sapiens</i> connu	478
3.	L'origine panafricaine d' <i>Homo sapiens</i>	481
4.	Quand <i>Homo sapiens</i> rencontre les Néandertaliens et les Denisoviens	483
5.	L'Homme de Florès: un humain à part?	489
6.	Les origines phylogénétiques possibles à <i>Homo sapiens</i> , Néandertal, Denisova	489
7.	Diversité générale des Hominines depuis 7 millions d'années: un effet d'échantillonnage	490
8.	Les traces de l'évolution humaine dans le génome d' <i>Homo sapiens</i> : petit panorama mondial des adaptations locales	491
9.	Les traces de l'évolution humaine dans l'anatomie	495
10.	Le « mouchoir de poche » de l'évolution humaine	496
<b>Dossier 2</b>	<b>L'évolution des équidés: de l'histoire des sciences à l'histoire d'un groupe</b>	498
1.	La vision de l'évolution des équidés de 1879 à 1951	498
2.	L'histoire des équidés revue et corrigée	502
<b>Dossier 3</b>	<b>Les oiseaux sont des dinosaures</b>	507
1.	Les preuves de l'origine dinosaurienne des oiseaux	507
2.	L'origine théropode des oiseaux et le paradoxe temporel	513
3.	<i>Archæopteryx</i> : une mosaïque de caractères	515
4.	Les oiseaux, autres rois de la bipédie	518
5.	L'origine du vol	521
6.	L'origine des plumes	526
<b>Dossier 4</b>	<b>La crise Permien-Trias</b>	543
1.	La crise en milieu marin	545
2.	La crise en milieu continental	557
3.	Les causes de la crise	560

<b>Dossier 5 L'extinction de masse de la mégafaune mammifère à la fin du Pléistocène</b>	562
1. Les groupes et les espèces affectés selon les continents	562
2. Une extinction sélective	564
3. Des chronologies et des intensités différentes selon les continents	565
4. Les rôle des humains en débat	565
5. Le rôle des changements environnementaux	567
6. Conclusion	572
<b>Dossier 6 Zoom sur un événement paléoclimatique majeur: le dernier cycle interglaciaire/glaciaire en Europe</b>	573
1. Les principales caractéristiques du dernier cycle interglaciaire/glaciaire	575
2. Histoire des végétaux ligneux au cours du dernier maximum glaciaire et de la transition vers l'interglaciaire actuel	582
<b>Dossier 7 Un exemple de scénario évolutif: l'évolution de la faune mammalienne en Amérique du Sud au Cénozoïque</b>	589
1. L'Amérique du Sud au Cénozoïque: 62 millions d'années de solitude	589
2. Les principaux groupes de mammifères sud-américains endémiques au Cénozoïque	589
3. L'isolement total: un mythe	593
4. Tous les mammifères que l'Amérique du Sud n'a pas connus au Cénozoïque	595
5. La mise en place de l'isthme de Panama	595
6. Le grand échange de faunes inter-Amériques	596
<b>Dossier 8 Les grands événements revisités</b>	602
1. L'évolution vue par une moule	602
2. L'évolution vue par un escargot	602
3. L'évolution vue par une fourmi	603
4. L'évolution vue par un pommier sauvage	603
5. L'évolution vue par un humain	603
6. L'évolution vue par une truite	604
<b>Dossier 9 Les humains et la biodiversité</b>	605
1. Les humains et l'érosion de la biodiversité en Nouvelle-Zélande	605
2. La sauvegarde d'une espèce éteinte à l'état sauvage en Nouvelle-Zélande: le kakapo	616
3. Quand la phylogénie aide à préserver la biodiversité	622
4. L'importance de préserver la diversité des populations de plantes cultivées	626
<b>Dossier 10 La découverte de nouvelles espèces</b>	627
1. Une nouvelle espèce sous notre nez: le brochet aquitain	627
2. Une nouvelle espèce cachée dans une population oubliée: l'orang-outan de Tapanuli	628
3. Le flux de nouvelles espèces chez les oiseaux ne se tarit pas	630
4. Une nouvelle espèce d'abord connue par son génome: l'archée <i>Prometheoarchaeum syntrophicum</i>	636
5. Inventaire de la biodiversité et chauvinisme taxonomique	637
6. D'autres espèces nouvellement décrites entre 1990 et 2018	640
Notes	647
Bibliographie	650
Glossaire	657
Index des notions et des noms communs	658
Index des noms d'espèces et de genres	660
Index des noms propres	663
Table des matières	664

# Avant-propos à la seconde édition

Par Guillaume Lecointre

**A**-t-on jamais vu des pigeons devenir cigognes ? Non. Alors comment imaginer que les espèces ne soient pas fixes et immuables, comme gravées dans le marbre de la nature ? Et l'humain, l'humain qui pense, qui a composé tant de musiques, peint tant de tableaux, construit des villes, inventé le TGV, etc., qui penserait à contredire que cet humain-là est l'aboutissement, le point d'orgue de l'évolution ?

Et pourtant... les espèces changent, elles varient, en permanence et depuis toujours. Et l'humain, ausculté sous un angle scientifique et seulement scientifique, n'est ni plus ni moins évolué ni abouti que n'importe quel autre être vivant. Pour le scientifique qu'est le biologiste, l'humain n'a pas une place à part dans le monde vivant. Ces quelques idées reçues que nous venons de démentir font bel et bien obstacle à la compréhension de l'évolution par le grand public. Pourquoi ? Où se situent les freins ?

## Nos intuitions peuvent nous tromper

L'évolution biologique est un phénomène du monde réel que nous pouvons voir de nos yeux. Il suffit de constater que, parmi les individus qui se reproduisent entre eux, on observe de la variation, c'est-à-dire le carburant, le point de départ de l'évolution. Ce sont les variations continues des êtres vivants passées au crible de la sélection naturelle qui, génération après génération, font que les populations se maintiennent dans un milieu donné. On dit que « la nature a horreur du vide », mais surtout elle a horreur de l'immuable. Tout change tout le temps, cela provient simplement des lois de la physique et de la chimie. Et à chaque génération, seule une fraction de ce qui a varié parvient à se maintenir et à engendrer une descendance ; c'est pourquoi les membres d'une population ou d'une espèce donnée, à un moment donné, se ressemblent. L'origine de la ressemblance est un vaste élagage de populations prolifiques. Sur un plus long terme, si le milieu change, alors ce sont des combinaisons différentes de variations qui parviendront à se maintenir, et c'est ainsi que les « espèces » évoluent. Mais nous ne sommes pas encore suffisamment habitués, dans notre culture, à associer la variabilité à l'idée d'évolution. Non, pour admettre spontanément l'évolution, nous aimerions voir une espèce de grande taille subir des transformations spectaculaires en quelques générations. Certes, cela existe, notamment chez certains lézards, mais nous avons rarement l'occasion de l'observer. Par conséquent, le phénomène d'évolution échappe pour une large part à nos sens : les espèces de grande taille ont généralement besoin de trop longues périodes pour que les changements physiques qui les affectent nous soient perceptibles, et les espèces à évolution rapide sont invisibles – ou presque – à nos yeux.

Dès lors, il n'est pas surprenant que les représentations premières de la biodiversité soient celles d'un monde naturel stable et fixe. Mais est-ce si grave que cela, pourrait-on se demander ? Oui. Car si l'on ne comprend pas l'évolution, ce n'est pas seulement l'histoire du vivant qui n'est pas compréhensible, c'est également sa dynamique même qui ne l'est plus. En effet, si l'on ne comprend pas l'évolution, il n'est pas possible de penser une protection efficace des espèces : qui pourrait prétendre mettre en œuvre des mesures de préservation sur le long terme d'espèces menacées sans appréhender la dynamique du changement de ces espèces ? Si l'on ne comprend pas l'évolution, on n'a plus les moyens d'assurer la santé humaine à large échelle : qui pourrait aujourd'hui avoir l'ambition d'adopter des mesures efficaces pour lutter contre une épidémie sans percevoir la dynamique du changement des virus, bactéries ou parasites ? Bref, sans compréhension de l'évolution du vivant, ni les progrès de la médecine ni ceux de l'agronomie, ni ceux de l'écologie scientifique n'auraient été rendus possibles.

