



ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

Comptes Rendus Biologies

www.sciencedirect.com



Biomodélisation/Biological modelling

La prédation informative : vers un nouveau concept d'espèce

Informative predation: Towards a new species concept

Philippe Lherminier

Château du Fontenil, 61300 L'Aigle, France



I N F O A R T I C L E

Historique de l'article :

Reçu le 25 décembre 2017

Accepté après révision le 27 février 2018

Disponible sur internet le 30 mars 2018

Mots clés :

Espèce

Énergie

Information

R É S U M É

La prédation de matière-énergie a pour effet la croissance des individus et la prolifération de leurs descendants jusqu'à épuisement des ressources. Le clonage asexué multiplicatif est contraint par sa fidélité répliquative, donc la relation de descendance est peu innovante. Au contraire, la prédation sexuelle est très innovante, puisque chaque conjoint est le prédateur du répertoire génétique de l'autre. La fécondation n'est pas un mode de prolifération, mais un mode de production d'information nouvelle. La prédation sexuelle informative est soumise à deux contraintes : une dépense élevée de matière-énergie et une identification réciproque des partenaires compatibles entre eux. Cette fonction détermine un champ des recombinaisons appelé espèce. Hors ce champ, l'espèce entre en compétition, d'un côté, avec le clonage (pas assez de recombinaisons) et, de l'autre, avec l'hybridation anarchique (trop de recombinaisons), tous deux plus économiques, mais moins informatifs, et qui échouent presque tous à long terme. Seule la relation sexuelle propre à chaque espèce instaure un rapport durable entre les dépenses de matière-énergie et les gains informatifs. Un concept d'espèce basé sur une équation établie entre ces grandeurs physiques est théoriquement possible.

© 2018 Publié par Elsevier Masson SAS au nom de Académie des sciences.

A B S T R A C T

Keywords:

Species

Energy

Information

We distinguish two types of predations: the predation of matter-energy equals the food chain, and the informative predation is the capture of the information brought by the sexual partners. The cell or parent consumes energy and matter to grow, multiply and produce offspring. A fixed amount of resources is divided by the number of organisms, so individual growth and numerical multiplication are limited by depletion resources of the environment. Inversely, fertilization does not destroy information, but instead produces news. The information is multiplied by the number of partners and children, since each fertilization gives rise to a new genome following a combinatorial process that continues without exhaustion. The egg does not swallow the sperm to feed, but exchange good food for quality information. With the discovery of sex, that is, 1.5 Ga ago, life added soft predation to hard predation, i.e. information production within each species to matter-energy flow between species. Replicative and informative structures are subject to two competing biological constraints: replicative fidelity promotes proliferation, but limits adaptive evolution. On the contrary, the offspring of a couple obviously cannot be a copy of both partners, they are a new production, a re-production. Sexual recombination allows the exponential enrichment of the genetic diversity, thus promoting indefinite adaptive and

Adresse e-mail : philherminier@wanadoo.fr.<https://doi.org/10.1016/j.crvi.2018.02.004>

1631-0691/© 2018 Publié par Elsevier Masson SAS au nom de Académie des sciences.

evolutionary capacities. Evolutionary history illustrates this: the bacteria proliferate but have remained at the first purely nutritive stage in which most of the sensory functions, mobility, defense, and feeding have experienced almost no significant novelty in three billion years. Another world appeared with the sexual management of information. Sexual reproduction actually combines two functions: multiplicative by “vertical transfer” and informative by “horizontal transfer”. This distinction is very common: polypus – medusa alternations, parasite multiplication cycles, the lytochal and deuterotochal parthenogenesis of aphids, and the innumerable para- and pseudo-sexual strategies of plants opportunistically combine the two modes of asexual replication and sexual combination. However, for the majority of animals and multicellular plants that produce many gametes, numerical proliferation by descendants and informative diversity by sexuality are mutually implicated, for example in the seed. The true discovery of eukaryotes may not be the “true nucleus”, as their name implies, but an orderly informative function. The field of recombinations circumscribes a class of partners genetically compatible with each other, each simultaneously prey and predator of the DNA of the other. The mythical Maxwell demon capable of tracing entropy by sorting molecules according to their state does exist: each mate is the other’s Maxwell’s demon. While a sexless bacterium is simply divided into two cells, two sexual parents work together to produce a single offspring a time. Added to this are the burdens involved in meiosis and crossing-over, cellular diploidy, and mating. Sex produces an information gain that is paid for by a cost of energy-material, and this barter must be fair to survive. The domains of sexual intercourse are very diverse: uniparental reproduction, alternation of asexual proliferation and sexual information, self-fertilization, endogamy, exogamy, panmixis, diffuse or structured polymorphism, fertile or sterile hybridization, horizontal transfers. Each species is a recombination field between two domains, cloning and hybridization. Multiplicative descent and informative fertilization are organically distinct, but selectively associated: the information produced by the parents’ sexuality favors the predation of matter-energy and therefore the proliferation of offspring, and this proliferation in turn favors the sexed producers of information. The equation specific to each species is: enough energy to proliferate, enough information to diversify. Alternatively, two other reproductive modes obtain or transmit less information at lower cost: not enough recombinations = repetitive clonal proliferation, and too many recombinations = disordered hybridization. But these marginal modes have poor prospects, as the model of the species is successfully attractive. Better discriminate to better inform. In bacteria, the exchanged and incorporated DNA segments are directly identified by the parity of the complementary strands, which determines simultaneously the similarity, the offspring, and the pairing. In eukaryotes, on the contrary, somatic growth and germinal information are segregated. During speciation, adaptive information is compacted, delocalized, codified and published to inform the species about its own state: the prezygotic relationship governs viable mating. Under the effect of sexual selection, the runaway and the reinforcement of the characters related to courtship testifies to their identifying function, which explains the paradox of the singularity and luxuriance of the sexual hypertrophies. The speciation discretizes a balanced recombination field and validates the informative relations. The species is without degree. Mates of a species recognize each other quickly and well because the logic of coding disengages from the ecological game of adaptations. The system of mate recognition has a function of cohesion and its regularity allows the adaptations of the less regular being, it is neither elitist nor normative, it is subjected neither to a level of aptitudes, nor to sexual performances, but permissive; it protects the variability and polymorphism. Two mutually irreducible relationships triggered the debate between the taxonomists who support the phyletic definition of the species by the descendance, and the proponents of the definition by interfertility. Such a taxonomic disagreement is not insurmountable, but the issue is deeper than taxonomic concepts, because these concepts relate to two different modes of evolution. According to the phyletic model, each species is a lineage passively isolated by external circumstances; on the contrary, in the sexual model each species is actively produced by an internal process of adjustment between replicative costs and informative gains. Each species develops a solution of the equation that matches material-energy expenditures with informative gains. A species concept based on a lasting relationship between these two quantities or on the limits of certain values or their equilibrium is therefore legitimate. It is this equilibrium that all couples resolve, without our formulation being as clearly as biology desires and as physics demands. Energy expenditures and informative gains in sexuality are almost impossible to measure, yet observation and experience allow an approximate ranking of the energy/information ratio. For example, endogamy is more economical, but less diversifying than exogamy, polymorphism increases information, the reinforcement of sexual isolation limits the rate of unproductive fertilization, between neighboring species hybridization allows certain genetic contributions, etc. A closed species evolves naturally towards another just as closed. On the contrary,

the artificial transfer of DNA opens the species. The natural boundaries that isolate the species are easily trespassed as energy costs and constraints of sexual recognition are easily controlled; and the perspectives of manipulations are visible, whereas natural selection never anticipates and thus works blindly. Informative, artificially directed predation stimulates the evolution of species.

