



HAL
open science

Les trajectoires évolutives des organismes ne sont pas stochastiques

Philippe Grandcolas

► **To cite this version:**

Philippe Grandcolas. Les trajectoires évolutives des organismes ne sont pas stochastiques. Thierry Gaudin, Marie-Christine Maurel & Jean-Charles Pomerol. Le hasard, le calcul et la vie - Colloque de Cerisy, ISTE Editions, 2021, 9781784057244. 10.1002/9781119823971.ch13 . hal-03048578

HAL Id: hal-03048578

<https://hal.science/hal-03048578>

Submitted on 9 Dec 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Les trajectoires évolutives des organismes ne sont pas stochastiques

PHILIPPE GRANDCOLAS

*Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité (ISYEB), Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, Sorbonne Université, EPHE, UA, Paris, France
pg@mnhn.fr*

1. Évolution et hasard : quelques métaphores

Le thème du hasard dans l'évolution biologique est habité par de puissantes métaphores ou des représentations familières aux cultures scientifiques occidentales. La plus commune relève sans doute du caractère aléatoire des mutations génétiques. Dans la théorie néodarwinienne, ces mutations sont considérées comme le substrat sur lequel l'évolution se produit et sur lequel la sélection naturelle peut agir. Cette métaphore est associée à l'idée commune et assez inexacte selon laquelle les événements à l'échelle moléculaire comporteraient naturellement une forte part d'aléatoire. Un peu comme si le mouvement brownien se perpétuait jusqu'à l'échelle des macromolécules biologiques et rendait les événements de mutations stochastiques ! Cette part d'aléatoire présumée à la base des mécanismes de génération de la diversité laisse à penser pour beaucoup que l'évolution est un processus globalement stochastique.

Cette vision est en outre assez confortable intellectuellement car on pourrait penser naïvement qu'elle s'oppose à des conceptions déterministes extrêmes réputées désuètes ou peu scientifiques. Quoi de mieux que le hasard... et la nécessité (Monod, 1970 ; Jacob, 1977) à opposer à des théories anciennes ou naïves faisant la part belle à des déterminismes mystérieux ou irrationnels (le vitalisme, le prédéterminisme, voire les créationnismes, etc.) ? Comprendre le support moléculaire de l'hérédité et de l'évolution a de fait amené à une réappropriation rationalisante de l'évolution comme un processus stochastique par la culture scientifique moderne.

Plus sérieusement et au plan théorique, la théorie neutre de l'évolution a fourni un cadre statistique pour inférer si des changements génétiques s'établissent bien par dérive dans les populations à partir d'événements de mutation (Kimura, 1968). Dans ce cadre fondamental, c'est la fixation d'allèles par « dérive génétique » (en absence

du rôle d'une sélection) qui est *éventuellement* aléatoire in fine et non pas tant les événements de mutations.

Cette première métaphore faisant bonne place à l'aléatoire est en accord apparent avec la seconde qui concerne la non-répétabilité présumée de l'évolution. En clair, la notion de répétabilité laisserait à penser que l'évolution est capable de produire des résultats similaires à plusieurs reprises, sous l'action de contraintes spécifiques. Si c'était le cas, la part d'aléatoire dans l'évolution s'en trouverait donc réduite. La question de la répétabilité de l'évolution a été plaisamment discutée par Stephen Jay Gould qui a conclu négativement sur le sujet. De ce fait, cette seconde métaphore a acquis une notoriété considérable.

Enfin, on retrouve également une notion de hasard dans l'occurrence des événements d'effondrement et d'extinction de biodiversité. Elle est liée à l'image devenue symbolique d'un grand astéroïde percutant la Terre et occasionnant une crise majeure d'extinction à la limite du Crétacé et du Tertiaire. Le hasard est ici celui des trajectoires cosmiques et n'est pas partie prenante des mécanismes du Vivant mais l'influence malgré tout de manière importante.

D'emblée, on voit une différence en matière d'échelle entre ces trois métaphores ; les deux premières sont intrinsèques au Vivant soit au niveau moléculaire, soit au niveau organismique, tandis que la troisième est extrinsèque à la Vie et opère au niveau cosmique. Cet emboîtement d'échelles de la molécule aux astres a une conséquence évidente, à savoir que l'échelle la plus emboîtante va fortement conditionner la nature finale de l'évolution quelque soient ses caractéristiques aux différentes échelles emboîtées. Je vais donc m'attacher à commenter les deux dernières métaphores par principe déterminantes quant au caractère stochastique de l'évolution.