## Nous peinons à identifier une démarche véritablement scientifique

Comprendre l'évolution implique également des enjeux culturels fondamentaux, au premier rang desquels la connaissance du fonctionnement des sciences, de ce qu'elles font, de ce qu'elles disent et de leurs intentions. Comme d'autres théories, la théorie de l'évolution se nourrit de faits expérimentables et « expérimentés ». Comme d'autres théories (théorie chromosomique de l'hérédité, théorie cellulaire, théorie mobiliste des plaques lithosphériques, etc.), ses manifestations les plus probantes échappent la plupart du temps à nos sens humains. Comme d'autres théories, celle de l'évolution est à la fois *une théorie très cohérente* et *une multitude de faits d'évolution*.

Alors, pourquoi sa réception par le public non spécialiste et son enseignement semblent-ils plus difficiles que ceux d'autres théories ? En partie parce que la théorie de l'évolution constitue la façon dont les sciences répondent aux questions relatives à l'origine des espèces, en particulier de l'espèce humaine et de ses sociétés. Or à l'extérieur des sciences, d'autres modes de production d'affirmations sur le monde occupaient déjà ce terrain avant la science moderne, et certains d'entre eux s'opposent activement aux résultats des sciences de l'évolution (la distribution spectaculaire, en 2007, de *l'Atlas de la création* – grossière charge contre la théorie de l'évolution et le darwinisme – dans les établissements scolaires et les laboratoires de recherche en est un exemple parmi d'autres). Le point est d'autant plus sérieux que la mimétique pseudo-scientifique est devenue le sport favori de ceux qui, aujourd'hui, nient la théorie contemporaine de l'évolution – les créationnistes modernes – depuis la « science créationniste » américaine des années 1970-1990 jusqu'au « dessein intelligent » (« *Intelligent Design* ») d'aujourd'hui.

Face à ces attaques, les citoyens sont désarmés car il leur manque souvent les repères qui permettent de caractériser, au-delà des étiquettes et des débats techniques, une démarche réellement scientifique. Pourtant, quelques repères épistémologiques suffisent pour identifier le « dessein intelligent » comme typiquement non scientifique. Et l'enjeu est important, car les enseignants font face, depuis quelques années, à une recrudescence d'objections de nature métaphysique ou religieuse quant au contenu du cours de biologie. Il faut les aider à y répondre de manière laïque, c'est-à-dire en convoquant l'épistémologie et non un débat où seraient confrontées les options métaphysiques personnelles des uns et des autres. Cela requiert d'examiner, en philosophie des sciences, le cadre général dans lequel l'évolution, en tant que théorie scientifique, progresse. Cela requiert d'examiner ce que les sciences disent en toute légitimité, et ce qu'elles ne peuvent pas dire.

## Nos discours sont imprégnés de finalisme et d'anthropocentrisme

La compréhension de l'évolution rencontre des obstacles plus généraux encore. Les élèves des classes de sciences de la vie et de la Terre ne sont pas, dans leur majorité, hostiles à la réception du contenu des cours de biologie et de paléontologie. Et le grand public, en France, admet dans sa grande majorité que le vivant est le produit d'une évolution passée et qu'il continue d'évoluer. Seulement, très souvent, il ne comprend ni les sources, ni les mécanismes, ni les effets de l'évolution. Qu'il s'agisse de livres de vulgarisation, d'enseignement, de discours prononcés lors de conférences publiques, d'émissions radiodiffusées ou télévisées, c'est toute notre grammaire qui est rétive à retranscrire correctement une bonne compréhension des mécanismes et de l'histoire de l'évolution.

En effet, alors que nous sommes habitués à construire des phrases dans lesquelles la nature ou l'évolution sont le sujet du verbe, l'évolution n'est pas un acteur extérieur aux individus et aux espèces; l'évolution est la dynamique interne même des individus et des espèces. Là où toute notre vie psychique consciente s'organise autour d'actes intentionnés, l'évolution est un processus aveugle d'où intentions et destins sont absents. Là où nous aimons donner à une

histoire un sens en fonction de sa fin, l'histoire de l'évolution du vivant n'est que rétrospectivement racontée et sa fin n'est pas contenue en germe parmi les forces qui impriment son mouvement. Autrement dit, elle est hautement contingente, elle aurait très bien pu être toute autre.

Là où nous aimons nous considérer comme le centre du monde, l'évolution est un phénomène général dont nous ne sommes pas l'aboutissement ultime et au sein duquel l'individu s'efface devant la population. Là où nous aimons contrôler le monde réel, nous subissons l'évolution. Là où nous espérons anticiper ce qui va se passer, l'évolution n'est pas prévisible au-delà d'un très court terme. Là où nous concevons l'harmonie entre la forme d'un objet et la fonction pour laquelle il a été façonné comme le fruit du talent de l'artisan, l'évolution nous explique rationnellement comment de telles « harmonies » sont possibles dans la nature sans aucun artisan ni dessein. Là où nous voyons la source de la régularité des espèces – les chats font des chats et les souris font des souris – dans un principe d'ordre, incarné soit dans une création divine, soit dans un « programme génétique » ou un « plan d'organisation », l'évolution nous enseigne que l'espèce est une convention de langage posée sur une régularité issue d'un filtre. Dans cette seconde édition, nous attarderons sur ce filtre: la *sélection naturelle* qui, nous l'avons dit, pose comme principe que dans une population d'entités biologiques, seule une fraction d'entre-elles parvient à engendrer des semblables. Elle assure ainsi à tout moment la *relative régularité* et les *performances* de cette population au prix d'un cimetière invisible. L'ordre n'est nullement à l'origine des entités biologiques. Nous insisterons sur une idée importante: si la biologie n'est ni la physique, ni la chimie, c'est qu'en biologie l'ordre n'est pas un principe causal, mais c'est ce que nous devons expliquer – à l'échelon biologique. C'est le désordre physico-chimique, qui, pris dans les mailles d'un filtre qu'on appelle la sélection naturelle, est à l'origine d'une illusion d'ordre. La preuve en est qu'il n'existe pas deux êtres vivants identiques – à l'atome près. Là où nous aimons, en tant qu'êtres intentionnés, que l'ordre soit à l'origine des choses, l'évolution et la biologie ont pour devoir d'expliquer un ordre apparent à partir du désordre. C'est dire à quel point l'évolution nous prend à rebrousse-poil.

## Comment lever les freins à la compréhension de l'évolution ?

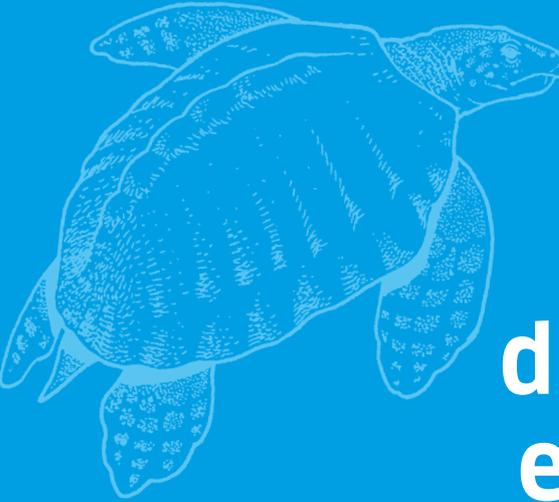
L'évolution ne cesse d'aller à contre-courant de nos réflexes premiers et profonds. Pourquoi ? Tout simplement parce que parler d'évolution, c'est parler de sciences et seulement de science. Depuis un peu plus de deux siècles, les sciences n'ont pour fonction ni de nous rassurer, ni de nous faire plaisir. Elles ont pour fonction de fournir des explications rationnelles sur le monde réel, explications collectivement validées par des expérimentateurs indépendants. Les sciences ont toujours porté notre compréhension du monde réel au-delà des limites de nos sens et de nos réflexes psychologiques. Mes sens me disent que le Soleil tourne autour de la Terre puisque mes yeux, au cours d'une journée, voient le Soleil changer de place. Les sciences m'enseignent que ce mouvement apparent s'explique parce que c'est la Terre qui tourne sur elle-même. Mon intuition me dit que l'espèce humaine est le summum de l'évolution. Les sciences m'enseignent que l'espèce humaine est une espèce parmi des millions d'autres. Pour autant, ni l'astronomie, ni les sciences de l'évolution ne détrônent ou ne dégradent l'espèce humaine : ce n'est ni leur propos, ni leur intention. Les sciences, dans leurs méthodes et leurs résultats, sont contractuellement non intentionnées au plan moral, politique, métaphysique ou religieux.