© 2018 Published by Elsevier Masson SAS on behalf of Académie des sciences.

Il était une fois un prédateur qui préféra s'accoupler avec sa proie plutôt que la dévorer.

Apparue très tôt dans l'histoire de la vie [1], cette habitude s'est transmise jusqu'à nos jours et connaît un succès mérité.

1. La relation sexuelle est une fonction générale des eucaryotes qui équilibre les dépenses de matière-énergie avec les gains d'information

Deux *prédations de survie* sont décrites dans cette petite fable: matière-énergie et information. La première, la prédation au sens habituel de chaîne alimentaire, se résout à la capture de l'énergie et de la matière apportée par les proies ou la photosynthèse ; la seconde, la prédation informative, est la capture par un prédateur-partenaire de l'information génétique apportée par une proie-partenaire.

La cellule ou le parent consomme de l'énergie et de la matière pour croître, pour se diviser directement en deux ou pour produire des descendants¹. À quantité fixe de ressources, la part de chacun est divisée par le nombre de convives ; la croissance individuelle, puis la prolifération numérique, sont limitées tôt ou tard par épuisement de la matière-énergie disponible dans leur environnement : « l'accroissement de la population est nécessairement limité par les moyens de subsistance » ([2] : vol. 1, p. 447). Inversement la fécondation ne détruit pas, mais au contraire conserve en partie l'information de sa proie, et même crée de l'information nouvelle par combinaison avec la sienne. Elle est multipliée par le nombre de partenaires, puisque chaque « prédation informative » construit un génome nouveau suivant une combinatoire qui se poursuit indéfiniment. Simplement dit, l'ovule ne gobe pas un spermatozoïde pour s'en nourrir, mais échange une bonne réserve de nourriture contre une information de qualité. Avec la découverte du sexe, il y a 1,5 Ga, la vie a ajouté, à la prédation dure, la prédation douce². L'anisogamie, sans doute aussi universelle que le sexe, montre en vraie grandeur ce partage en deux fonctions : un gros gamète porteur de réserve (et aussi de gènes) et un petit gamète seulement informatif. Ce qui est plus étonnant, l'hylémorphisme (matière-forme) est une doctrine métaphysique (Aristote, *Métaphysique* L, 3, 1070a, 25, et traités zoologi-

ques) qui sert de base à sa théorie de la fécondation : la femelle est cause matérielle et le mâle cause formelle.

La prédation de matière-énergie s'alimente presque entièrement entre espèces (sauf rare cannibalisme) ; au contraire, la prédation informative fonctionne presque toujours dans l'espèce (sauf rares hybridations), dont elle donne même l'une des définitions la plus célèbre (cf. toute la littérature d'E. Mayr). Un exemple très simple illustre cette opposition : la symbiose, abusivement comparée à la sexualité, en diffère pourtant, puisque dans la première les partenaires échangent de la matière et de l'énergie entre deux espèces totalement différentes, tandis que les conjoints échangent des gènes toujours dans l'espèce.

Le principe qui va guider notre exposé, est que les structures métaboliques à fonction répliquative et les structures sexuelles à fonction informative sont deux systèmes biologiques soumis à deux régimes sélectifs concurrents qui interfèrent subtilement. La fidélité répliquative permet la prolifération itérative de la population, mais c'est aussi une contrainte qui limite l'ajustement du répertoire génétique en présence de circonstances variées, si bien que les capacités adaptatives et évolutives de ce répertoire sont faibles. Au contraire, la recombinaison sexuelle explore les ressources génétiques disponibles qui donnent accès à des ressources alimentaires inexploitées. Le sexe augmente *le taux de production et le flux*, plutôt que la quantité d'information ; il est donc une fonctionnalité qui traite le système. La grande découverte du sexe est le mécanisme d'enrichissement et de renouvellement exponentiel du répertoire génétique de survie, *la sexualité est un répertoire de répertoires*, un répertoire génétique « au second degré ». L'évolution entière en témoigne : les bactéries pullulent, mais sont restées au premier stade, purement nutritif, dans lequel la plupart des fonctions sensorielles, motrices, défensives, alimentaires, bien que très diverses, n'ont connu presque aucune nouveauté importante depuis trois milliards d'années. Un autre monde apparaît avec la gestion sexuelle de l'information : les eucaryotes ont sans cesse accru leur information grâce à leur sexualité.

Ce qu'il est convenu d'appeler « reproduction sexuée » combine en réalité deux fonctions. Leur distinction est évidente dans le clone, où la fonction informative est très réduite, puisque les enfants sont à peu de choses près la reproduction exacte du parent – la photocopie. En revanche, les enfants d'un couple ne peuvent évidemment pas être la copie exacte des deux, ils sont une nouvelle production, une reproduction issue d'une combinaison génétique dont les lois de Mendel décrivent le principe. Contrairement à l'évidence immédiate, la sexualité n'est donc pas un mode de reproduction, mais un mode d'information, qui a mis au

¹ Aristote, *De l'âme*, 415 a 26 : « la plus naturelle des fonctions pour tout être vivant qui est achevé et qui n'est pas incomplet, ou dont la génération n'est pas spontanée, c'est de créer un autre être semblable à lui, l'animal un animal, et la plante une plante ».

² L'expression « prédateur sexuel », au sens journalistique le plus brutal, représente peut-être une dégradation sociale de la fonction naturelle.

point une technique extraordinaire nommée « transfert horizontal », par opposition au « transfert vertical » par descendance.

Un bel exemple est celui des unicellulaires chez lesquels l'échange sexuel n'est pas lié à la prolifération [1]. Dans des cultures de ciliés « vieillissantes », deux cellules s'accolent, le noyau de chacune se divise en deux, et l'un des noyaux fils est échangé puis fusionne avec le noyau restant de l'autre (c'est la fécondation réciproque par gamètes nucléaires), ensuite les deux cellules «rajeunies» se séparent et chacune produit par voie asexuée un clone nouveau. La prolifération asexuée par simple division de cellules alterne donc avec des recombinaisons sexuelles entre ces mêmes cellules. Cette distinction n'est pas réservée aux unicellulaires ; elle est au contraire très commune chez tous les eucaryotes : les alternances polype-méduse, les cycles de multiplication des parasites, la parthénogenèse thélytoque et deutérotoque des pucerons et les innombrables stratégies para- et pseudo-sexuelles des végétaux, tous ces exemples, d'ailleurs très variés, combinent de façon opportuniste les deux modes de répllication asexuée et de combinaison sexuée. Mais, pour la majorité des animaux et des plantes pluricellulaires qui produisent de nombreux gamètes, prolifération numérique par descendance et diversité informative par sexualité s'impliquent mutuellement, par exemple dans la graine.

