

# **De la nécessité de maîtriser les théories de l'évolution les plus récentes pour être en mesure de proposer des modèles vraisemblables d'évolution des architectures modulaires des protéines**

**Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches – 24 Mars 2011**

Section CNU 65

Pierre Brézellec

Laboratoire Statistique et Génome, CNRS UMR 8071, INRA UMR 1152,  
528, place des Terrasses - 91034 Evry France  
pbrezellec@genopole.cnrs.fr

Université de Versailles Saint-Quentin-en-Yvelines  
45 avenue des Etats-Unis - 78035 Versailles

Membres du Jury :

Armand de Ricqlès (Rapporteur)  
Eduardo Rocha (Rapporteur)  
Marie-France Sagot (Rapporteur)  
Christophe Ambroise (Examineur)  
Eric Coissac (Examineur)  
Jean Gayon (Examineur)  
Marc Nadal (Examineur)  
Bernard Prum (Examineur)

<i>De la nécessité de maîtriser les théories de l'évolution les plus récentes pour être en mesure de proposer des modèles vraisemblables d'évolution des architectures modulaires des protéines</i> .....	1
<i>Avant-propos et présentation générale du manuscrit</i> .....	4
<b>1 Modularité des protéines bactériennes</b> .....	6
1.1 Contexte du travail .....	6
1.2 Importance de la fusion/fission de gènes dans la création de nouvelles architectures de domaines (Pasek, Risler, Brézellec, 2006a).....	7
1.3 Rôle et importance de la «redondance en domaine» dans la robustesse génétique (Pasek, Risler, Brézellec, 2006b).....	8
1.4 Evolution modulaire et transferts horizontaux (Pasek, Férat, Hoebeke, Brézellec, 2007).....	9
1.5 Crible bioinformatique basé sur les domaines protéiques (Brézellec <i>et al.</i> , 2006).....	10
1.6 Critiques des modèles d'évolution des architectures modulaires des protéines.....	11
<b>2 Introduction à la «théorie hiérarchique de la sélection» (Gould, 2002, 2006)</b> .....	13
<b>3 La théorie hiérarchique de la sélection et son noyau macroévolutif</b> .....	16
3.1 Résumé (lapidaire et lacunaire) de la théorie hiérarchique de la sélection .....	17
3.2 Le noyau macroévolutif de la théorie hiérarchique de la sélection .....	17
3.2.1 L'espèce est un individu évolutionniste .....	18
3.2.2 Deux exemples de sélection entre espèces .....	21
3.2.3 Sélection entre espèces et «évolutivité» .....	22
<b>4 Evaluation du noyau macroévolutif de la théorie hiérarchique de la sélection à l'aune d'un vaste corpus de données d'extinction</b> .....	23
4.1 Modèles et données d'extinctions .....	23
4.1.1 Extinction des espèces.....	23
4.1.2 Les données .....	25
4.2 Le modèle d'extinction des espèces .....	26
4.2.1 Définition d'un individu évolutionniste.....	26
4.2.2 Le modèle : syntaxe et sémantique.....	27
4.2.3 Analyse théorique du modèle .....	28
4.3 Confrontation du modèle aux données .....	29
4.3.1 Les résultats obtenus par Newman .....	30
4.3.2 Compléments aux résultats de Newman.....	31
4.3.3 Discussion .....	32
<b>5 Conclusion</b> .....	36
<b>6 Références</b> .....	40
<b>7 Remerciements</b> .....	48
<b>8 Annexe 1 : Une brève histoire de la Synthèse (cf. La Structure)</b> .....	50
<b>9 Annexe 2 : La théorie hiérarchique de la sélection selon Stephen Jay Gould</b> .....	51