Tous les freins que nous venons d'évoquer expliquent pourquoi il est si difficile de parler d'évolution sans trahir la pensée scientifique. Les scientifiques eux-mêmes inventent des mots comme « stratégie adaptative », « plan d'organisation », « fossile vivant », « programme génétique », qui vont à rebours du cadre théorique général, alors qu'ils essaient honnêtement de faire progresser ce dernier ou de le diffuser vers le public non spécialiste. C'est là tout le problème épineux – et loin d'être résolu – du caractère fécond et/ou vicieux des métaphores en science, problème au sujet duquel il ne se dégage pas de consensus parmi les scientifiques. Les difficultés sont donc culturelles, épistémologiques, théoriques et pédagogiques.

Le *Guide critique de l'évolution* se propose d'examiner ces difficultés. C'est le guide qui est critique, c'est-à-dire qu'il analyse nos discours sur l'évolution et donne des pistes sur ceux à éviter ou ceux à préférer. Il ne critique pas la théorie contemporaine de l'évolution, mais la façon dont nous en parlons. C'est un guide également parce qu'il donne le cadre intellectuel général dans lequel on peut comprendre l'évolution, tout en fournissant de nombreux outils et documents qui permettront à un large public d'élaborer un discours qui ne trahisse pas les sciences qui l'ont forgé et de renouveler ses exemples. Le *Guide critique de l'évolution* n'est donc ni un ouvrage d'histoire des sciences, ni un livre qui résume les principaux faits d'évolution (d'excellents ouvrages, notamment anglo-saxons, le font déjà<sup>1</sup>).

- Dans sa **première partie**, le *Guide critique de l'évolution* explique le cadre scientifique (chapitre 1), épistémologique (chapitres 1 et 2) et historique (chapitre 3) dans lequel on peut comprendre l'évolution. Il donne ensuite les clés indispensables pour déjouer toute une série de pièges plus ou moins classiques (chapitres 4 et 5). Puis il présente les différentes formes de créationnismes et explique comment démonter leurs objections sur l'évolution (chapitre 6). Enfin, il expose les enjeux de l'enseignement de la théorie de l'évolution, tout en suggérant quelques pistes pédagogiques (chapitre 7). Les deux principales nouveautés que nous aborderons dans cette seconde édition sont d'une part le rôle stabilisateur de la sélection naturelle et, d'autre part, montrer en quoi la biologie s'est éloignée de la toute-puissance du gène. Nous nous interrogerons ainsi sur la structure de la théorie de l'évolution dans une biologie où le gène n'est plus ni un régisseur, ni un contrôleur, ni un notaire, mais plutôt un partenaire. Cela nous conduira à expliquer les notions de synthèse évolutionnaire étendue, d'hérédité étendue, de construction de niche, de plasticité phénotypique et d'ontophylogénèse.
- La **deuxième partie** du livre, illustrée par plus d'une centaine de reconstitutions d'êtres vivants et de paysages, raconte quelques morceaux choisis de l'évolution. Elle présente une liste actualisée plus anciens fossiles connus d'une quarantaine de groupes de l'arbre du vivant (chapitre 1). Elle propose de revisiter la notion « d'étape de l'évolution » à travers une sélection d'événements qui ont jalonné l'histoire de la Terre et de la vie depuis 4,5 milliards d'années (chapitre 2). Elle offre un voyage dans l'ère Mésozoïque, entre – 250 et – 65 millions d'années, qui permet de montrer qu'à cette lointaine époque dont l'imaginaire collectif a surtout retenu les dinosaures, le monde des vertébrés amniotes (dont nous sommes) ressemblait en fait beaucoup, par certains aspects, à celui que l'on connaît aujourd'hui (chapitre 3). Enfin, elle fournit des reconstitutions de l'environnement, de la faune et de la flore correspondant à plusieurs sites fossilifères exceptionnels (chapitre 4). Ces « paysages disparus » sont l'occasion de montrer à quel point nos représentations du monde vivant passé sont parfois biaisées... De nouveaux paysages ont été ajoutés à cette seconde édition, qui compte désormais sept reconstitutions couvrant une période allant du Cambrien à l'Éocène.
- Le *Guide critique de l'évolution* propose enfin, grâce à dix-neuf dossiers, une sélection de données concernant les principales problématiques des sciences de l'évolution. Les dossiers de la **troisième partie** abordent les mécanismes de l'évolution à l'œuvre, tandis que ceux de la **quatrième partie** s'attachent à montrer l'évolution sous l'angle de l'histoire de la vie. Dans cette seconde édition, l'organisation des dossiers a été simplifiée et de nombreuses nouveautés font leur apparition sur le thème de la variation, de la transmission et de la filiation, des contraintes, de la sélection naturelle, de l'adaptation, de la spéciation, du mutualisme et de la co-évolution, de l'évolution humaine ou encore sur de la découverte de nouvelles espèces.

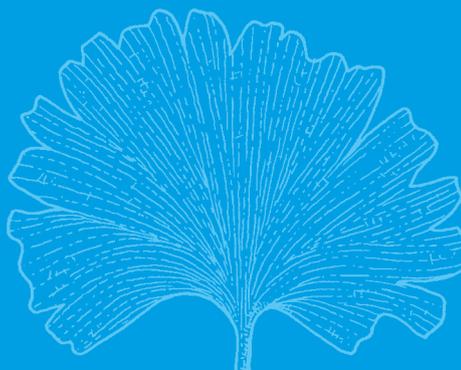
Ouvrage facile et agréable à lire, le *Guide critique de l'évolution* sera bien sûr utile à tous les citoyens amoureux de la nature, à tous les citoyens curieux de comprendre et de préserver le monde vivant qui les entoure, à tous les citoyens désireux de comprendre pourquoi l'évolution suscite, en dehors du monde des sciences, autant de passions et de combats encore aujourd'hui et à tous les enseignants en sciences et en philosophie (depuis l'école élémentaire jusqu'aux premiers cycles universitaires).



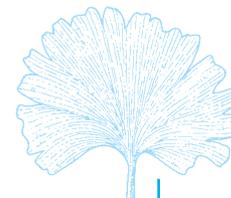
# Notions clés, difficultés classiques et débats récurrents



CHAPITRE 1	L'essentiel en quelques pages .....	10-36
CHAPITRE 2	Comprendre l'évolution, c'est aussi comprendre la philosophie des sciences.....	37-50
CHAPITRE 3	La genèse de la théorie de l'évolution: un aperçu.....	51-88
CHAPITRE 4	Les difficultés de compréhension de la théorie de l'évolution.....	89-128
CHAPITRE 5	Concepts flous et idées fausses .....	129-164
CHAPITRE 6	La théorie de l'évolution récupérée ou combattue.....	165-198
CHAPITRE 7	La théorie de l'évolution: réception et enjeux d'éducation.....	199-227



# L'essentiel en quelques pages



Les sciences construisent un savoir objectif, c'est-à-dire un savoir testable, vérifiable et vérifié par des observateurs indépendants. Le savoir scientifique se caractérise par une universalité non dogmatique: tout savoir est considéré comme universellement valide pour tout humain disposé à raisonner scientifiquement, et ceci tant qu'il n'est pas réfuté. Ce savoir est fiable dans le présent, sans que nous ayons besoin de le considérer vrai pour toujours, ce qui en ferait un dogme. Le savoir scientifique est légitime parce qu'il constitue ce qu'on a de mieux pour le moment, tout en restant ouvert à sa propre réfutation. Cette réfutation elle-même doit être reproduite par des observateurs indépendants avant d'être prise au sérieux. *Ce projet de connaissance objective est collectif*, il ne peut donc pas être mélangé à des considérations métaphysiques personnelles construites et choisies hors des méthodes scientifiques.