Une double contrainte contrôle la reproduction sexuée : produire une information maximum au prix d'une dépense de matière-énergie minimum. Le sexe produit un gain d'information qui est payé par un coût de matière-énergie, et ce troc doit être équitable pour survivre.

1.1. Le fardeau sexuel

La distinction entre ces deux fonctions met en évidence un conflit majeur. Le sexe entraîne un gaspillage de matière-énergie ruineux qu'on appelle *le fardeau de facteur deux* : deux parents sexués doivent s'unir laborieusement pour produire un enfant, tandis qu'une seule femelle parthénogénétique suffit à engendrer une fille. Le maintien du sexe malgré ce fardeau a été le sujet d'une intense réflexion d'abord par Williams [3] et Maynard Smith [4,5], largement reprise depuis quarante ans quoique sans apport décisif et demeuré quasi mystérieux [6,7].

Le problème s'énonce simplement : étant donné deux lignées en présence, l'une sexuée biparentale, l'autre asexuée monoparentale, comment vont-elles se comporter ? Première réponse : toutes choses étant égales par ailleurs, la lignée asexuée prolifère deux fois plus vite, donc l'emporte mécaniquement jusqu'à saturation et élimination totale des sexués. On réplique alors que toutes choses ne sont pas égales, puisque l'environnement est divers et variable, et que la prolifération elle-même le modifie, en particulier en épuisant les ressources. En revanche, la combinatoire sexuée produit des génotypes nouveaux, capables de réussir dans des environnements divers et chacun rare, donc n'épuisant pas les ressources même peu abondantes, si bien que les sexués se maintiennent dans certaines niches peu accessibles aux asexués. La survie des sexués s'expliquerait ainsi : la

dépense d'énergie est payée par un gain d'information [8–10]. À son tour, un tel avantage informatif ne va pas de soi, car il doit être assez intense pour contrebalancer le fardeau de matière-énergie, et maintenir des lignées sexuées à faible pouvoir reproductif et aux avantages adaptatifs changeants face à des asexués au pouvoir reproductif intense et aux aptitudes éprouvées par la réussite des parents. Plus grave, le risque d'extinction est permanent et irréversible : si, dans une population sexuée, un génotype bien adapté devient (par une mutation accidentelle) parthénogénétique, celui-ci jouit d'un tel avantage reproductif qu'il envahit la population – c'est le retour chronique au problème initial : l'asexué est toujours plus rapide. La conséquence est dramatique, parce que si plus tard l'environnement change, il n'y aura plus de variation adaptative disponible ; ainsi le court-circuit de l'asexualité est un avantage économique menaçant qui risque le suicide collectif. Au bilan, les populations sexuées sont éliminées en raison de leur gaspillage énergétique, et les lignées asexuées échouent dans des impasses évolutives où elles finissent tôt ou tard par s'éteindre lorsque les conditions de vie changent. Seules ont un avenir sérieux les lignées qui à la fois sont prolifiques et qui protègent leur sexualité à long terme, comme si le sexe était un trésor de guerre à sauvegarder pour en faire bon usage le moment venu. Nouvelle objection : ni l'adaptation, ni la sélection n'anticipent les circonstances futures, donc nulle fonction actuelle ne préserve un potentiel de variabilité future. En conclusion, rien n'explique comment, à chaque génération, se maintient indéfiniment le sexe soumis à la compétition continue des asexués.

Ce fardeau n'est pas le seul.

Les *fardeaux de méiose* et de *crossing-over* s'ajoutent au coût direct de la fécondation. L'apparition de génotypes recombinés nouveaux entraîne, évidemment, la destruction des anciens, c'est-à-dire de ceux des parents qui avaient en principe bien surmonté des épreuves de survie. Chaque cycle de reproduction sexuée a donc un coût informatif par rupture des relations de dominance et d'épistasie favorables portées par chaque parent. La reproduction asexuée possède, au contraire, l'aptitude à transmettre intacts et très rapidement les génotypes équilibrés. La compétition, non seulement énergétique mais aussi informative, est donc en partie favorable aux asexués.

La *diploidie* cellulaire présente l'avantage de diversifier les gènes en présence, mais ralentit la vitesse de division cellulaire, donc les taux de croissance. Pour diverses raisons [1] la quasi-totalité des eucaryotes sont diploïdes : c'est donc un fardeau de plus.

Le *fardeau d'accouplement*. Les généticiens résumant hâtivement la sexualité à l'échange des gènes. En réalité, le fardeau du couple reproductif est encore beaucoup plus lourd qu'il ne ressort de la précédente analyse. Depuis Darwin [26], une littérature immense se consacre à la formation et au comportement des couples (cf. bibliographie in Lherminier et Solignac [11]); il n'est pas possible d'en donner même un résumé, mais on peut affirmer que le coût matière-énergie de la cour sexuelle est très lourd. Bien au-delà du fardeau de facteur deux, c'est donc une charge immense et compliquée qui pèse sur la reproduction sexuée.

1.2. Le champ des recombinaisons

Dans quelles conditions un individu ou une lignée peuvent-ils incorporer une information génétique exogène ?

1.3. Les procaryotes avant l'échange sexuel

La *parasexualité* [29,30] désigne un ensemble disparate de mécanismes de transferts horizontaux de séquences d'ADN – les lois de Mendel ne s'appliquent pas aux procaryotes :

- la *transformation*, car, si on a longtemps cru que l'ADN libre était vite détruit, on sait désormais qu'il se conserve assez bien et que des fragments circulent d'une souche à une autre, même provenant d'une cellule morte ;
- la *transduction*, qui est la transmission d'un segment d'ADN par un phage. Dans certains milieux aquatiques les phages sont très concentrés et le taux de transduction pourrait être élevé entre bactéries de même sensibilité phagique ;
- la transmission de plasmides, parfois accompagnées de segments d'ADN chromosomique, qui se produit lors de la *conjugaison*. La conjugaison commence lorsqu'un plasmide présent dans une bactérie code des protéines qui lui permettent de s'accoler à une autre. Le plasmide traverse les deux parois et s'installe dans l'autre bactérie. Si ce plasmide est lié au chromosome de la première, il peut entraîner avec lui un fragment susceptible de se recombiner avec le fragment homologue de la seconde bactérie. C'est le mode d'échange le plus exigeant, car il nécessite un plasmide de conjugaison et le contact de deux cellules vivantes.

La distinction entre prédation alimentaire et prédation d'information reste assez brouillonne chez les *bactéries*, qui évoluent par mutations aléatoires cumulées ou qui pratiquent une cueillette d'ADN de complaisance incorporé de manière opportuniste. Dans sa version la plus basique, la parasexualité des bactéries ne produit pas d'information nouvelle, mais restaure des segments mutés ou endommagés. Elle est correctrice et conservatrice, très loin d'une combinatoire sexuelle novatrice.