<b>9.1 La sélection naturelle du point de vue de la Synthèse .....</b>	<b>52</b>
9.1.1 Première partie de la définition : Le noyau syllogistique .....	52
9.1.2 Seconde partie de la définition : Précisions apportées au noyau syllogistique .....	53
9.1.3 Conclusion sur la définition de la sélection naturelle .....	55
<b>9.2 Une théorie révisée et élargie de l'évolution .....</b>	<b>55</b>
9.2.1 Chapitre 8 de La Structure: Les espèces en tant qu'individus dans la théorie hiérarchique de la sélection.....	55
9.2.2 Chapitre 9 de La Structure: L'équilibre ponctué et la confirmation de la théorie macroévolutionniste.....	63
9.2.3 Chapitre 10 de La Structure: La combinaison de la contrainte et de l'adaptation (de la structure et de la fonction) dans l'ontogenèse et la phylogénie : les contraintes historiques et l'histoire évolutive du développement.....	64
9.2.4 Chapitre 11 de La Structure: La combinaison de la contrainte et de l'adaptation (de la structure et de la fonction) dans l'ontogenèse et la phylogénie : les contraintes structurales, les expansions structurales et l'importance fondamentale de .....	66
9.2.4 l'exaptation dans la macroévolution.....	67
9.2.5 Chapitre 12 de La Structure: Les étages du temps et la mise en question de l'extrapolationnisme avec un épilogue sur l'interaction entre la théorie générale et l'histoire contingente.....	70
<b>9.3 Résumé de la théorie hiérarchique de la sélection .....</b>	<b>71</b>
9.3.1 Les six niveaux de sélection .....	72
9.3.2 La hiérarchie n'est pas organisée de «façon fractale» .....	72
9.3.3 Les interactions entre les différents niveaux .....	72
<b>9.4 Analyse de La Structure à l'aune de la méthode des «Preuves et réfutations».....</b>	<b>73</b>
9.4.1 Généralités.....	74
9.4.2 La méthode des preuves et réfutations.....	75
9.4.3 La Structure analysée à l'aune de la «méthode des preuves et réfutations» .....	76
<b>9.5 Quelques commentaires en guise de conclusion.....</b>	<b>78</b>
<b>10 Annexe 3 : Commentaires sur L'Origine .....</b>	<b>80</b>
10.1 Résumé de la sélection naturelle par Darwin .....	80
10.2 Quelques commentaires .....	80
<b>11 Annexe 4 : Le «No Free Lunch Theorem» (NFL).....</b>	<b>83</b>
11.1 Optimisation combinatoire et NFL .....	83
11.2 Le NFL en Apprentissage Automatique .....	85
11.3 Idée de la preuve .....	86
<b>12 Annexe 5 : Preuves des propositions (Brézellec &amp; Soldano, 2009).....</b>	<b>87</b>
12.1 Abstraction du modèle.....	87
12.2 Définitions et premières propositions .....	87
12.3 Population et environnement suivent la loi uniforme dans [0, 1] .....	89
12.4 La population suit une loi uniforme dans [0, 1] mais pas l'environnement .....	90
12.5 L'environnement suit une loi uniforme dans [0, 1] mais pas la population .....	91
12.6 Ni l'environnement ni la population ne suivent la loi uniforme dans [0, 1].....	93
<b>13 Annexe 6 : publications et encadrement d'étudiants .....</b>	<b>95</b>

## Avant-propos et présentation générale du manuscrit

J'ai travaillé durant 10 ans en Apprentissage Automatique (de 1989, année où j'ai débuté ma thèse, à 1999) et 10 ans en Bioinformatique (de 1999, date de mon recrutement sur un poste de Maître de Conférences en Bioinformatique à l'Université de Versailles, à ce jour).

Durant mes «années Apprentissage», j'ai eu l'occasion de m'intéresser à de nombreux problèmes, essentiellement dans le domaine de l'Apprentissage Automatique Supervisé. J'ai, dès le départ, inscrit mes réflexions dans un cadre qui assimile (réduit) l'Apprentissage à un problème d'optimisation combinatoire, *i.e.*, à la recherche d'un optimum dans un espace dit «de recherche». Dans ce contexte, j'ai développé avec Henry Soldano (mon directeur de thèse)<sup>1</sup> des algorithmes permettant de réduire l'espace de recherche (sans perte d'information) et utilisé des métaheuristiques, telles le «recuit simulé» ou la «recherche tabou», pour conduire l'exploration (Brézellec & Soldano, 1994, 1998). Comme de nombreux chercheurs, j'ai vivement été intéressé par un résultat dû à David Wolpert<sup>2</sup> (1992, 1993, 1994), le «No Free Lunch Theorem» ou «NFL», définissant les conditions sous lesquelles aucun algorithme d'optimisation ne peut prétendre donner (en moyenne sur tous les problèmes possibles) de meilleurs résultats qu'un autre. Dans la mesure où, à l'époque, nous cherchions «presque tous» à développer des algorithmes meilleurs que celui des collègues, il y avait là de quoi être intrigué voire déstabilisé par ce résultat. Ceci m'a conduit à creuser plus avant cette thématique et j'ai montré (Brézellec, 1996) que le NFL avait un lien étroit avec le théorème dit du «vilain petit canard» établi par Satoshi Watanabé<sup>3</sup> (1985). Ce travail m'a convaincu que, d'un point de vue théorique, une des voies les plus pertinentes qu'on pouvait désormais explorer en Apprentissage était la conception d'algorithmes qui, étant donné une distribution de problèmes, donnent en moyenne les meilleurs résultats sur cette distribution. Je n'ai pas eu le temps d'approfondir cette excitante thématique et j'ai fini «ma carrière» dans le domaine (je ne le savais pas à l'époque) en encadrant la thèse de Véronique Ventos. Elle travaillait sur une Logique de Descriptions et souhaitait déterminer les conditions sous lesquelles elle était apprenable («PAC-Apprenable» (Valiant, 1984) pour être précis, *cf.* (Ventos & Brézellec, 1997), (Ventos *et al.*, 1998)).