2. La métaphore gouldienne du « replay » de l'évolution

Stephen Jay Gould, brillant scientifique et vulgarisateur, a beaucoup contribué à la discussion autour de la question des déterminismes dans l'évolution. Il a ainsi aidé à comprendre comment les organismes se construisent au cours de l'évolution, sous l'influence conjointe des mutations, de la sélection naturelle et des états et structures existantes et héritées des organismes à une étape donnée de leur évolution (Gould, 2002). Un de ses écrits, parmi d'autres, a eu beaucoup de retentissement, en considérant les chances selon lesquelles l'évolution d'un organisme produirait le même résultat, si on pouvait imaginer de rejouer la pièce ou le film du Vivant, comme si l'on rembobinait une bande ou une cassette et l'on rejouait le film ou la musique correspondante. C'est la métaphore du « replay » (Gould, 1989). La conclusion de Gould est que l'évolution d'organismes prendrait certainement un

chemin très différent s'il lui était donné l'occasion de recommencer à l'étape précédente.

Si l'on pouvait répéter l'évolution à partir des mêmes situations de départ et si elle aboutissait à des résultats bien différents, comme Gould le postule, cela suggérerait que le rôle du hasard est potentiellement important. Par voie de conséquence, cela suggérerait aussi que les contraintes développementales, génétiques, structurelles, fonctionnelles, etc. qui pourraient canaliser l'évolution et lui faire prendre le même chemin de manière répétée sont relativement plus faibles.

Comment vérifier cette proposition ? Le chemin pris par l'évolution peut être analysé à travers l'étude des phénotypes et de leur architecture génétique. La sélection naturelle agit en effet sur l'organisme entier, chez des individus dont les phénotypes se sont construits en intégrant génétique, organismes « associés », développement, et comportement. La sélection naturelle (ou sexuelle) est un « filtre » dont la force peut varier sur ces phénotypes : toute reproduction différentielle peut ainsi donner prise à la sélection et chaque trait a donc ainsi une contribution potentielle à la fitness. Tout comme la stabilité du phénotype ou la capacité à évoluer : canalisation, plasticité, stabilité développementale, mais aussi évolvabilité *versus* robustesse peuvent tous être soumis à sélection.

Pour étudier la répétabilité de l'évolution, on a deux possibilités. D'une part, la biologie comparative nous permet de retracer ce qui s'est passé au cours de l'évolution avec la reconstruction des relations de parentés entre organismes – les phylogénies –, sur lesquelles tout changement phénotypique ou génétique peut être retracé. D'autre part, on peut conduire des expériences d'évolution répétables sur des organismes qui se reproduisent et se développent très rapidement : on cultive à plusieurs reprises ces organismes sur plusieurs générations, on les soumet aux mêmes pressions de sélection et on constate quelle évolution s'est produite à chaque fois.

3. Le « replay » de l'évolution : ce qui s'est passé

Toutes les études phylogénétiques montrent l'occurrence de nombreux événements de convergence : des organismes différents dans des environnements semblables ont évolué vers des phénotypes similaires. Les pressions de sélection présumées similaires dans des lieux différents ont conduit vers des phénotypes similaires ou vers des phénotypes en apparence légèrement différents mais aux fonctions similaires. De manière classique, de nombreux traités d'évolution énumèrent d'innombrables exemples de convergence vraiment frappants, ainsi la convergence entre tatou sud-américain et pangolin dans le vieux monde, entre loup

canin et loup marsupial de Tasmanie, entre écureuil volant et phalanger, entre hérisson et échidné, etc.

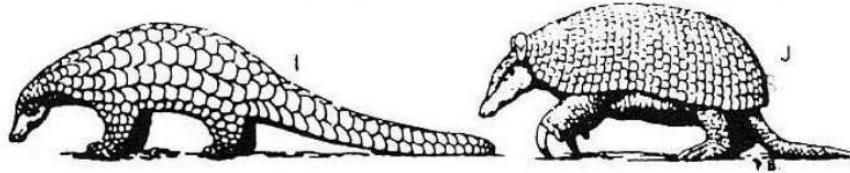


Figure 1. Une représentation célèbre de la convergence évolutive au sein des mammifères (Bourlière, 1973)