Existe-t-il des espèces bactériennes ?

Oui, la prédation d'énergie-matière est propre à chaque souche, et la relation de descendance produit des lignées identifiables et durables.

Non, la compétence parasexuelle n'est pas ciblée. Des échanges sont attestés des bactéries Gram+ aux archéobactéries et aux champignons, et des Gram – aux animaux et aux plantes. Il n'y a pas de corrélation entre la parenté ou la ressemblance des souches, l'hybridation *in vitro* des ADN et l'efficacité de la transformation. Certains gènes passent bien et d'autres mal, et les souches naturellement transformables ne semblent pas différer des autres.

1.4. Les eucaryotes

La grande découverte des eucaryotes n'est peut-être pas « le vrai noyau », comme leur nom l'indique, mais

l'identification d'une classe de partenaires génétiquement compatibles entre eux, chacun à la fois proie et prédateur de l'ADN de l'autre, non plus ressemblants mais différents, non plus par accident, mais de façon régulière. La sexualité des eucaryotes est une fonction informative ordonnée. En outre, l'ADN des eucaryotes est transféré en entier, et cette égalité donneur/receveur maximise évidemment l'information échangée.

La reproduction sexuée combine deux fonctions. La prédation de matière-énergie permet la prolifération par surabondance des gamètes et des enfants, et la prédation informative associe les partenaires compatibles. Les caractères sexuels secondaires (la queue du paon) ne sont pas reproductifs, ce sont des organes et des fonctions dédiés qui discrétisent et valident le champ des recombinaisons, car l'identification des partenaires est la clef d'accès à la relation informative : qui échange avec qui ? Un exemple de telles relations est donné par les affrontements purement informatifs, non reproductifs, entre mâles. Les zèbres de Grévy (*Equus grevyi*) et de Grant (*Equus quagga boehmi*) cohabitent dans des troupeaux mixtes où pourtant il ne naît jamais d'hybrides, et les combats de dominance n'ont lieu qu'entre mâles conspécifiques. Le mythique démon de Maxwell capable de remonter l'entropie en triant des molécules selon leur état existe bel et bien : chaque conjoint est le démon de Maxwell des autres.

2. Chaque espèce est une solution particulière de l'équation qui équilibre les dépenses de matière-énergie avec les gains d'information

L'espèce est le moyen que trouvent des molécules d'ADN pour en produire de nouvelles

L'objectif et l'apport de cette publication consistent à établir que le troc matière-énergie/information, qui est une fonction quasi universelle chez les eucaryotes, a pour conditions et pour effet l'identification et la discrétisation de domaines d'échanges chacun très circonscrit, et que chacun de ces domaines est une espèce. Malgré les travaux de Dobzhansky et les publications de Mayr [28] sur la sexualité des espèces, il est incompréhensible que des auteurs tellement engagés dans les doctrines de l'évolution depuis Darwin [26], tels que Maynard Smith [4,5], Générmont [1] et une infinité d'autres, traitent la sélection sexuelle ou les fonctions du sexe presque sans les rattacher à la notion d'espèce, dont elles sont pourtant indissociables. La recombinaison sexuelle est universelle dans ses lois fondamentales – les lois de Mendel –, mais inlassablement diversifiée dans ses réalisations, chaque espèce étant une solution particulière de l'équation générale qui lie la dépense de matière-énergie au gain d'information. Le sexe est opérationnel dans le strict périmètre de chaque espèce, qui en est à la fois la condition et l'effet, ce que Carson [12] a appelé *le champ des recombinaisons*.

Ces solutions sont indéfiniment variées – autant que d'espèces – ; cependant, on parvient à les classer sobriement, par exemple, depuis un minimum jusqu'à un maximum de recombinaisons.

a) *La reproduction uniparentale*. Elle évite le « fardeau de sexualité ». Le coût énergétique est minimum et le gain informatif par mutations est aléatoire. La descendance

produit les clones, souches, lignées, etc. Commune chez les unicellulaires, elle est rare chez les métazoaires. Remarquons que les espèces asexuées (l'exemple des rotifères bdelloïdes est classique) sont aussi bien délimitées que les sexuées, de même que les clones, dont les caractères diagnostiques sont bien distincts. En général, le régime adaptatif a priorité sur les relations sexuelles qui évoluent plus tardivement ; il est donc habituel que des espèces soient identifiables, même en l'absence du critère de sexualité.

b) *Alternance*. Une stratégie reproductive très commune alterne les deux modes de prolifération asexuée et d'information sexuée, facilitée chez les végétaux par les modes dits végétatifs [13]. Un taux même faible de recombinaison sexuelle peut suffire à brasser les gènes, tandis que la prolifération asexuée multiplie sans les recombiner et à faible coût les génomes qui réussissent le mieux. Cette stratégie opportuniste semble hautement favorable ; cependant, la prolifération des clones asexués limite la percée de recombinants sexués moins prolifiques, donc censure l'implantation de nouveaux génomes novateurs.

c) *L'autofécondation*. Elle est surtout végétale. Le coût énergétique est élevé du fait du fardeau de fécondation, et le gain d'information est faible, puisque souvent le matériel génétique tend à s'uniformiser. La cléistogamie ou autopolinisation, automatique à l'intérieur de petites fleurs qui ne s'ouvrent pas, est commune chez les graminées comme le blé, les légumineuses, pois, haricot, arachide, etc. Chez les violettes des bois, la fleur ouverte permet la fécondation croisée, mais si certaines ne sont pas fécondées, il apparaît de petites fleurs de secours, fermées et autofécondes. L'alternance avec la sexualité garantit une veille informative. Le sexe est réduit à sa fonction de brassage minimum, qui entre en compétition avec la réussite facile des autofécondations.

d) *L'endogamie*. La fécondation est généralisée, mais les apparentés se côtoient et se fécondent entre eux, ce qui limite la diversité. L'endogamie est donc appauvrissante, car souvent l'homozgotie devient totale ; cependant, si l'hétérozygote est avantage, par exemple chez les céréales, ou l'homozgotie létal (œnothères), ou si un faible taux même faible d'échanges survient, la diversité génétique est préservée.

e) *L'exogamie* et la *panmixie*. Elles représentent la situation la plus commune. L'apparition du sexe il y a 1,5 milliards d'années a été soumise à deux conditions : reconnaître les partenaires compatibles pour se rapprocher d'eux, et reconnaître les partenaires trop étroitement apparentés pour s'en écarter. L'évitement de l'endogamie grâce à des systèmes très divers d'exclusion, de décalage de maturité sexuelle ou d'auto-incompatibilité est la condition du brassage génétique. La recherche des partenaires est coûteuse et l'information grande.

f) Le *polymorphisme diffus*. La diversité génétique est accessible. Le polymorphisme génétique maximise la combinatoire, donc la création d'information intégrée par le brassage permanent.

g) Le *polymorphisme structuré* en races géographiques. Les populations sont plus ou moins isolées par la distance ou des obstacles (îles, forêts, lacs, grottes, etc.), les échanges locaux sont aisés, mais moins diversifiés, car chaque population s'homogénéise. Les dépenses d'énergie

et la diversité génétique diminuent. C'est une étape habituelle vers le partage et l'évolution en espèces nouvelles.