J'ai commencé mes «années Bioinformatique» en faisant de l'Apprentissage Automatique Non Supervisé sur des transcriptomes (Didier *et al.*, 2002) puis sur des protéomes (Mohseni-Zadeh *et al.*, 2004ab). Dans le cadre d'un module de biologie dans lequel j'intervenais (j'y montrais que les techniques d'Intelligence Artificielle et de Data Mining pouvaient aider à adresser pertinemment certains problèmes de bio), j'ai fait la connaissance d'un biologiste, Jean-Luc Férat. Nous avons dès lors mené un travail sur le gène *dam* qui est toujours en cours (*cf.* (Brézellec & al., 2006)). Très peu de temps après, j'ai eu la chance de rencontrer une bioinformaticienne, Sophie Pasek, qui venait de débiter sa thèse. Comme nous partagions le même bureau, je me suis intéressé – un peu par la force des choses au début, puis rapidement par goût – à ce qu'elle faisait. Rapidement nous avons obtenu des résultats sur l'évolution modulaire des protéines (*cf.* (Pasek *et al.*, 2006ab)).

Ces deux collaborations m'ont énormément apporté et continuent aujourd'hui encore à m'apporter beaucoup. Cela étant, j'ai toujours nourri de vifs regrets sur le contenu des différents articles que nous avons publié : je me suis en effet rendu compte que lorsque nous abordions frontalement «l'évolution», les referees avaient tendance à «s'agacer» (c'est surtout vrai avec Sophie, car Jean-Luc a toujours prôné, en connaissance de cause, une certaine retenue voire carrément une auto-

---

<sup>1</sup> Mon directeur de thèse officiel était Daniel Kayser, mais c'est Henry Soldano qui m'a encadré.

<sup>2</sup> Dans un premier temps, j'ai attribué ce résultat à Cullen Schaffer (1994) qui lui avait donné pour nom «Conservation Law for Generalization Performance» (CLGP). Il s'est avéré par la suite que la CLGP de Schaffer était une élégante formulation de résultats antérieurement établis par Wolpert.

<sup>3</sup> La même année Wolpert (1996a) mentionnait également ce lien.

censure en la matière). De là, nous avons banni peu à peu tous les aspects de nos travaux qui pouvaient, à tort me semble-t-il, apparaître comme de vaines spéculations (que nous bornions pourtant aux parties discussions des papiers).

Tout cela n'a en rien entamé mon enthousiasme et mon inclination pour l'évolution, et il y a 1 an et demi environ, j'ai décidé – au départ pour le plaisir, sur mon temps libre – de me confronter à deux monuments de la «littérature évolutive»<sup>4</sup> : «L'Origine des espèces» (1859) de Darwin, pour des raisons évidentes (!), et «La Structure de la théorie de l'évolution» (2002, 2006) de Stephen Jay Gould parce que sa théorie hiérarchique de la sélection était à l'époque (et demeure aujourd'hui) l'alternative la plus aboutie à la «Synthèse Moderne» que de nombreux biologistes appellent régulièrement à dépasser (c'est en particulier le cas du «médiatique» Massimo Pigliucci<sup>5</sup>).

La lecture de ce dernier ouvrage a été très important pour moi. Il m'a permis de formaliser certaines des critiques que j'adressais à des modèles (publiés) d'évolution des architectures modulaires des protéines. J'ai dès lors acquis la conviction que mon travail sur ce sujet ne pourrait aboutir si je ne consacrais pas une partie de mon temps à comprendre l'œuvre de Gould. Mon HDR m'est apparu alors comme un moyen *i*) de présenter un résumé de mes travaux sur la modularité des protéines bactériennes (qui sont les plus représentatifs de mes activités en bioinformatique), *ii*) d'énoncer rapidement les faiblesses de certains modèles d'évolution des architectures modulaires des protéines, et *iii*) de faire le point sur la théorie de l'évolution, la plupart des auteurs la schématisant à l'extrême empêchant de fait la conception de modèles vraisemblables d'évolution.