Les tatous ont des plaques dermiques osseuses tandis que les pangolins ont des phanères épaissis et aplatis. On va aussi trouver dans le Vivant d'autres convergences passablement frappantes avec ces morphologies mammaliennes, comme les Mille-pattes Glomeridae ou des Insectes Blattes Perisphaeriinae (*Pseudoglomeris*) dont les squelettes externes ressemblent remarquablement à celui des tatous. S'agit-il de convergences et d'une même « solution » évolutive ou de plusieurs chemins évolutifs différents ? Dans le premier cas, l'évolution aurait bien fait un replay tandis que dans le second cas, on accrédite l'opinion de Gould selon laquelle l'évolution ne prendrait jamais exactement le même chemin si elle se pouvait se produire successivement deux fois. Tout dépend de l'échelle d'observation à laquelle on se place. Si l'on regarde ces phénotypes de loin, on sera tenté de répondre « replay », si l'on regarde de près, on pourra argumenter que le chemin est sensiblement différent. C'est aussi la raison pour laquelle les scientifiques ont distingué la convergence du parallélisme (Desutter-Grandcolas *et al.*, 2005). La convergence est distinguable *a priori* de toute analyse phylogénétique : chacun peut ainsi voir que la carapace du tatou est une structure différente des écailles du pangolin, sans même parler du cas des Arthropodes et de leur carapace, même si la ressemblance est frappante. Le parallélisme est plus subtil et seule une analyse phylogénétique montre *a posteriori* que les structures en question sont issues de plusieurs événements évolutifs. Le parallélisme constituerait donc un argument indéniable de répétabilité de l'évolution, encore plus que la convergence.

Cela dit, la convergence (ou le parallélisme) est bien omniprésente dans le Vivant, au point que les phylogénéticiens s'en sont inquiétés en regard de la validation de la qualité de leurs reconstructions. En effet, si la convergence était à ce point omniprésente dans des organismes qu'elle concerne d'innombrables caractères, elle pourrait biaiser les reconstructions phylogénétiques en prenant faussement pour parents des organismes se ressemblant plus par convergence que par héritage commun. Pour reprendre notre exemple, tatous et pangolins auraient

alors été faussement rapprochés comme proches parents, alors qu'ils appartiennent respectivement à des branches éloignées (Cingulata [ex-Xénarthres] et Pholidotes) dans l'arbre des Mammifères. En réalité, la convergence est rarement si complète qu'elle biaise les phylogénies, sauf lorsqu'il s'agissait de parallélismes indécélables et en grand nombre, une situation beaucoup moins avérée. Les tatous et les pangolins n'ont jamais été considérés comme proches parents...

Cette problématique demeure plus importante au plan moléculaire. Le code génétique est simple, et chaque site sur un brin d'ADN peut prendre au final peu d'états (avec les nucléotides A, G, C, T). Si le taux de mutation est important, un site peut changer plusieurs fois et rien ne permettra de distinguer par exemple l'adénine originelle d'une adénine installée à la suite de deux mutations successives (par exemple, A->T puis T->A). Rien ne ressemble en effet plus à une adénine ou une thymine qu'une autre adénine ou une thymine sur un brin d'ADN, quelles que soient leurs origines respectives. On dit alors que ce site est « saturé » dans un contexte de reconstruction phylogénétique.

Si l'on revient à l'échelle phénotypique, lorsque l'on regarde ce qui s'est passé chez la plupart des organismes, on constate donc empiriquement que l'évolution semble bien se répéter, contrairement aux affirmations de Gould. Néanmoins, il faut reconnaître que cette pseudorépétition se déroule à partir de points d'origine différents (des organismes différents en fait) et que bon nombre d'exemples cités concernent plus des convergences – « replays approximatifs » – que des parallélismes (« replays parfaits »). Malgré tout, cela laisse à penser que le rôle de la sélection naturelle est important et qu'à partir de situations différentes, des états similaires sont tout de même sélectionnés. Cela laisse aussi à penser que ce rôle excède celui du hasard, organismes et environnement de sélection jouant de concert vers des résultats souvent répétés.

Cela dit, la sélection naturelle n'est pas nécessairement la seule contrainte conduisant à la convergence. En d'autres termes, la convergence n'est pas seulement adaptative. Très souvent, les phénotypes ne sont pas construits qu'avec des correspondances directes et univoques entre gènes, phénotypes et environnements. Ils sont aussi contraints par leurs règles de construction ontogénétique au cours du développement. Gould a longuement discuté également de cette dimension développementale de la construction du phénotype : l'organisme ne fait pas table rase des structures et des modes de développement de ses ancêtres à chaque génération. Certains caractères phénotypiques auront donc tendance à apparaître à plusieurs reprises au cours de l'évolution pour des raisons génétiques ou développementales. L'ensemble de ces contraintes fait que l'évolution phénotypique n'est donc pas une sorte de tirage au sort, jetant les dés des caractères à chaque génération. Cela permet notamment l'occurrence d'histoires évolutives complexes, même régressives, dans des lignées évolutives. On peut ainsi retrouver les quatre

membres de tétrapodes, même à l'état vestigial chez des mammifères devenus marins ; la systématique phylogénétique permet de comprendre comment les membres postérieurs de ces derniers ont ainsi régressé.