h) *L'hybridation fertile*. Les hybrides dépendent des espèces parentales. S'ils sont rares, ils génèrent une information par introgression de gènes d'une espèce à l'autre. S'ils sont nombreux, les espèces fusionnent en une seule, ou parfois restent distinctes et forment un syngaméon (Lotsy 1916).

i) Les *syngaméons, essais d'espèces*. L'hybridation massive entre espèces bien différenciées est permanente et les produits sont viables et féconds. Dans cette double stratégie opportuniste, chaque espèce se maintient localement à long terme et « va chercher » des informations dans le génome des espèces voisines. La stérilité est partiellement évitée par certains hybrides féconds, qui peuvent à leur tour se croiser aux parents ou entre eux, aidés par des contournements asexués. Le coût énergétique est faible et l'information limitée aux seuls hybrides.

j) *L'hybridation stérile*. La situation où les hybrides sont inviables ou stériles est non informative, donc accidentelle. On ne connaît presque aucun exemple d'hybridation régulière entre espèces interstériles.

k) Les *transferts horizontaux*. Les analyses génomiques massives ont découvert des échanges occasionnels de gènes entre taxons éloignés (jusqu'entre animaux et végétaux), donc sans rapport à l'espèce. Les ascidies ont le corps enserré d'une paroi dite tunique (d'où leur nom de tuniciers) riche en cellulose qu'ils synthétisent eux-mêmes ; alors qu'aucun autre animal n'a cette aptitude, toutes les plantes la possèdent, d'où l'hypothèse d'un transfert accidentel de gènes, soit d'une algue vers un tunicier ancestral, soit d'un double transfert plante-bactérie et bactérie-tunicier [1]. Le gène qui produit une « protéine antigène » présente chez certains poissons des mers froides aurait été transmis entre espèces très différentes [14]. Des gènes permettant la synthèse de caroténoïdes auraient été transférés depuis certains champignons jusqu'à des aphidiens (Nancy et al. 2010). Ces relations anarchiques sont analogues à la recherche opportuniste parasexuelle décrite chez les procaryotes.

Entre deux extrêmes – la recombinaison génétique nulle dans le clone et désordonnée dans le transfert horizontal – chaque espèce est un domaine de recombinaisons ciblées dans lequel les coûts de matière-énergie et la production informative sont en rapport équilibré durable.

2.1. La spéciation

L'apparition de nouvelles relations adaptatives et sexuelles est un processus compliqué ; ses modes sont divers, mais suivent un *enchaînement* constant ([11], ch. 15).

Première étape : l'isolement géographique (distance ou obstacles physiques) entre populations et lignées (cladogénèse) entraîne, par *dérive aléatoire*, des divergences génétiques ou polymorphisme non adaptatif : chaque population locale diffère des autres « par hasard ».

La *seconde* étape, souvent confondue ou la conséquence du premier partage, en diffère par un point essentiel : une divergence adaptative et parfois un isolement écologique entre populations sont produits par la pression de *sélection*

naturelle, par exemple des climats, des régimes alimentaires, des prédateurs nouveaux, etc. Sous l'effet de cette sélection, les lignées plus ou moins isolées se différencient (anagénèse) indépendamment les unes des autres, et elles sont désignées chacune comme espèce phylétique ou espèce par descendance – au sens de Darwin [27]. Elles restent fécondes entre elles, en particulier des conjoints vivant dans des zones séparées ou adaptés à des régimes écologiques différents s'accouplent librement s'ils se rencontrent ; pour cette raison, certains taxonomistes jugent que ces lignées devraient plutôt être désignées comme des sous-espèces locales d'une espèce plus large. Un tel isolement est une mise en situation qui prépare l'étape suivante.

La *troisième* étape de l'isolement dépend de l'évolution de la cour sexuelle. La *sélection sexuelle*, ou sélection réciproque des conjoints l'un par l'autre, est le lieu, l'instant et le mouvement où se valide l'aptitude de chaque parent à l'échange informatif ciblé. Lorsque les différences adaptatives atteignent une « température critique », il apparaît un système de communication qui identifie, discrimine et assortit les partenaires sexuels selon leurs adaptations. Cette nouvelle relation de cour détermine et clôt un nouveau champ de recombinaisons informatives, un nouveau répertoire de répertoires.

La *quatrième* étape de la spéciation voit apparaître la stérilité par absence ou troubles de fécondation entre les conjoints, et par déficience, mort ou stérilité des descendants hybrides. Depuis la première étape de la spéciation, les lignées isolées ont plus ou moins cessé d'échanger entre elles, donc ont cumulé des différences accidentelles ou adaptatives qui rendent leurs rares hybrides de moins en moins équilibrés. Comme l'avait bien vu Darwin³, la stérilité n'est pas une fonction, mais une perte passive, une privation – comme aveugle – un « sous-produit » de la divergence génétique ; et puisque la sélection valide la réussite des descendants, il est contradictoire qu'elle favorise la stérilité. Cette neutralité sélective explique pourquoi la stérilité peut survenir presque instantanément (accident chromosomique, par exemple) ou, à l'inverse, que l'interfécondité des hybrides se maintienne entre des espèces pourtant bien différenciées – des canards, des tritons, des centaines d'espèces d'orchidées sont interfécondes. Les conjoints légitimes se reconnaissent lors de la phase trois, bien avant de s'accoupler, les transgresseurs sont rares et leur stérilité n'a presque aucun rôle évolutif.

Au bilan, la spéciation a successivement isolé deux champs qui se recouvrent en partie : d'abord par sélection naturelle, celui des adaptations, ensuite par sélection sexuelle, celui des compatibilités génétiques. Les adaptations communes permettent une sexualité économique, tandis qu'une sexualité active produit des informations variées.

2.2. L'espèce maintient le sexe

Descendance multiplicative et fécondation informative sont organiquement distinctes mais non pas

indépendantes, car l'information génétique est transmise par un *véhicule* ; ainsi, des gènes semblables véhiculés par clonage asexué, ou par couple légitime ou par hybridation, produisent des combinaisons génétiques, donc des informations différentes. La sexualité n'est pas en équilibre statique, mais constitue un processus dynamique lors duquel les parents payent une dépense d'énergie-matière et les enfants reçoivent un gain informatif. Il faut donc que ce système soit auto-entretenu, et le moyen est simple : l'information que les parents transmettent à leurs enfants comporte une « servitude », à savoir se reproduire sexuellement. Les enfants commémorent la réussite sexuelle de leurs parents, ils sont des véhicules sexués par « habitude » ! Un exemple curieux est celui de lézards femelles parthénogénétiques qui ont conservé une cour homosexuelle inutile, puisqu'il n'y a pas de mâles, mais pourtant nécessaire à l'ovulation [15]. Chez les végétaux, les lignées asexuées sont très communes et conservent en général un arsenal d'organes et de fonctions de sexualité.