Le premier chapitre de ce manuscrit résume mes travaux sur la modularité des protéines bactériennes. Les chapitres suivants sont consacrés à la théorie hiérarchique de la sélection proposée par S.J. Gould. Cette partie de mon HDR peut être considérée comme un essai sur le «noyau macroévolutif» de la théorie de Gould que je revisite à l'aune de l'expérience que j'ai acquise au fil de ces 20 dernières années. Je jette ainsi, en particulier, un pont entre la «macroévolution» chère à Gould et le «No Free Lunch Theorem» de Wolpert, montrant une fois de plus que les carrefours disciplinaires (ici la Biologie et l'Intelligence Artificielle) sont des nœuds où la connaissance se mature.

J'espère que le travail de réflexion que j'ai accompli en relisant de façon critique l'œuvre de Gould me permettra bientôt de concevoir des *scenarii* modélisant de façon non triviale l'évolution des architectures modulaires des protéines (et donc de dépasser le simple énoncé de critiques, intéressantes certes, mais non constructives). Cela étant, avant de proposer et de concevoir de tels *scenarii* évolutifs, il me fallait faut posséder l'état de l'art et m'en être saisi (*i.e.*, avoir travaillé sur le sujet et pas seulement reporter l'état des connaissances). Je pense que c'est le cas pour ce qui concerne la théorie hiérarchique de la sélection.

---

<sup>4</sup> Je ne savais pas, à l'époque, que j'allais faire de ces lectures le cœur d'une HDR.

<sup>5</sup> Massimo Pigliucci et Gerd B. Müller sont les organisateurs d'un Workshop («18th Altenberg Workshop in Theoretical Biology») intitulé «Toward an Extended Evolutionary Synthesis» qui s'est tenu au Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research du 10 au 13 juillet 2008. Un certain nombre de personnalités scientifiques y ont exposé les raisons pour lesquelles il semblait raisonnable d'étendre (ou pas) la Synthèse (Sergey Gavrillets, Stuart Newman, David Sloan Wilson, John Beatty, John Odling-Smee, Michael Purugganan, Greg Wray, David Jablonski, Marc Kirschner, Eörs Szathmari, Günter Wagner, Werner Callebaut, Eva Jablonka, Gerd Müller, Massimo Pigliucci, Alan Love).

# 1 Modularité des protéines bactériennes

Ce chapitre décrit mes travaux sur la modularité des protéines. Dans la première section, je dresse le contexte dans lequel mon travail s'inscrit. Dans les quatre sections suivantes, je présente un résumé des principaux résultats que j'ai obtenus sur le sujet. Dans la dernière section, je détaille rapidement quelques unes des critiques que l'on peut adresser aux modèles proposés à ce jour pour émuler l'évolution des architectures modulaires des protéines.

## 1.1 Contexte du travail

J'ai mené mes principaux travaux en bioinformatique dans le cadre de la «génomique comparative». Dans ce contexte, l'opération de base est la comparaison des génomes de différents organismes. Le résultat de ces comparaisons peut être utilisé pour préciser (ou élucider) les mécanismes moléculaires à la base de la dynamique (plasticité) des différents génomes, ou bien encore pour établir des relations de phylogénie (phylogénomique).

Généralement, la première étape de toute étude de génomique comparative consiste à établir la correspondance entre les gènes des différents génomes, *i.e.* à trouver les gènes homologues. Parmi ces gènes on distingue les orthologues et les paralogues. Deux gènes appartenant à deux génomes distincts sont dits orthologues s'ils possèdent un ancêtre commun (*i.e.*, s'ils partagent la même histoire évolutive avant la spéciation). Deux gènes appartenant à un même génome sont dits paralogues si l'un est le résultat de la duplication d'un autre (*i.e.*, s'ils partagent la même histoire évolutive avant la duplication). En pratique, la recherche des homologues est généralement basée sur des résultats de comparaisons massives entre les séquences protéiques des différents génomes étudiés. Dans ce cas, on considère le plus souvent que deux gènes sont homologues si leurs séquences se ressemblent «suffisamment» (quel que soit le critère utilisé, *i.e.*, BLAST ou Z-value par exemple) et s'ils ont «à peu près» la même longueur.