Ce projet est possible parce que, depuis un peu plus de deux siècles, les sciences n'expliquent la nature qu'à partir du monde naturel. En d'autres termes, le recours à des entités définies par leur immatérialité (élan vital, âme, essence, transcendance, anges, démons, fantômes, une certaine conception de l'esprit, etc.) n'a pas cours dans le champ méthodologique des sciences. Partant de méthodes au sein desquelles on peut identifier un socle commun minimal – qui sera exposé dans ce livre – les sciences ont des comptes à rendre sur, entre autres choses, les origines de ce qui existe: origine de l'Univers, origine de la Terre, origine de la vie, des humains, des espèces, des minéraux, des fossiles, des strates géologiques, des montagnes, etc.

Pour nombre de nos contemporains, ce discours sur les origines ne semble pas scientifique. Souvent incapables de situer la limite entre ce qui est scientifique et ce qui ne l'est pas, la question des origines leur semble être une spéculation de plus, perdue quelque part entre des textes sacrés et les récits mythologiques. Il est vrai que le discours scientifique sur les origines semblant, en première instance, provenir d'un exercice de reconstitution du passé, on pourra avoir l'impression que, faute de machine à remonter le temps, toute démarche scientifique consistant à inférer le passé n'est pas fiable. C'est pourtant se tromper sur trois points:

- premièrement, l'expérimentation directe n'est pas la seule façon d'apporter une preuve en sciences. L'histoire, en tant que reconstitution d'une chaîne d'événements et/ou d'objets du passé, est également susceptible d'apporter des preuves scientifiques, mais selon des modalités bien à elle, qui permettent notamment de mesurer la cohérence des scénarios reconstruits, lesquels sont répétables d'un observateur à l'autre. Nous reviendrons sur ce point;

- deuxièmement, toute preuve historique repose *aussi* sur la connaissance des processus physiques, chimiques et biologiques à l'œuvre dans le monde d'aujourd'hui, car ces derniers ont également été à l'œuvre dans le monde d'hier. Pour ne prendre qu'un exemple, le monde physique est régi par des lois aux effets intemporels et, au nom de ce principe, on peut dire sans hésitation que, de son vivant, un *Diplodocus* était soumis à la pesanteur comme l'est la girafe aujourd'hui – on retrouve d'ailleurs des traces des effets de la pesanteur dans la structure des os d'une girafe et d'un *Diplodocus*;

- troisièmement, la preuve de l'existence du processus de l'évolution biologique repose aussi sur des expérimentations. Par exemple, beaucoup pensent que l'on n'a « jamais vu une espèce évoluer », ou que l'on n'a « jamais vu les continents bouger ». Or les satellites sont capables aujourd'hui de mesurer la vitesse de déplacement des continents. Or l'instabilité de ce que nous appelons une espèce peut être mesurée

au cours du temps en laboratoire – sur des organismes vivants à temps de génération court comme les bactéries ou les mouches drosophiles – et elle est également observée dans la nature, par exemple lorsqu’il s’agit de lutter contre l’évolution des parasites des plantes cultivées, ou lorsque l’on constate qu’il a suffi de quelques siècles pour passer, par des remaniements chromosomiques, d’une espèce de souris à six espèces sur l’île de Madère, ou encore lorsque de nouvelles espèces de plantes apparaissent spontanément par hybridation.

Qu’on se le dise donc, à partir d’une approche parfaitement scientifique on peut sonder le passé et tenter de le reconstituer, qu’il s’agisse du passé très récent des humains (histoire) ou du passé de tous les êtres vivants depuis que la vie est née (évolution). Et les difficultés de compréhension de l’évolution viennent pour beaucoup de la méconnaissance de la démarche scientifique qui est à l’œuvre.

# 1

## Mieux comprendre la démarche scientifique pour mieux comprendre l’évolution

Ce n’est pas parce que nos sens nous montrent un monde stable que celui-ci ne change pas. Le monde d’hier, bien qu’animé par les mêmes lois physiques et chimiques que celles d’aujourd’hui, était différent dans ses formes, qu’il s’agisse des continents ou des espèces. La vitesse du changement peut tout simplement être imperceptible à nos yeux. « *De mémoire de rose, il n’y a qu’un jardinier au monde* », écrit un jour malicieusement Bernard Fontenelle (1657-1757). Autrement dit, comme le rappelait Diderot (1713-1784), de mémoire de rose, on n’a jamais vu mourir un jardinier.



Ce qui nous apparaît stable à grande échelle peut résulter d’une instabilité foncière des parties constituantes à petite échelle.

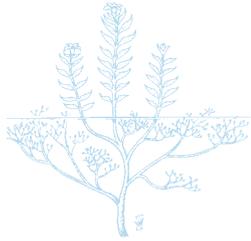
Mais ce n’est pas tout: ce qui nous apparaît stable à grande échelle peut résulter d’une instabilité foncière d’une myriade de parties constituantes à petite échelle. Par exemple, en nous regardant dans la glace d’une semaine à l’autre, nous avons l’impression que nous ne changeons pas, mais en réalité nous avons changé nos cellules. C’est d’ailleurs pour cela que nous mangeons, buvons, respirons: nous changeons notre matière en permanence. La perception de la stabilité et du changement n’est donc pas seulement une affaire d’échelle temporelle, c’est aussi une affaire d’échelle métrique.

Mais il ne s’agit pas seulement de savoir si l’on observe l’individu à l’œil nu ou à l’échelle de ces cellules. Ainsi, de mémoire d’humain, on a toujours vu des pies avec le même plumage. Mais les sciences de l’évolution nous enseignent que cette *régularité* détectée à grande échelle parmi les populations, et à partir de laquelle nous forgeons des espèces pour les besoins de notre langage, est le fruit d’un filtre opéré sur les individus (et donc à plus petite échelle): elle résulte d’un cimetière invisible d’individus qui n’ont pas laissé de descendance parce qu’ils étaient trop divergents pour survivre et se reproduire dans les environnements dans lesquels ils étaient.

Seulement voilà, nous ne sommes pas habitués à penser que l’impression d’« ordre » que donne une régularité (celle des saisons, celle des individus d’une même espèce...) puisse avoir pour origine un « désordre » à plus petite échelle. Pourtant, la régularité des pies provient du filtre sélectif opéré sur des variations désordonnées apparues parmi les individus.

Les humains ont toujours détesté le désordre et le hasard. Il leur semble que le désordre menace la cohérence et l’efficacité de leurs décisions et actions. Quant au

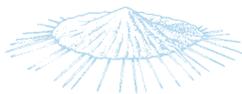
hasard, ils l'aiment bien pour jouer, mais pas du tout pour expliquer leurs origines. Comme un enfant est rassuré d'être aimé de ses parents parce qu'il provient d'eux, les humains devenus adultes aiment à se rassurer en pensant que leur espèce existe parce qu'elle a été désirée, attendue, voulue. D'où le finalisme spontané si répandu, chez les enfants comme chez les adultes. Voulue par qui ? Par l'instigateur de cet « ordre » apparent. Qu'on en appelle à la Nature (une Nature personnifiée, sujet du verbe : « *la Nature fait bien les choses* »), qu'on en appelle à la Providence, ou qu'on en appelle à un programme génétique, l'ordre est spontanément, pour nous, ce qui explique pourquoi nous sommes là et pourquoi les choses sont comme elles sont. Mais avec ce genre d'explication, on quitte le domaine des sciences biologiques.



L'évolution biologique explique comment et pourquoi ça ne change pas (à grande échelle métrique) alors que ça change tout le temps (à petite échelle métrique).