Le couplage sélectif se résume ainsi : l'information produite par la sexualité des parents favorise la prédation de matière-énergie, donc la prolifération des enfants, et cette prolifération à son tour favorise les sexués producteurs d'information ; les deux fonctions sont sélectivement associées selon une équation propre à chaque espèce : assez d'énergie pour proliférer, assez d'information pour se diversifier. La reproduction sexuée suit une logique d'emballage sélectif qui lie les deux fonctions de sexualité et de prolifération en boucle large, où chacune est sélectivement assujettie et facilite l'autre.

Deux autres modes reproductifs obtiennent ou transmettent à moindre coût une moindre information : pas assez de recombinaisons = prolifération clonale répétitive, et trop de recombinaisons = hybridation désordonnée. L'apparition massive d'opportunistes et de fraudeurs asexués prolifiques ou d'hybrides porteurs d'informations originales constitue une menace permanente de part et d'autre de l'espèce [16,17]. Aucun acquis évolutif n'est permanent [18] et rien n'impose qu'un système sexuel spécifique durable et irréversible se maintienne indéfiniment, en particulier chez les végétaux, où la reproduction dite végétative et diverses formes de contournement de la sexualité et d'hybridation, souvent combinées, sont des sorties de l'espèce [19]. La relation sexuelle est un troc favorable entre coût énergie-matière et gain d'information, donc ne se maintient que si elle bat le clone et l'hybridation aléatoire – qui seraient en somme un retour à la relation pseudo-sexuelle des bactéries. D'innombrables observations montrent que ces marginaux ont peu d'avenir tant le modèle de l'espèce est attractif ; les clones s'éteignent [20], et les hybrides fusionnent, de sorte qu'au bilan chaque espèce est un processus évolutivement stable : il n'existe que 1/1000 espèces animales asexuées.

2.3. Mieux discriminer pour mieux informer

Au coût de la reproduction sexuée s'ajoute la question récurrente de la luxuriance et des singularités de la cour. Pourquoi des organes et des comportements divers,

³ De l'origine des espèces ch. 8, § 4 : « La stérilité n'est pas une propriété spéciale, mais une conséquence des différences organiques. »

ostensibles et même extravagants, pour la plus universelle des fonctions, le cycle méiose-fécondation ? Pourquoi le pénis n'est-il pas le même pour tous les mâles, du moins chez les espèces voisines, alors qu'il est, au contraire, le plus discriminant des critères taxonomiques ? Loin d'être réduite à la simple fusion des gamètes, la sexualité met « tout ce qu'elle sait faire » au service de l'information transmise aux enfants.

Le *runaway* a été décrit par Fisher (1930) comme un emballement de la sélection sexuelle des caractères de cour : des mâles toujours plus ostensibles et des femelles toujours plus insatiables. Une telle sélection de traits aléatoires, neutres ou parfois anti-adaptatifs est informative. Après la sélection naturelle directement adaptative, la sélection sexuelle publie une clef d'accès à l'information circulant disponible dans la population, elle est adaptative au second degré puisqu'elle crée des signaux sexuels de plus en plus discriminants qui affinent indéfiniment la prédation informative. Le paradoxe des hypertrophies sexuelle, leur diversité d'une espèce à l'autre et leur persistance dans chacune d'elles témoignent de leur fonction identifiante. À l'équilibre, le conflit entre les gains informatifs apportés par la sélection sexuelle et les coûts énergétiques de la contre-sélection naturelle limite les exagérations de ces traits.

Le *renforcement* de l'isolement sexuel est un mode de sélection sexuelle qui survient parfois en fin de spéciation lorsque deux espèces naissantes incomplètement isolées lors de la phase trois entrent localement en contact. Certaines femelles peu discriminantes tolèrent les mâles d'espèces voisines avec lesquels cependant elles sont peu fécondes ; au contraire, d'autres identifient mieux les conjoints de leur espèce, donc elles procréent une meilleure descendance. Ainsi la sélection sexuelle renforce l'identification des partenaires, donc la fonction informative [21].

2.4. Le codage et la publication de l'information adaptative.

Chez tous les êtres vivants, l'information passe d'un individu à un autre via la copie de l'ADN support. Chez les bactéries qui vivent dans un monde d'ADN, les segments échangés et incorporés sont directement identifiés par la parité des brins complémentaires, qui détermine à la fois la ressemblance, la descendance et l'appariement. Cette conformité des ADN est une contrainte qui s'oppose à la diversité de la combinatoire génétique, donc à l'évolution informative.

Dans l'espèce eucaryote, au contraire, il n'y a pas de telles relations directes entre les gènes, car la croissance somatique et l'information germinale sont délocalisées. La recombinaison des chromosomes est indépendante des informations qu'ils supportent. Les enfants héritent d'ADN recombiné donc la production informative du couple est très ouverte ; mais aussi elle est nécessairement bornée aux couples compatibles. La publication du code – rendre public – permet aux multiples conjoints porteurs d'informations différentes de circonscrire une classe identitaire unifiée.

La compatibilité adaptative est publiée par un code d'accès, qui est précisément la cour sexuelle, constante

dans toute l'espèce, et différent d'une espèce à l'autre. Lors de la phase de sélection sexuelle (étape trois), les informations adaptatives sont compactées et délocalisées du niveau individuel au niveau du couple, et codifiées. Collectivement, la somme d'informations de tous les individus dépasse le niveau général de l'espèce, mais en réalité l'espèce a intégré ces informations particulières, elle est *informée de son propre état*. La sélection des accouplements réussis optimise le code de telle façon qu'à la fois un maximum d'informations adaptatives sont représentées et que le champ des recombinaisons est identifié.

2.5. La discrétisation de la relation sexuelle

Pourquoi des espèces distinctes alors que la continuité adaptative semble aller de soi ? Darwin limitait la spéciation à une évolution adaptative faisant passage graduel d'une espèce à une autre – la nature ne fait pas de saut. Bien au contraire, la spéciation est une *discrétisation* des relations informatives valides dans un champ de recombinaisons équilibré. La sexualité est sans degré, jamais graduée en plus ou moins, mais tranchée en tout ou rien. Les conjoints d'une espèce se reconnaissent vite et bien : appartiennent à une même espèce ceux qui se rencontrent habituellement grâce ou parfois malgré les obstacles (*Roméo et Juliette*), car la cour sexuelle, loin d'être soumise aux circonstances, souvent s'y oppose et résiste aux embarras du milieu. La logique du codage se désengage du jeu écologique des adaptations. La fleur n'est-elle pas l'organe sexuel le plus indépendant des conditions de milieu ? L'affinité spécifique est « hors *fitness* », non assujettie à un niveau d'aptitudes, ni de performances sexuelles (références in [11], chapitre 8). Il y a compétition entre mâles pour l'accès aux femelles mais non pour l'appartenance à l'espèce, le moins concurrentiel des reproducteurs jouit autant de son espèce que le plus fort ou le plus prolifique ; d'ailleurs, si la séduction lui fait défaut, il conserve ses chances, car ses exigences moindres peuvent le favoriser. Le système de rencontre a une fonction de cohésion et sa régularité permet aux adaptations de l'être moins, il n'est ni élitiste ni normatif, mais permissif, il protège la variabilité et le polymorphisme contre le zèle purificateur et les brutalités de la sélection normalisante. La sélection sexuelle et la sélection des aptitudes fonctionnent en boucle large, comme une double consigne de fermeture du *pool* – qui écarte les transgressions étrangères – et de libre circulation à l'intérieur – qui facilite les coopérations licites. La cour est épuisante, mais la reconnaissance qui la précède est « bon marché » ; elle suit des chemins faciles et accueillants, qui conduisent les conjoints l'un vers l'autre, parce que les conditions de vie conspirent pour leur rencontre. Les insectes phytophages qui se nourrissent, s'accouplent et pondent sur le même arbre témoignent de cette commodité offerte à tous. Les phéromones sont souvent des sous-produits dérivés d'une plante alimentaire usuelle, peut-être des déchets (la sueur, l'urine, les crottes). Le système de reconnaissance est « public » et démocratique, il s'exhibe longtemps, est apparent et sans ruse, robuste et facile à repérer, connu de tous ; la fleur, le chant, la parure nuptiale organisent la propagande de l'espèce.