Cette définition de l'homologie et la méthodologie employée pour détecter les homologues sont sur bien des points contestables. Ainsi, par exemple, après spéciation ou duplication, les gènes peuvent subir de multiples réarrangements (comme des duplications internes, des fusions/fissions, *etc.*) de telle sorte que différentes parties du gène peuvent avoir des histoires évolutives distinctes. Dans ce cas, l'homologie n'a plus de sens au niveau du gène alors qu'elle en conserve un au niveau des différentes parties du gènes<sup>6</sup>. Cet aspect modulaire du gène est par ailleurs une réalité sur les plans structural et fonctionnel dans la mesure où différentes parties d'un gène peuvent se replier indépendamment du tout et assurer des fonctions distinctes (voire indépendantes). C'est le cas par exemple de gènes codant pour différentes sous-unités d'un même complexe ou pour des enzymes multi-fonctionnelles. Ces parties du gène, qui constituent des unités d'évolution à part entière et qui ont une structure et une fonction propre, sont appelées modules ou domaines. On définit des domaines homologues comme des domaines issus d'un domaine ancestral commun. De même que pour les gènes, on parlera de domaines orthologues s'ils sont issus d'une spéciation et de domaines paralogues s'ils sont issus d'une duplication. On suppose généralement que le répertoire de domaines évolue par duplication puis divergence (mutation), même si une évolution convergente ne peut être rejetée.

On sait aujourd'hui (*cf.* par exemple les travaux de Riley et Labedan (1997), de Teichmann (Apic *et al.*, 2001) ou bien encore de Bateman (Bateman *et al.*, 2004)) que la plupart des protéines sont modulaires, c'est à dire constituées d'un ou de plusieurs domaines. Cette modularité faussant les résultats de nombreuses méthodes de détection d'homologie, il nous est apparu judicieux de réaborder certains problèmes en utilisant le domaine protéique (et non le gène) comme unité

---

<sup>6</sup> C'est ce que Fitch (2000) avait appelé «The recombination problem».

d'homologie<sup>7</sup>. En définissant l'homologie en terme de domaines, nous nous sommes rapprochés des principaux mécanismes à l'origine de l'évolution des gènes (réarrangements de domaines (fusions, fissions, permutations, *etc.*)). Cette proximité nous a permis de définir des liens d'homologies plus pertinents que ceux généralement utilisés jusqu'ici, ce qui nous a conduit à approfondir les tenants et les aboutissants de certaines thématiques.

Dans la suite, on définira (comme le font Teichmann et Bateman par exemple) une protéine comme la suite ordonnée des domaines qui la composent (de N- vers C-terminal). On nommera cette suite «architecture de domaines» de la protéine. Chaque domaine (ou partie du gène) sera considéré comme une unité d'évolution du gène. Techniquement, chaque domaine sera représenté par un profil HMM. L'utilisation de profils HMM (tels que ceux utilisés par Pfam (Bateman *et al.*, 2004)) pour caractériser les domaines permet de détecter des homologies éloignées, *i.e.*, ils sont en mesure de détecter des signatures communes malgré la divergence des séquences. De fait, ils sont plus robustes que les comparaisons de séquences deux à deux (Eddy, 1998).

Pour mener à bien une partie de nos travaux, nous avons utilisé un outil – DomainTeam (Pasek *et al.*, 2005) – forgé dans le cours de la première année de sa thèse par Sophie Pasek (alors dirigée par Jean-Loup Risler et Mathieu Raffinot). Cet outil, en mesure d'identifier des synténies de domaines (*i.e.*, des groupes de domaines conservés, à quelques réarrangements près, dans différents génomes), s'est révélé crucial. En effet, deux gènes – codant pour des protéines – appartenant à deux génomes différents et partageant la même architecture de domaines ne sont pas nécessairement orthologues. Seul le contexte synténique permet de s'en assurer. C'est, *a fortiori*, également le cas pour des protéines ayant subi un réarrangement de domaines comme le suggère l'exemple suivant :

Soient  $p1$  et  $p2$  deux protéines d'architecture de domaines respectives  $AC$  et  $ABC$ . Sur la seule foi de la description en domaine de ces protéines, on peut penser qu'un indel interne du domaine  $B$  est intervenu entre  $p1$  et  $p2$ . Cependant, si  $p1$  et  $p2$  partagent une histoire évolutive lointaine et qu'il existe une autre protéine  $p3$  d'architecture  $AB$  évolutivement plus proche de  $p2$ , on peut cette fois penser qu'un indel terminal du domaine  $C$  est survenu entre  $p2$  et  $p3$ . Pour s'assurer de la proximité évolutive des protéines nous avons utilisé le contexte synténique en domaines.