4. Expériences de replays évolutifs

Une autre étape méthodologique a été franchie pour traiter de cette question et de s'affranchir du biais idiosyncratique des situations de départ, avec la conception d'expériences d'évolution. Des chercheurs ont sélectionné des organismes qui se reproduisent et se développent très rapidement, et ils les ont soumis à des pressions de sélection calibrées. Après de nombreuses générations en conditions contrôlées, il est alors possible de comparer le chemin évolutif emprunté par différentes populations expérimentales soumises aux mêmes conditions.

Trois expériences célèbres parmi d'autres peuvent être mentionnées, concernant des bactéries avec 60000 générations (Lenski et Travisano, 1994), des mouches drosophiles avec 100 générations (Rose, 1984) et des souris avec 65 générations (Garland *et al.*, 2002).

Dans l'expérience de Lenski et Travisano (1994) particulièrement impressionnante, plus de 60000 générations ont été produites et des échantillons sont congelés à chacune d'entre elles, permettant de comparer populations ancestrales et descendantes, et montrant l'évolution de la fitness après sélection sur un régime alimentaire particulier. Les douze populations d'origine convergent grossièrement en termes de fitness et de quelques traits phénotypiques mais montrent aussi des différences subtiles.

Si l'on fait un bilan très rapide des premières années de recherches sur ce sujet dans plusieurs laboratoires, on trouve comme résultats : une évolution qui se révèle bien parallèle mais avec plus ou moins d'hétérogénéité selon les cas, des génotypes similaires avec des phénotypes semblables, des génotypes similaires avec des variations phénotypiques et une évolution similaire de la fitness. Si l'on met en œuvre des étapes successives de l'expérience dans des environnements différents, on obtient quelquefois un effacement de l'hétérogénéité existant à l'étape antérieure de l'expérience. Dans certaines expériences, on observe également quelques convergences intéressantes sur des traits pourtant complexes : par exemple, les poissons guppies évoluant avec des histoires de vie plus lentes sans pression de prédation, des lézards avec des membres plus courts dans des environnements étroits.

Ces expériences d'évolution sont fascinantes du point de vue de leur puissance analytique, du fait du contrôle sur l'état de départ des organismes et sur les

conditions et les pressions d'environnement. Elles manquent néanmoins de profondeur temporelle et l'on pourrait se demander si les résultats obtenus resteraient similaires après quelques dizaines de milliers de générations supplémentaires.

5. Phylogénies *versus* expériences

Chaque méthode a ses points forts et ses points faibles. Les études comparatives ont une grande profondeur temporelle, concernent de nombreux groupes d'organismes différents et elles peuvent être menées malgré tout dans un contexte statistique pour éviter les biais de confirmation. Par contre, bien évidemment, elles ne peuvent contrôler toutes les conditions de départ de ces situations évolutives. Les expériences d'évolution sont tout le contraire et leur principale limitation est leur manque de profondeur temporelle.

L'une comme l'autre de ces méthodes permet néanmoins de montrer que les convergences sont omniprésentes, qu'elles soient détectées dans le passé ou qu'elles soient observées de manière contemporaine. Manifestement, ces convergences voire ces parallélismes sont liées au moins dans certains cas à une architecture génétique héritée d'un ancêtre commun permettant l'apparition récurrente de caractères semblables, à des contraintes développementales, et par ailleurs à des pressions de sélection similaires.

6. Hasard, évolution et extinction

Les trajectoires évolutives des organismes sont également fortement contraintes par l'environnement incluant géographie, climat et autres organismes en interaction. Les êtres vivants sont évidemment très fortement dépendants du milieu dans lequel ils évoluent. Et cet environnement varie avec le temps, de manière sans doute prévisible (dérive des continents, cycles cosmiques d'énergie ou d'orbite planétaire) ou moins prévisible (chutes d'astéroïdes).

On peut ainsi montrer que les événements de diversifications évolutives chez des organismes très divers sont conditionnés dans le temps par la biogéographie insulaire : par exemple, lorsqu'une île océanique émerge, elle permet à la spéciation d'opérer dans une fenêtre temporelle bien cadrée (Nattier *et al.*, 2017).