Car les sciences biologiques, à l'échelle d'observation qui est la leur, ont le devoir d'expliquer la régularité – l'ordre – à partir du désordre chimique. L'ordre n'est pas ce qui explique, c'est ce qui est à expliquer. Si l'on affirme que « les pies se ressemblent dans leur forme parce que, dans chacune, il existe un « programme génétique de pie », on n'a rien expliqué de l'origine de ce qui fait pie, ni dans sa forme, ni dans son programme génétique. L'évolution biologique, à travers son idée centrale de sélection naturelle, explique donc comment et pourquoi ça ne change pas (à grande échelle métrique) alors que ça change tout le temps (à petite échelle métrique). Elle explique en même temps pourquoi et comment ce qui ne change pas à petite échelle temporelle finit par changer à grande échelle temporelle. La sélection naturelle explique donc à la fois la ressemblance des individus d'une même espèce entre eux à court terme, et le changement de l'espèce à long terme. Curieusement, nous n'avons retenu de ce double message de Charles Darwin (1809-1882) que le second. Mais ceci est un point sur lequel nous reviendrons.

L'évolution biologique est contre-intuitive d'abord parce que, nous venons de le voir, elle nous force à jongler avec des échelles métriques (surtout les petites) et les échelles temporelles (surtout les grandes) qui ne nous sont pas familières. Elle constitue un fait d'une ampleur et d'une portée hors de nos sens, sur des durées souvent inconcevables pour nous. À quelques exceptions près, la règle générale est : « petit changement = petite durée » et « grand changement = grande durée ». Par conséquent, soit le changement d'une espèce dans un temps qui nous est concevable est imperceptible à nos sens, soit des changements peuvent paraître spectaculaires à nos yeux entre une forme ancienne et une forme descendante récente, mais ces formes sont séparées par des durées inconcevables. Et malheureusement, ceux des êtres vivants qui évoluent vite, qui produisent de grands changements dans de petites durées, sont bien au-delà de nos capacités d'observation directe... Par exemple, un virus, une bactérie ou un insecte ravageur qui s'adaptent en quelques années aux contraintes que nous leur imposons sont autant d'êtres que nous ne pouvons voir *de nos yeux*.



L'évolution biologique est un phénomène populationnel, c'est-à-dire qu'elle s'apprécie à l'échelle de populations.

Et même si nous pouvions les observer... il faudrait le faire avec constance. Car l'évolution biologique est un phénomène populationnel, c'est-à-dire qu'elle s'apprécie à l'échelle de populations. Il ne faut pas s'attendre à voir *de ses yeux* un individu muter spontanément à un moment donné de sa vie. On constate une mutation lorsque sa fréquence la rend détectable au sein de populations.

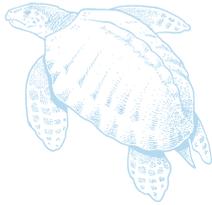
L'évolution biologique reste donc, le plus souvent, imperceptible à nos pauvres sens humains, et c'est peut-être ce qui permet si facilement à tant de forces sociales extra-scientifiques de la nier. Cependant, cette explication est loin d'épuiser tous les déterminants de ces négations, nous y reviendrons dans cet ouvrage. Du point de vue de l'enseignement des sciences, la dimension populationnelle du phénomène évolutif, son imperceptibilité, les efforts d'abstraction qu'il requiert, son incompatibilité avec notre tendance spontanée à l'essentialisme (voir l'encadré p. 38), à l'anthropocentrisme,

à imaginer des « destinées » sont à coup sûr autant d'obstacles à sa compréhension. Plus il y a d'obstacles culturels, plus il est nécessaire de traiter d'épistémologie, c'est-à-dire de ce qui fait la démarche scientifique. Voilà pourquoi ce livre, dans sa première partie, est avant tout un relevé de ces obstacles accompagné de leur traitement épistémologique et non pas un exposé exhaustif de la théorie de l'évolution: une bonne partie des solutions aux difficultés rencontrées entre autres par les enseignants concernant l'évolution sont davantage épistémologiques que biologiques.

Cela est d'autant plus vrai que d'un point de vue scientifique, les fondements de l'évolution biologique sont somme toute assez simples. Nous allons voir que deux simples pages suffisent à les expliquer.

## 2

# Les fondements de l'évolution biologique en bref



La variabilité naturelle des êtres vivants est le socle, la racine, le point de départ de l'évolution biologique.

L'évolution biologique telle qu'elle est aujourd'hui validée par les scientifiques repose sur un enchaînement extrêmement simple de constats et de déductions, qui furent déjà ceux que Charles Darwin documenta méticuleusement dès 1859 dans son ouvrage *L'Origine des espèces*. Cet enchaînement a été validé un nombre incalculable de fois par des chercheurs de terrain, mais également en laboratoire, puis grâce à des expériences « grandeur nature » en permanence réalisées par l'industrie agronomique (lorsqu'elle tente de contrer les capacités évolutives de ravageurs), par l'industrie biotechnologique (lorsqu'elle tire parti des capacités évolutives d'êtres vivants pour leur faire fabriquer des molécules) ou encore par la recherche biomédicale (lorsqu'elle doit lutter contre les capacités évolutives des agents pathogènes pour les humains). L'enchaînement logique est exposé ci-après (voir **figure 4** p. 31).

## 2.1 Un enchaînement logique en cinq constats

### ● Constat n° 1

Parmi les individus qui se reconnaissent comme partenaires sexuels potentiels, il y a des *variations* (physiques, génétiques, d'aptitude, etc.). Quelle que soit la source de cette variation, il existe donc au sein de ce que nous reconnaissons comme des espèces une *capacité naturelle de varier*: la variabilité.

### ● Constat n° 2

Dès les débuts de la domestication, les humains ont toujours modelé une partie des êtres vivants à leurs besoins par des croisements sélectifs. Depuis plus de dix mille ans, une sélection artificielle est ainsi pratiquée en horticulture et en élevage au sein même de ce que nous appelons une espèce. Il existe donc chez une espèce donnée une *capacité naturelle à être sélectionnée*: la sélectionnabilité. Cette idée en implique une autre, très importante: une partie des variations sont *hérissables* d'une génération à l'autre et c'est d'ailleurs ce qui permet la sélection artificielle.

### Question

Est-ce que la variabilité naturelle est sujette à sélection dans la nature? Cette question revient à se demander quel pourrait être l'agent qui produirait cette sélection.

### ● Constat n° 3

Les espèces se reproduisent tant qu'elles trouvent des ressources (qu'il s'agisse d'aliments ou de conditions optimales d'habitat). Leur taux de reproduction est alors tel qu'elles parviennent jusqu'à la limite d'épuisement de ces ressources, ou bien que d'autres facteurs limitant leur population entrent en jeu (comme la prédation par d'autres espèces). Quand ces conditions limites sont atteintes, il y a surpeuplement. Il existe donc une *capacité naturelle de surpeuplement*. Cette capacité est manifeste lorsque les milieux sont perturbés, par exemple lorsque des espèces allogènes (introduites par les humains dans un milieu qui n'est pas le leur) envahissent subitement un environnement fermé comme une île. Ainsi, l'histoire des humains fournit de multiples exemples de transferts d'espèces suivis de pullulations, comme ce fut le cas avec l'importation du lapin en Australie.

### ● Constat n° 4

Pourtant, il existe des équilibres naturels. En effet, le monde naturel tel que nous le voyons – non perturbé par les humains – n'est pas constitué d'une seule espèce hégémonique, mais au contraire de multiples espèces en coexistence, et cela malgré la capacité naturelle de surpeuplement de chacune.

#### Inférence

Chaque espèce constitue une limite pour les autres espèces, soit qu'elle occupe leur espace de vie, soit qu'elle les exploite (prédation, parasitisme), soit qu'elle exploite les mêmes ressources alimentaires qu'elles, etc. Les autres espèces constituent donc autant de contraintes qui jouent précisément un rôle d'*agent sélectif*, que celui-ci soit passif ou actif (prédation).