## 1.2 Importance de la fusion/fission de gènes dans la création de nouvelles architectures de domaines (Pasek, Risler, Brézellec, 2006a)

Jusqu'à l'explosion récente des travaux sur les domaines protéiques, on considérait que les nouveaux gènes (codant pour des protéines) étaient principalement le résultat de duplications suivies de la divergence des gènes dupliqués ou des copies. Les travaux sur les combinaisons de domaines et sur les réarrangements de domaines ont conduit à postuler que d'autres mécanismes étaient impliqués dans la création de gènes originaux :

1. Les études sur les combinaisons de domaines du répertoire protéique actuel ont mis en évidence *i)* une grande conservation de l'ordre des domaines dans les architectures, *ii)* l'existence de couples et de triplets de domaines rencontrés préférentiellement ensemble (les supra-domaines), *iii)* l'absence ou la sur-représentation de certaines combinaisons (*cf.* (Apic *et al.*, 2001), (Vogel *et al.*, 2004), (Vogel *et al.*, 2005)). L'ensemble de ces travaux suggèrent que la création des architectures modulaires n'est pas un phénomène aléatoire,
2. Les différents réarrangements de domaines ont fait l'objet de travaux récents (*cf.* (Björklund *et al.*, 2005), (Weiner *et al.*, 2006b)). On désigne par réarrangement de domaines toute opération (insertion, délétion, substitution, répétition de domaine) susceptible de modifier le contenu en domaines où l'ordre des domaines d'une architecture multidomaine. Chez les bactéries, ces

---

<sup>7</sup> Koonin (2005) avait suggéré un tel programme (à peu près à l'époque où Sophie Pasek et moi-même l'avons initié) mais, à notre connaissance, il ne l'a jamais mis en œuvre.

travaux ont permis d'établir que l'insertion (resp. la délétion) d'un domaine aux extrémités N- et C- terminales des protéines étaient les principaux événements à l'origine de l'évolution modulaire des protéines. Par ailleurs les réarrangements de type «permutation circulaire» ont fait l'objet d'une intéressante et abondante littérature (*cf.* (Lindqvist & Shneider, 1997), (Uliel *et al.*, 1999), (Uliel *et al.*, 2001), (Weiner *et al.*, 2005, 2006a)).

L'ensemble des résultats obtenus suggèrent que la recombinaison et la fusion/fission de gènes (codant pour des protéines) permettent de créer de nouveaux gènes possédant de nouvelles architectures de domaines.

Partant de ce constat, nous nous sommes intéressés aux mécanismes moléculaires qui pouvaient être à l'origine de la création des nouveaux gènes modulaires. Chez les bactéries, trois mécanismes sont supposés être à l'origine de la création de nouvelles architectures de domaines : la recombinaison homologue à l'intérieur d'un domaine (*cf.* (O'Sullivan *et al.*, 2000)), la recombinaison au niveau de séquences inter-domaines particulières (*cf.* (de Château et Bjorck, 1994, 1996)) et la fusion/fission de gènes (*cf.* (Riley et Labedan, 1997), (Yanai *et al.*, 2001), (Le Boudier-Langevin *et al.*, 2002)).

La décomposition en domaines Pfam d'un ensemble de 28 protéomes bactériens complets, puis l'identification de protéines homologues dans un contexte de synténie de domaines au moyen de DomainTeam (Pasek *et al.*, 2005), nous a permis d'évaluer l'importance de ces trois mécanismes.

Parmi l'ensemble des protéines homologues détectées, nous nous sommes intéressés aux protéines ayant subi un réarrangement de domaines parmi lesquelles on a distingué les protéines affectées par une substitution de domaine de celles affectées par une répétition ou une insertion/délétion de domaine. Nous avons mis en évidence que parmi ces réarrangements, les insertions/délétions de domaine sont largement plus représentées et qu'elles interviennent le plus souvent en position terminale de la séquence protéique<sup>8</sup>. Nous avons alors essayé d'identifier le mécanisme moléculaire à l'origine de ces indels terminaux. En étudiant les contextes synténiques de ces indels terminaux, nous avons mis en évidence que certains d'entre eux étaient en contexte de ce qu'on a appelé «fusion/fission évidente», *i.e.*, en fusionnant un gène (codant pour une protéine) et son voisin (codant également pour une protéine), on reconstitue l'architecture multidomaines de la plus grande des deux protéines affectées par l'indel terminal (on parle de fusion/fission évidente car dans ce cas la présence des gènes juxtaposés non fusionnés dans un génome et de l'homologue fusionné dans un autre est une trace claire que la fusion/fission est responsable du réarrangement de domaines constaté). Ces résultats nous ont permis de conclure que la fusion/fission de gènes constitue un mécanisme majeur de l'évolution des architectures multi-domaines des protéines bactériennes.