2.6. Les deux concepts d'espèce : fécondation et descendance

Deux relations irréductibles l'une à l'autre sont à l'origine du débat qui oppose les taxonomistes tenants de la définition phylétique de l'espèce par la descendance à ceux de la définition par l'interfécondité. Dans l'exemple précédent des ciliés, selon qu'il applique l'un ou l'autre critère, un taxonomiste peut en effet définir deux espèces, puisque deux lignées se clonent séparément, ou une seule puisqu'elles échangent leurs noyaux lors d'un acte sexuel. Un tel désaccord taxonomique n'est pas insurmontable [22], mais l'enjeu est plus profond, car ces concepts se rapportent à deux modes d'évolution différents. Selon le modèle phylétique, chaque espèce est une lignée faiblement variable passivement isolée par dérive aléatoire ou sélectionnée par les *circonstances externes* (stades 1 et 2) [23] ; au contraire, dans le second modèle, chaque espèce est *activement produite* par un *processus interne d'ajustement* entre les coûts répliatifs et les gains informatifs (stades 3 et 4).

2.7. Le gain informatif rend raison de la dépense d'énergie-matière

Chaque espèce développe une solution de l'équation qui assortit les dépenses de matière-énergie avec les gains informatifs (Fig. 1). Un concept d'espèce fondé sur un rapport durable entre ces deux grandeurs ou sur les limites de certaines valeurs ou sur leur équilibre est donc légitime. Cependant, mettre en rapport des termes aussi différents que la matière-énergie et l'information est une question que les physiciens jugent notamment difficile [24], puisqu'elle nous fait remonter jusqu'aux principes mêmes de la thermodynamique ; c'est pourtant cet équilibre que tous les couples résolvent, sans que nous parvenions à le formuler aussi clairement que le souhaite la biologie et que l'exige la physique. Les dépenses incluent le doublement des coûts reproductifs, la recherche des partenaires et le risque de célibat, la cour sexuelle et le risque de prédation, chacune étant presque impossible à mesurer. De même, les gains informatifs produits par la sexualité sont connus par la survie des enfants, mais sans mesure possible. Seules l'observation et l'expérience peuvent affiner l'évaluation qualitative de ces situations jusqu'à un rangement approximatif du rapport énergie/information. Par exemple, l'endogamie est plus économique et moins diversifiante que l'exogamie, le polymorphisme accroît l'information, le renforcement de l'isolement sexuel limite le taux d'accouplements improductifs, entre espèces voisines l'hybridation permet certains apports génétiques, etc. Certaines de ces grandeurs sont sans doute mesurables.

2.8. La prédation culturelle

Au-delà de la prédation de matière-énergie découverte et mise au point il y a plus de 3,5 milliards d'années et qui a permis l'apparition de la vie et sa propagation, et au-delà de la prédation ciblée de l'information découverte il y a 1,5 milliards d'années et qui a permis l'évolution des animaux et des plantes sexuées, la *prédation culturelle* est peut-être un troisième mode qui se superpose aux

précédents. Chez les oiseaux et les mammifères, on cite des exemples de comportements et habitudes alimentaires imités des parents par leurs enfants, librement qualifiés de « transmission lamarckienne ». Ces cas sont toutefois assez rares et réduits à un ou deux gestes plutôt simples. L'espèce humaine a développé avec le langage parlé un mode de prédation d'une tout autre ampleur. Tandis que l'information transmise par la voie sexuelle est restreinte aux fonctions organiques et dans les limites propres à chaque espèce, l'information culturelle s'étend semble-t-il indéfiniment, jusqu'à parler de ce qui n'existe pas, bavarder avec son poisson rouge et écrire aux extra-terrestres. Il est vrai que l'évolution organique a elle aussi produit des millions d'espèces « qui n'existaient pas », mais cet acquis informatif a été lent, aléatoire et coûteux. Au contraire, la prédation culturelle est rapide, finalisée et économique [25]. Décrire la prédation culturelle, c'est-à-dire tout ce que nous devons à nos parents et aux parents de nos parents, depuis la découverte du feu ou des premiers outils, ce serait faire la préhistoire et l'histoire de notre espèce. Et ce serait aussi faire la liste des pertes et des destructions, car il n'y a pas que les espèces qui disparaissent, mais aussi les civilisations : l'information culturelle est volatile et réversible.

La prédation culturelle a un autre sens moins trivial et plus proche de notre exposé : l'évolution naturelle ne dépasse une espèce close que pour en produire une autre tout aussi close ; au contraire, l'homme ouvre les espèces quand il introduit artificiellement de l'ADN de l'une dans une autre. D'ailleurs, il y a longtemps que l'homme fait du transfert génétique, puisque l'hybridation artificielle (le mulet) est aussi ancienne que la domestication. Certes, le mulet est stérile, mais il résulte bel et bien de la prédation d'un ADN d'âne par un ovule de jument, produisant une combinaison génétique artificielle, viable et vigoureuse, un bel animal attesté dans les cultures les plus antiques. La prédation génétique culturellement contrôlée concerne aussi bien les modifications apportées aux plantes et animaux domestiques depuis 10 000 ans que les manipulations récentes jusqu'à la création d'espèces nouvelles : le maïs, le colza et des centaines d'orchidées sont de vraies espèces. Ce qui est un comble, les apports génétiques concerneront un jour prochain notre propre espèce auto-domestiquée. Et les arguments sont irréfutables : le réservoir des gènes disponibles est immense, par exemple les innombrables séquences virales aux fonctions inconnues ; les limites naturelles qui isolent les espèces se révèlent aisément franchissables, puisque les coûts d'énergie et les contraintes de reconnaissance sexuelle sont facilement maîtrisés ; les perspectives des manipulations sont visibles – alors que la sélection naturelle n'anticipe jamais et donc travaille en aveugle. La *prédation génétique culturellement dirigée* relance peut-être l'évolution des espèces (Fig. 1).