### ● Constat n° 5

Le succès de la croissance et de la reproduction des espèces dépend également d'optimums physiques (température, humidité, rayonnement solaire, etc.) et chimiques (pH, molécules odorantes, toxines, etc.). En fait, ces facteurs physiques et chimiques de l'environnement constituent eux aussi des facteurs contraignants et jouent donc également le rôle d'*agent sélectif*.

### ● Conclusion

Variabilité, sélectionnabilité et capacité au surpeuplement sont des propriétés observables des espèces. L'environnement physique, chimique et biologique est constitué de multiples facteurs qui opèrent une *sélection naturelle* à chaque génération. Cela signifie qu'au sein d'une espèce, les individus porteurs d'une variation héritable momentanément avantagée par les conditions du milieu – le milieu pris au sens large: tant physique, chimique que biologique – laisseront davantage d'individus à la génération suivante que ceux qui portent une autre variation moins avantageuse. Si ces conditions se maintiennent assez longtemps, la fréquence du variant avantagé dans la population finira par atteindre 100 %. L'espèce aura donc quelque peu changé: elle n'est pas stable dans le temps. La sélection naturelle se traduit donc simplement par un *succès reproductif différentiel*. Ce succès reproductif différentiel a deux conséquences selon si l'on se place sur le court terme ou sur le long terme.

#### Une conséquence à court terme

Sur le court terme, le succès reproductif différentiel explique pourquoi les formes vivantes, génération après génération, se maintiennent autour d'une moyenne assez resserrée tant que les conditions du milieu changent peu: c'est à peu près la même combinaison de variants sur tous les traits qui parvient à se maintenir et à se reproduire. La sélection explique la ressemblance entre membres d'une même espèce, d'une population entière d'une génération à celle d'une autre génération. De cette ressem-



La sélection naturelle explique la ressemblance entre membres d'une même espèce, d'une population entière d'une génération à celle d'une autre génération.

blance, nous faisons des espèces pour les besoins de notre langage. On remarquera que le titre et le sous-titre du premier livre qui pose le principe de sélection naturelle ne parlent ni d'évolution, ni de transmutation, ni de transformation: «*On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*», c'est-à-dire «*De l'origine des espèces, ou la préservation des races favorisées dans la lutte pour l'existence*». On y parle de préservation et donc bien de

l'origine d'une *régularité*. Ce n'est pourtant pas ce qu'on enseigne: on enseigne plutôt couramment que la sélection naturelle explique comment les espèces changent. L'espèce n'est pas dans la nature, elle est un découpage fait par nous et posé sur une régularité expliquée par la sélection naturelle. L'origine des espèces est épistémologique.

Notons au passage que, dans le titre de l'ouvrage de Darwin, le mot «race» doit être compris au sens de variants (et non au sens des «races humaines») et le mot «lutte» au sens large d'efforts (et non au sens de combat). Si l'on ne lit que le sous-titre sans lire le livre, on risque bien des malentendus à plusieurs égards. Mais revenons à ce qu'explique la sélection.

### Une conséquence à long terme

Sur le court terme, la sélection naturelle explique donc la régularité malgré le changement incessant de la variation. En revanche, sur le long terme, si l'environnement change, la moyenne des formes vivantes de la population changera aussi de génération en génération. Dans un second temps, la sélection naturelle explique donc bien comment l'espèce change. Dans notre réticence à concevoir l'ordre émerger à partir d'un désordre (celui de la variation), dans notre préférence à expliquer l'ordre par l'ordre, on n'enseigne depuis un siècle que la seconde conséquence de la sélection naturelle, et pas la première – ce qui aura des conséquences considérables sur la biologie et la médecine. Pour expliquer la régularité des individus, on préférera aux idées de Darwin un programme génétique, c'est-à-dire un principe causal d'ordre.

Que l'on soit à court terme ou à long terme, la variation ne cesse jamais: au bout d'un certain temps, de nouveaux variants pour le même trait apparaissent à nouveau. Si bien qu'à terme, si les conditions du milieu changent, d'autres variants que le variant précédemment majoritaire peuvent se trouver à leur tour avantagés. C'est pourquoi on dit que la variabilité maintenue dans une espèce constitue en quelque sorte son assurance pour l'avenir, donnée bien connue des agronomes. La promesse d'avenir d'une espèce n'est pas dans l'hégémonie du «variant le plus apte», mais dans le maintien au sein des populations de variants alternatifs par une source continue de variations. Pour forcer le trait, on pourrait dire que le succès d'aujourd'hui est assuré par le plus apte, celui de demain par une «réserve» d'individus aujourd'hui «moins aptes».

Le monde vivant tel que nous le voyons est donc dans un état d'équilibre face aux différentes contraintes qui, en permanence, interagissent entre elles et agissent sur lui. Il est le fruit d'une sélection naturelle de variations qui se sont avérées, au cours du temps, avantageuses. Mais comment des traits qui varient peuvent-ils rester fonctionnels? En effet, les changements peuvent altérer les fonctions des structures qui varient. En fait, les structures faiblement fonctionnelles tendent à disparaître. L'optimalité de leur fonction malgré le changement fut la condition de leur survie. D'où cette impression – qui fut longtemps utilisée dans un autre contexte par les théologiens pour glorifier sagesse et puissance divines – que «la nature est bien faite». L'explication est simplement que les solutions trop désavantageuses ne sont pas parvenues jusqu'à nous.

## 2.2. La notion de sélection naturelle étendue

Nous venons d'examiner l'inférence logique produite par Darwin pour fonder son hypothèse centrale de sélection naturelle. Examinons sous quelles conditions géné-

rales nous pensons aujourd'hui qu'une population d'entités puisse être soumise à la sélection naturelle.

- 1. Il faut d'abord qu'il y ait **variation**, c'est-à-dire une production de variants, de versions d'un même trait, où chaque version est représentée par plusieurs individus.
- 2. Il faut qu'il y ait **transmission**, c'est-à-dire que le variant puisse, d'une manière ou d'une autre, être représenté par d'autres entités ultérieures. Nous sommes « obnubilés » par la reproduction sexuée, mais celle-ci n'est pas la seule façon de transmettre des propriétés à d'autres entités individuelles: la division cellulaire d'une cellule mère à deux cellules filles est un mode de transmission, l'adoption d'une conformation macromoléculaire tridimensionnelle par contact ou bien l'apprentissage de pratiques techniques en sont d'autres.
- 3. Il faut qu'il y ait des **contraintes**. En effet, sans contraintes, les variants verraient leur fréquence osciller aléatoirement au cours du temps dans une population devenue infinie puisque sans contraintes. Cependant, aucune population, d'aucune entité quelle qu'elle soit (même seulement moléculaire) n'est infinie. Nous vivons dans un monde fini. Et pas seulement: il est aussi hétérogène et complexe. Les entités rencontrent forcément, tôt ou tard, des différences de situation, des contraintes qui font que leur accroissement numérique rencontre des limites de toutes sortes. Ces limites sont telles que seuls les variants momentanément capables de se transmettre le plus efficacement se maintiendront ou verront leur fréquence augmenter. Nous retrouvons là le succès reproductif différentiel, que nous pouvons généraliser à un *succès différentiel de transmission*.

Deux des trois « modules » que nous venons d'énoncer ont beaucoup changé dans la biologie des vingt dernières années: le module variation et le module transmission. S'agissant de la variation, d'une part l'environnement intervient dans l'expression de la variation phénotypique<sup>1</sup> et, d'autre part, les gènes ne monopolisent plus, à eux seuls, le tout de la variation initiale. S'agissant de la transmission, on parlait traditionnellement de la variation génétique spontanée, laquelle était transmise par voie de reproduction sexuée et éventuellement sélectionnée. On ne s'intéressait qu'aux mutations ayant lieu dans les séquences des cellules germinales. À un point tel que, dans l'enseignement, on laissait entendre que les cellules d'un même soma avaient toutes le même génome. C'est faux, bien entendu: rien ne peut bloquer la variation d'entités matérielles. C'est qu'on *s'interdisait* de penser que les cellules du corps pouvaient exprimer, elles aussi, une variation génétique à leur niveau propre, ce que reconnaissait pourtant déjà l'immunologie et la neurologie, ponctuellement. On sait à quel point c'est vrai aujourd'hui.