### **1.3 Rôle et importance de la «redondance en domaine» dans la robustesse génétique (Pasek, Risler, Brézellec, 2006b)**

En laboratoire, la plupart des délétions de gènes n'ont pas de conséquences phénotypiques visibles sur l'organisme<sup>9</sup>. Selon les biologistes ce phénomène est largement dû à l'existence de mécanismes de compensation constituant ce qu'on a coutume d'appeler la «robustesse génétique» de l'organisme. Les deux principaux mécanismes de compensation connus sont : *i*) le recrutement de voies métaboliques ou de réseaux secondaires et, *ii*) la complémentation fonctionnelle par l'intermédiaire de gènes dupliqués (ou paralogues) (*cf.* (Wagner, 2000), (Gu *et al.*, 2003), (Gu, 2003)). Dans ce dernier cas, la présence d'un gène dupliqué compense la perte d'activité(s) du gène délété. On suppose en effet que si l'une des copies est inactivée, l'autre copie compense l'activité

---

<sup>8</sup> Ce résultat était en accord avec les travaux cités précédemment.

<sup>9</sup> Soulignons que Papp *et al.* (2004) montrent que la plupart des gènes dont la délétion a peu ou pas d'effet sur le phénotype, ont un comportement à la délétion tout à fait différent (et non anodin) en dehors des conditions expérimentales (*i.e.*, dans un milieu naturel).

perdue. Pour ce deuxième mécanisme de compensation, on parle aussi de redondance en gènes.

Comme il existe une redondance en gène, nous nous sommes demandés si la présence, au sein d'un protéome, de multiples copies du même domaine ne pouvait pas également être à la base d'une certaine robustesse génétique. Plus précisément, nous nous sommes demandés si l'activité d'un gène codant pour une protéine ne pouvait pas, après délétion, être compensée : *i*) par une protéine qui possède au moins les mêmes domaines, et/ou *ii*) par l'interaction de plusieurs protéines dont l'union des domaines contient les domaines de la protéine délétée.

Pour tester cette hypothèse, nous avons repris une étude de Gu et collaborateurs (2003) sur la robustesse génétique en gènes chez *Saccharomyces cerevisiae* et défini trois classes de gènes («singleton», «dupliqué» et «dupliqué partiel») comme suit :

1. La classe des «singletons» regroupe les gènes codant pour des protéines contenant au moins un domaine qui n'apparaît dans aucune autre protéine de *S. cerevisiae* (et qui n'est donc pas «compensable»),
2. La classe des «dupliqués» rassemble les gènes codant pour des protéines présentant la même architecture de domaines (cette classe est celle des «gènes dupliqués» déterminant une redondance en gènes à l'origine d'une partie de la robustesse génétique chez *S. cerevisiae*, cf. (Gu et al., 2003)),
3. La classe des «dupliqués partiels» est constituée des gènes codant pour des protéines possédant des domaines qui appartiennent tous à au moins une autre protéine (ces domaines sont par conséquent «potentiellement compensables»).

Nous avons montré que : *i*) la proportion des gènes dupliqués pour lesquels la délétion a peu ou pas d'effet sur le phénotype est supérieure à celle des dupliqués partiels qui est elle-même supérieure à celle des singletons, *ii*) la proportion des singletons pour lesquels la délétion est létale est supérieure à celle des dupliqués partiels qui est elle-même supérieure à celle des dupliqués. Ceci nous a permis de conclure que la redondance en domaines est bien un mécanisme de compensation génétique même s'il est moins important que la redondance en gènes.

#### **1.4 Evolution modulaire et transferts horizontaux (Pasek, Férat, Hoebeke, Brézellec, 2007)**

Le nombre et l'importance des transferts horizontaux chez les bactéries n'étant plus aujourd'hui à démontrer, nous avons souhaité revisité sous cet angle les travaux relatifs à l'évolution modulaire des protéines. Pour ce faire, nous nous sommes focalisés sur les protéines dont l'architecture contient des domaines acquis horizontalement. L'identification de gènes codant pour de telles protéines n'est pas récente (*i.e.*, précède de peu les débuts de la «génomique comparative»). Chez *Caldicellulosiruptor saccharolyticus*, par exemple, c'est le cas du gène codant pour la protéine MANB\_CALSA<sup>10</sup> (cf. (Gibbs *et al.*, 1996)). Cette protéine contient trois domaines Pfam A : deux domaines de fixation à la cellulose et un domaine acquis horizontalement qui dégrade la cellulose.