3. Conclusion

La relation sexuelle est une fonction générale des eucaryotes qui instaure un rapport équilibré et durable entre les dépenses de matière-énergie et les gains d'information. Chaque solution particulière de cette

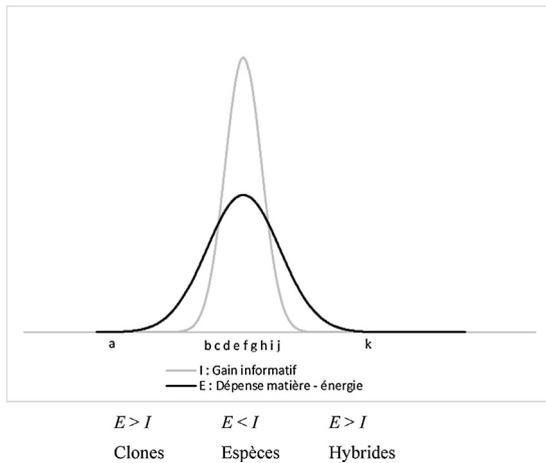


Fig. 1. Les rapports matière-énergie/information circonscrivent trois domaines, celui de l'espèce, limité par ceux des clones et des hybrides. Les valeurs paramétriques de ces diverses situations biologiques et de leurs équilibres ne sont pas directement quantifiables, mais sont le résultat d'un processus sélectif permanent. $E > I$: clones ; $E < I$: espèces ; $E > I$: hybrides.

équation détermine un champ des recombinaisons appelé espèce. Hors de ce champ, l'espèce entre en compétition, d'un côté avec les clones (pas assez de recombinaisons donc peu variables), et de l'autre avec l'hybridation anarchique (trop de recombinaisons peu viables) ; ces deux systèmes étant plus économiques, mais moins informatifs, ils échouent presque tous à long terme. Alors que l'espèce est définie communément par les relations biologiques traditionnelles de ressemblance, descendance, fécondation et écologie, chacune très mal définie, un nouveau concept d'espèce basé sur une équation définie exclusivement par des grandeurs physiques – matière, énergie et information – est théoriquement possible.

Références

[1] J. Génermont, Une histoire naturelle de la sexualité, Éditions matérieo-logiques, Paris, 2014.
 [2] T.R. Malthus, Essai sur le principe de population, Flammarion, Paris, 1992.
 [3] G.C. Williams, Sex and evolution., Princeton University Press, Princeton, NJ, États-Unis, 1975.
 [4] J. Maynard Smith, The origin and maintenance of sex, in : G.C. Williams (Ed.), Group selection, Aldine-Atherton, Chicago, IL, États-Unis, 1971, pp. 163–175.
 [5] J. Maynard Smith, The evolution of sex, Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni, 1978.

[6] G. Bell, The masterpiece of nature. The evolution and genetics of sexuality, Coom Helm, Londres, 1982.
 [7] S.P. Otto, The evolutionary enigma of sex, Am. Nat. 174 (2009) S1–S14.
 [8] P.-H. Gouyon, Sex: a pluralist approach includes species selection (One step beyond and it's good) – Commentary, J. Evol. Biol. 12 (1999) 1029–1030.
 [9] P. Lherminier, E. Sanchez-Palencia, Remarks and examples on transient processes and attractors in biological evolution, Electron J. Differential Equations Conf. 22 (2015) 63–77.
 [10] E. Sanchez-Palencia, P. Lherminier, J.-P. François, A mathematical model for alternation of polygamy and parthenogenesis: stability versus efficiency and analogy with parasitism, Acta Biotheor. 64 (2016) 537.
 [11] P. Lherminier, M. Solignac, De l'espèce, Syllepse, Paris, 2005.
 [12] H.L. Carson, The species as a field for gene recombination, in : E. Mayr (Ed.), The species problem, Am. Assoc. Adv. Sci. Publ., 50, 1957, pp. 23–38.
 [13] K. Janko, P. Drozd, J. Flegr, J.R. Pannell, Clonal turnover versus clonal decay: a null model for observed patterns of asexual longevity, diversity and distribution, Evolution 62 (2008) 1264–1270.
 [14] G.L. Fletcher, C.L. Hew, P.L. Davies, Antifreeze proteins of teleost fishes, Annu. Rev. Physiol. 63 (2001) 359–390.
 [15] D. Crews, Alternative reproductive tactics in reptiles, BioScience 33 (1983) 562–566.
 [16] W.R. Rice, U. Friberg, A graphical approach to lineage selection between clonals and sexuals, in : I. Schön, K. Martens, P. van Dijk, Peter (Eds.), Lost sex: the evolutionary biology of parthenogenesis, Springer, 2009, pp. 75–97.
 [17] C. Rispe, J.-S. Pierre, J.-C. Simon, P.-H. Gouyon, Models of sexual and asexual coexistence in aphids based on constraints, J. Evol. Biol. 11 (1998) 685–701.
 [18] W. Getz, Competition, extinction, and the sexuality of species, Acta. Zool. Fenn. 38 (2001) 315–330.
 [19] W. Maddison, P. Midford, S. Otto, Estimating a binary character's effect on speciation and extinction, Syst. Biol. 56 (2007) 701–710.
 [20] M. Neiman, S. Meirans, P.G. Meirans, What can asexual lineage age tell us about the maintenance of sex? Ann. N. Y. Acad. Sci. 1168 (2009) 185–200.
 [21] T. Dobzhansky, O. Pavlovsky, J.R. Rowell, Partially successful attempt to enhance reproductive isolation between semispecies of *Drosophila paulistorum*, Evolution 30 (1976) 201–212.
 [22] T. Schwander, B.J. Crespi, Twigs on the tree of life? Neutral and selective models for integrating macroevolutionary patterns with microevolutionary processes in the analysis of asexuality, Mol. Ecol. 18 (2009) 28–42.
 [23] D.M. de Vienne, T. Giraud, P.-H. Gouyon, Lineage selection and the maintenance of sex, PLoS One 8 (6) (2013) e66906, <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0066906>.
 [24] H. Atlan, L'organisation biologique et la théorie de l'information, Hermann, Paris, 1972.
 [25] F. Merlin, L. Riboli-Sasco, Mapping biological transmission: an empirical, dynamical and evolutionary approach, Acta Biotheor. 65 (2017) 97–115.
 [26] C. Darwin, La filiation de l'homme et la sélection liée au sexe, préface de P. Tort, 2^e édition, Syllepse, Paris, 1999.
 [27] C. Darwin, De l'origine des espèces, 3^e édition, Flammarion, Paris, 1918.
 [28] E. Mayr, Systematics and the origin of species, Columbia University Press, New York, 1942.
 [29] N.A. Moran, T. Jarvik, Lateral transfert of genes from fungi underlies carotenoid production in aphids, Science 328 5978 (2010) 624–627.
 [30] P. Vigier, J. Thèze, P. Trieu-Cuot, P. Courvalin, Parasexualité, Encyclo-pedia Universalis, 2017.