Mais l'évolution n'est pas que diversification, elle est aussi extinction, même si ce phénomène est le plus souvent considéré à tort comme uniquement négatif en tant que source de disparition et d'absence. L'extinction n'est pas forcément liée à une cause comportant une composante intrinsèque (maladaptation, fardeau génétique,

etc.) mais aussi à des événements soudains extrinsèques (cosmique, volcanique, tectonique, etc.) Et ces événements extrinsèques peuvent alors amener de la stochasticité dans l'évolution. Des clades entiers peuvent rapidement disparaître ou se restreindre, permettant à d'autres de se développer dans les millions d'années qui suivent, ainsi que cela s'est déroulé à la suite de la crise K-T provoquée par la chute d'un astéroïde géant, un événement extrinsèque s'il en est ! Cette grande crise planétaire a eu ainsi des conséquences évolutives innombrables dans l'ensemble du Vivant. Chacun a ainsi en mémoire la disparition progressive des Dinosaures dont il ne reste que les oiseaux (depuis re-diversifiés), faisant également la place pour d'autres groupes de vertébrés, parmi lesquels notamment les Mammifères.

7. Conclusions

De ce trop bref et trop simple tableau de l'évolution, on peut tirer quelques conclusions concernant la question de la stochasticité du Vivant. Les « replays » des événements évolutifs montrent à la fois de la contingence (au sens de Gould) et du hasard mais aussi beaucoup de répétitions. Manifestement, il y a répétition pour des raisons intrinsèques variées (architecture génétique, voies de développement, etc.) Mais il y aussi répétition parce que différents environnements génèrent des pressions de sélection comparables. Il ne faut pas oublier que l'évolution concerne les organismes mais qu'elle est complètement dépendante de l'état de l'environnement ; des événements extrinsèques peuvent introduire beaucoup de « bruit » en termes d'extinctions massives et de possibilités d'évolution nouvelles.

L'évolution du Vivant est donc loin d'être complètement aléatoire, elle est au contraire bornée, contrainte et influencée par de nombreux facteurs qui la rendent en partie répétitive mais aussi par ce biais très inventive. En témoignent les notions de préadaptation/exaptation (Cuénot, 1914 ; Gould et Vrba, 1982) ou de bricolage de l'évolution (Jacob, 1977) qui laissent à comprendre que l'évolution des organismes amène à remanier des solutions ancestrales variées plutôt qu'à inventer de novo des formes classiquement optimales qui seraient soit toutes semblables les unes aux autres, soit complètement différentes.

8. Bibliographie

BOURLIERE F., « The comparative ecology of rain forest mammals in Africa and tropical America: some introductory remarks », dans B.J MEGGERS, B.J. AYENSU, E.S. DUCKWORTH (dir.), *Tropical forest ecosystems in Africa and South America : a comparative review*, Smithsonian Institution Press, Washington, 1973.

CUENOT, L. « Théorie de la préadaptation. » *Scientia* 16, p. 60-73, 1914.

- DESUTTER-GRANDCOLAS L., LEGENDRE F., GRANDCOLAS P., ROBILLARD T. et MURIENNE J., « Convergence and parallelism: is a new life ahead of old concepts ? » *Cladistics*, 21, p. 51-61, 2005.
- GARLAND T., MORGAN M.T., SWALLOW J.G., RHODES J.S., GIRARD I., BELTER J.G., CARTER P.A., « Evolution of a small-muscle polymorphism in lines of house mice selected for high activity levels » *Evolution*, 56, p. 1267-1275, 2002.
- GOULD S.J., *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. Norton, New York, 1989.
- GOULD S.J., *The structure of evolutionary theory*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 2002.
- GOULD, S.J., VRBA, E.S. « Exaptation - a missing term in the science of form. » *Paleobiology* 8, p. 4-15, 1982.
- JACOB F., « Evolution and tinkering. » *Science*, 196, p. 1161-1166, 1977.
- KIMURA M., « Evolutionary rate at the molecular level. » *Nature*, 217(5129), p. 624-626, 1968.
- LENSKI R.E., TRAVISANO M. « Dynamics of adaptation and diversification: a 10,000-generation experiment with bacterial populations. » *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(15), p. 6808-6814, 1994.
- MONOD J., *Le hasard et la nécessité. Essai sur la philosophie naturelle de la biologie moderne*. Le Seuil, Paris, 1970.
- NATTIER R., PELLENS R., ROBILLARD R., JOURDAN H., LEGENDRE F., CAESAR M., NEL A., GRANDCOLAS P., « Updating the phylogenetic dating of New Caledonian biodiversity with a meta-analysis of the available evidence. » *Scientific Reports*, 7, 3705, 2017.
- ROSE M.R., « Artificial selection on a fitness-component in *Drosophila melanogaster*. » *Evolution*, 7, p. 516-526, 1984.