### 2.2.1 Variations autour du thème de la variation

Aujourd'hui, la variation génétique n'est plus la seule variation possible et la transmission sexuée n'est plus la seule transmission. Ce n'est pas la théorie de l'évolution par le moyen de la sélection naturelle qui change mais, en réalité, le *statut du gène*. Au-delà des variations génétiques, d'autres variations se produisent aux échelles cellulaires, tissulaires, comportementales sans que celles-ci soient facilement descriptibles en termes de déterminisme génétique simple. En réalité, les gènes ne sont plus des régisseurs ou des contrôleurs absolus, mais des partenaires. Chaque niveau d'intégration de l'organisme peut manifester des variations non « inscrites » au niveau des gènes.

Ainsi, les langues varient et sont transmises elles aussi. Chez les humains, elles conditionnent même assez lourdement le choix des partenaires sexuels. Pour autant, personne n'irait inventer le « gène du français » ou le « gène du chinois ». C'est la même chose pour les habitudes alimentaires qui, dans la population, ont tendance en retour à sélectionner certains gènes intervenant dans l'assimilation de composantes

de la nourriture. Cela est vrai à d'autres échelles d'observation : on sait aujourd'hui que des cellules somatiques (les cellules d'un même corps) présentent entre elles de la variation génétique. Comme ces cellules se divisent par mitoses, ces variations sont transmises, et sont donc susceptibles de subir au sein même du corps des effets sélectifs. Ces constats sont courants aujourd'hui dans les neurosciences, en immunologie et en cancérologie par exemple.

### 2.2.2 Variations autour du thème de la transmission

Si les gènes ne sont plus des notaires qui régiraient à eux seuls le patrimoine transmis à la génération suivante, on sait aujourd'hui qu'un individu d'une espèce sexuée transmet à sa descendance beaucoup plus que les gènes de ses cellules sexuelles. L'individu transmet des facteurs chimiques, des symbiotes, des comportements, des habitudes alimentaires, des capacités techniques acquises par voie d'apprentissage, et même des environnements. Et pour le constater, on n'a pas besoin de décrire ce phénomène par un déterminisme génétique. On parle d'ailleurs de transmission non génétique. L'ensemble de ce qui est transmis se désigne sous le terme d'hérédité inclusive, ou encore d'hérédité étendue. Examinons de quoi celle-ci est faite.

Une mère transmet à son enfant, après sa naissance, sa flore du tube digestif. Et l'on sait aujourd'hui à quel point celle-ci est importante pour la santé et le phénotype de l'individu. Il en va de même pour la flore cutanée. Par exemple, une phylogénie des acariens de la flore cutanée résidente du genre *Demodex* a été faite, elle correspond parfaitement à la généalogie des familles humaines qui les portent et se les transmettent... par voie cutanée<sup>2</sup>. Cela signifie que cette transmission de génération en génération est assez fidèle et pérenne. Aujourd'hui, la santé et la performance du phénotype s'appréhendent à travers la notion d'*holobionte*, c'est-à-dire l'ensemble des espèces qui composent un organisme et ses microbiotes. Il est donc important d'intégrer le fait que les êtres vivants, humains compris, ne sont jamais seuls<sup>3</sup> mais fonctionnent comme des *consortia* d'espèces dont les partenaires se transmettent à leur manière (bactéries, champignons, acariens, etc.) aux holobiontes de la génération suivante.

On parle aujourd'hui beaucoup d'épigénétique : l'individu a vécu des expériences qui, pour certaines, laissent des marques moléculaires associées à la séquence d'ADN sans changer la séquence elle-même, mais qui changent les conditions de son expression. Ces marques sont transmises à la descendance. Il s'agit d'une hérédité de court terme, quelques générations tout au plus, suite à quoi ces marques s'effacent ou sont remplacées par d'autres. Le record de durée à ce jour est enregistré pour le nématode modèle de laboratoire *Caenorhabditis elegans*, pour lequel les marques épigénétiques induites par une vie passée à des températures excessives sont transmises sur 14 générations.

En outre, l'individu transmet également aux cellules de la génération suivante un cytoplasme, ce qui n'est pas dépourvu de conséquences. En effet, la génération suivante hérite du cytoplasme de l'ovocyte. Chez les insectes comme chez les vertébrés, ce dernier comporte des facteurs moléculaires déterminants pour le développement à suivre ainsi que des réserves nutritives. Par exemple, une expérience a montré qu'un noyau de carpe implanté dans un ovocyte énucléé de carassin (une autre espèce de cyprinidé) fournissait un phénotype à la génération suivante dont le nombre de somites, et donc de vertèbres, était celui du carassin.

Enfin, chez beaucoup d'espèces, le soin parental est une condition de survie pour la descendance. Le soin parental contribue donc aussi à la transmission des traits, et pas seulement les gènes.

Mais il y a plus important encore. Le développement embryonnaire participe au « module transmission ». C'est logique : si le gène ne régit pas tout, ni ne transmet pas tout, si les entités de l'organisme ont leur degré de liberté dans l'expression

d'une variabilité et que la transmission se fait à plusieurs étages, le développement est forcément appelé à expliquer comment on transmet un trait phénotypique d'une génération à l'autre. On appelle un « trait phénotypique » une caractéristique d'un individu, physique ou comportementale. Le développement embryonnaire participe à la reproductibilité de ce trait à la génération suivante par effet de construction. Ce qui change surtout dans notre conception de la transmission, c'est que l'environnement interfère avec et influence plus ou moins la capacité de ce trait à se déployer à la génération suivante. Pour comprendre ce changement fondamental, passons par un schéma qui compare l'ancien modèle avec le nouveau (**figure 1**).

Dans le modèle de jadis, la transmission d'un trait « a » à la génération suivante « a' » dépendait de son hérédité (H) passant par des séquences d'ADN, et du taux T de reproduction (R), nombre de descendants qu'étaient capable de faire les individus concernés par ce trait. Seul le taux de reproduction était soumis aux aléas de l'environnement. Dans le nouveau modèle, il y a le développement en plus (D), et les trois (D, R et H) sont soumis à l'environnement. Lorsque celui-ci influence le développement, cela donne la « plasticité phénotypique » (P): le phénotype qui en

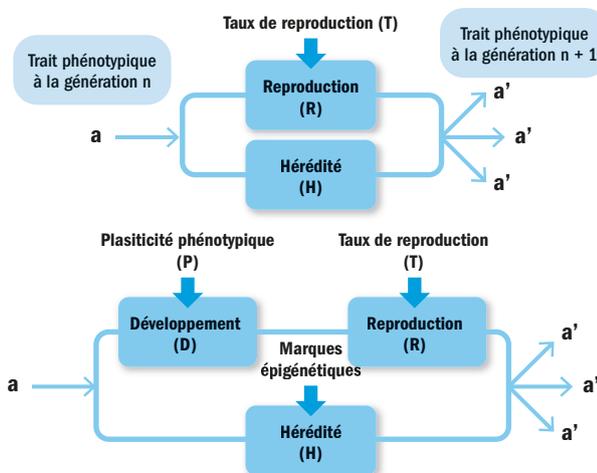
ressort peut varier en fonction des conditions de l'environnement. C'est par exemple le cas chez le papillon *Precis octavia* sortant de sa chrysalide avec des couleurs différentes selon si la saison a été sèche ou humide. L'hérédité, elle aussi, est quelque peu soumise à l'environnement: les marques épigénétiques (E) sont des traces chimiques laissées sur les séquences d'ADN en fonction de ce qu'a vécu un individu dans un environnement donné, et qui sont transmises à la génération suivante. Ces traces ne modifient pas la séquence des gènes, mais seulement les conditions de leur expression.

En outre, les organismes façonnent leur niche en modifiant l'environnement, en construisant des conditions de vie spécifiques qui modifient les paramètres physiques et chimiques auxquels

seront soumis les phénotypes de la génération suivante. Les termites en sont un exemple typique, où les individus se développent dans des conditions de température et d'humidité qui ne sont pas celles qui règnent à l'extérieur de la termitière et qui ont été stabilisées ou bien modifiées par le travail des générations précédentes. Les individus construisent donc les conditions de la sélection qui s'opère sur les générations suivantes, et transmettent aussi, d'une certaine manière, cet environnement. Il en va de même pour la construction de nids complexes chez les oiseaux, ou de terriers chez de nombreux animaux du sol. Ce phénomène a reçu le nom de « construction de niche ».

La construction de niche peut changer les conditions de sélection des générations suivantes, mais aussi celles d'autres espèces. Les bactéries et les champignons décomposent la matière organique pour leurs besoins, et changent le pH, la composition chimique et la disponibilité en nutriments dans leur propre milieu, créant des conditions de vie pour les plantes et d'autres organismes. En outre, un parasite qui est à la recherche d'un hôte pour y pondre ses œufs lègue un environnement à sa descendance, pour laquelle du choix du « bon » hôte dépendra sa survie. Le choix de l'hôte participe donc à la transmission, en tant qu'environnement non pas construit, mais légué. Il y a donc bien aussi transmission d'environnements.

Ainsi, nous avons vu que si le gène ne fait qu'impulser, le développement de l'individu participe de la transmission du phénotype, et que cette construction (et



**Figure 1.** La transmission: ancien modèle, modèle actuel. D'après Miska et Ferguson-Smith, 2016<sup>a</sup>.

1. Les groupes et les espèces affectés selon les continents	562	6.3 Le devenir des immigrants	599
2. Une extinction sélective	564	6.4 L'idée reçue de la compétition	600
3. Des chronologies et des intensités différentes selon les continents	565	<b>Dossier 8. Les grands événements revisités</b>	602
4. Les rôle des humains en débat	565	1. L'évolution vue par une moule	602
4.1 Des arguments en faveur de l'hypothèse de la surchasse	566	2. L'évolution vue par un escargot	602
4.2 Des arguments qui s'opposent à l'hypothèse de la surchasse	567	3. L'évolution vue par une fourmi	603
5. Le rôle des changements environnementaux	567	4. L'évolution vue par un pommier sauvage	603
5.1 Les changements de végétation aux latitudes élevées	568	5. L'évolution vue par un humain	603
5.2 Les changements de végétation aux latitudes plus basses	570	6. L'évolution vue par une truite	604
6. Conclusion	572	<b>Dossier 9. Les humains et la biodiversité</b>	605
<b>Dossier 6. Zoom sur une événement paléoclimatique majeur : le dernier cycle interglaciaire/glaciaire en Europe</b>	573	1. Les humains et l'érosion de la biodiversité en Nouvelle-Zélande	605
1. Les principales caractéristiques du dernier cycle interglaciaire/glaciaire	575	1.1 Un aperçu de la biodiversité en Nouvelle-Zélande	605
1.1 De 128 000 à 115 000 ans BP : le dernier interglaciaire	576	1.2 La biodiversité pré-humaine de l'archipel néo-zélandais	608
1.2 De 115 000 à 75 000 ans BP : la transition vers le dernier épisode glaciaire	577	1.3 L'impact de l'installation des Polynésiens sur le territoire néo-zélandais	609
1.3 De 75 000 à 15 000 ans BP : le dernier épisode glaciaire	577	1.3.1 Trois facteurs d'érosion de la biodiversité	609
1.4 De 15 000 à 10 000 ans BP : la transition vers l'interglaciaire actuel	578	1.3.2 Une estimation de l'ampleur des dégâts	611
1.4.1 Le Dryas ancien	580	1.4 L'impact de la colonisation du territoire néo-zélandais par les Européens	614
1.4.2 L'interstade tardiglaciaire	580	1.4.1 L'introduction massive d'espèces allochtones	615
1.4.3 Le Dryas récent	581	1.4.2 L'intensification et la généralisation de la déforestation	615
1.5 Conclusion	581	1.4.3 Quelques victimes	615
2. Histoire des végétaux ligneux au cours du dernier maximum glaciaire et de la transition vers l'interglaciaire actuel	582	1.4.4 Et demain ?	616
2.1 Le dernier maximum glaciaire dans la région méditerranéenne	582	2. La sauvegarde d'une espèce éteinte à l'état sauvage en Nouvelle-Zélande: le kakapo	616
2.2 La région méditerranéenne: une zone refuge	584	2.1 De la disparition à la renaissance	617
2.3 Les reconquêtes post-glaciaires à partir des refuges méditerranéens	584	2.2 La biologie de la reproduction entre en scène	620
2.3.1 Données paléobotaniques	584	2.3 Conclusion	621
2.3.2 Données phylogéographiques	586	3. Quand la phylogénie aide à préserver la biodiversité	622
<b>Dossier 7. Un exemple de scénario évolutif : l'évolution de la faune mammalienne en Amérique du Sud au Cénozoïque</b>	589	3.1 Tortue-luth ou tortue de Kempf: laquelle choisir ?	622
1. L'Amérique du Sud au Cénozoïque: 62 millions d'années de solitude	589	3.2 Le quagga: leçons d'une extinction récente	624
2. Les principaux groupes de mammifères sud-américains endémiques au Cénozoïque	589	4. L'importance de préserver la diversité des populations de plantes cultivées	626
2.1 Des mammifères marsupiaux	589	<b>Dossier 10. La découverte de nouvelles espèces</b>	627
2.2 Des mammifères placentaires	591	1. Une nouvelle espèce sous notre nez: le brochet aquitain	627
3. L'isolement total: un mythe	593	2. Une nouvelle espèce cachée dans une population oubliée: l'orang-outan de Tapanuli	628
3.1 Des échanges Est-Ouest: les naufragés de l'Atlantique	594	3. Le flux de nouvelles espèces chez les oiseaux ne se tarit pas	630
3.2 Des échanges Nord-Sud et Sud-Nord	595	3.1 Une nouvelle espèce repérée mais toujours pas décrite	631
4. Tous les mammifères que l'Amérique du Sud n'a pas connu au Cénozoïque	595	3.2 Quand une espèce devient deux espèces	632
5. La mise en place de l'isthme de Panama	595	3.3 Nouvelles populations, nouvelle espèce	633
6. Le grand échange de faunes inter-Amériques	596	3.4 Des espèces en débat	633
6.1 Le grand échange de faunes inter-Amériques et ses vagues d'immigrants	596	3.5 Nouvelle espèce, nouveaux enjeux de conservation	634
6.2 Le contexte climatique du grand échange de faunes inter-Amériques	599	3.6 De l'intérêt des collections des musées d'histoire naturelle	635
		4. Une nouvelle espèce d'abord connue par son génome: l'archée <i>Prometheoarchaeum syntrophicum</i>	636
		5. Inventaire de la biodiversité et chauvinisme taxonomique	637
		5.1 Les faits	638
		5.2 Les causes	639
		5.3 Le futur	639
		6. D'autres espèces nouvellement décrites entre 1990 et 2018	640

---

Direction éditoriale:

**Stéphane Frey**

Édition:

**Marine Bollard** et **Edith Grosbellet**

Conception graphique et mise en page (couverture et intérieur):

**Alain Bénéteau**

Photogravure et prépresse:

**Arthur Caillard**

Fabrication:

**Marianne Sigogne** et **Zoé Farre Vilalta**

---

Le code de la propriété intellectuelle n'autorise que «les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective» [article L. 122-5]; il autorise également les courtes citations effectuées dans un but d'exemple ou d'illustration. En revanche «toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle, sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite» [article L. 122-4].

La loi 95-4 du 3 janvier 1994 a confié au C.F.C. (Centre français de l'exploitation du droit de copie, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris), l'exclusivité de la gestion du droit de reprographie. Toute photocopie d'œuvres protégées, exécutée sans son accord préalable, constitue une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.