Cela étant, aucune étude à grande échelle concernant ce type de gènes n'avait jusqu'ici été réalisée. En criblant, puis en étudiant un nombre conséquent de ces «chimères», nous souhaitons non seulement identifier le ou les mécanismes moléculaires à l'origine de l'évolution modulaire de ces protéines, mais également cerner au plus près les différentes destinées d'un gène récemment transféré.

Pour mener à bien cette étude nous avons paradoxalement dû abandonner – dans un premier temps – la notion de domaine. En effet, un domaine (Pfam par exemple) est par essence une «abstraction» (*i.e.*, une généralisation) de tout ou partie d'une séquence protéique. Par conséquent, réécrire une protéine sous la forme de la suite des domaines qui la composent rend impossible (sur cette seule

---

<sup>10</sup> <http://www.uniprot.org/uniprot/P22533> et <http://pfam.sanger.ac.uk/protein?acc=P22533>

base s'entend) la détection d'un domaine ayant été transféré horizontalement. C'est en effet souvent parce que la «signature» (biais de composition en nucléotide par exemple) d'un gène transféré horizontalement est différente des gènes de l'hôte qu'il est possible de faire l'hypothèse d'un transfert. Pour cribler nos chimères, nous avons développé une méthode basée sur des résultats de comparaisons massives obtenues en utilisant BLAST. Plus précisément, étant donné un organisme, nous recherchons les protéines de cet organisme possédant (au moins) un «segment» plus proche de (tout ou partie de) protéines appartenant à des espèces provenant d'un *phylum* différent que de (tout ou partie de) protéines appartenant au *phylum* de l'espèce considérée. Cette méthode, fruste mais robuste, nous a permis de détecter des segments de gènes transférés horizontalement ce que ne pouvaient faire les méthodes classiques qui ont besoin de segments d'ADN de grande taille pour travailler efficacement.

Nous avons sélectionné 13 organismes appartenant à quatre *phyla* bactériens (actinobactérie, cyanobactérie, firmicute et protéobactérie) et recherché les gènes ou parties de gènes transférés horizontalement.

En utilisant la méthode brièvement décrite précédemment, nous avons pu montrer que la grande majorité des gènes transférés horizontalement le sont dans leur intégralité. Nous avons également mis en évidence que certains gènes ou parties de gènes transférés horizontalement avaient fusionné avec un gène de l'hôte. Ceci suggère qu'un organisme semble capable de «recycler rapidement» des segments de gènes (codant pour des domaines/modules) récemment transférés horizontalement. Dans la mesure où l'on considère que les gènes transférés horizontalement sont plus facilement «perdus» que les gènes plus «anciens» (*i.e.*, les gènes propres à un genre par exemple et non à une espèce ou à une souche, *cf.* (Hao *et al.*, 2006)), il est possible que l'accrétion de tout ou partie d'un gène transféré latéralement à tout ou partie d'un gène de l'hôte permette de «fixer rapidement» des activités intéressantes pour l'organisme.

### 1.5 Crible bioinformatique basé sur les domaines protéiques (Brézellec *et al.*, 2006)

Les biologistes et les bioinformaticiens se posent très souvent des questions pouvant se formaliser de la façon suivante :

Soient A un ensemble d'organismes spécifiant une activité (par exemple une capacité photosynthétique) et B un ensemble d'organismes ne spécifiant pas cette activité. Quels gènes sont impliqués dans l'activité ?

Cette question admet la réponse de «génomique comparative» suivante<sup>11</sup> :

1. Détecter les liens d'homologies entre les gènes des différents génomes des organismes considérés,
2. Créer l'ensemble des gènes présents chez tous les organismes de A,
3. Retirer de cet ensemble les gènes ayant au moins un homologue dans au moins un des organismes de B,
4. Considérer les gènes restant comme impliqués dans l'activité considérée.

Pour toutes les raisons que nous avons détaillées préalablement, il nous est apparu judicieux de revisiter ce crible classique en terme de domaine. Nous avons mis au point un algorithme simple qui s'affranchit totalement de la détection des liens d'homologies en gènes (codant pour des protéines) pour ne se focaliser que sur les domaines :

1. Associer à chaque protéome considéré son répertoire de domaine (son «domainome») si on

---

<sup>11</sup> Réponse qui peut servir de base à des études plus fines, et qui doit évidemment être complétée par d'autres approches (transcriptomiques, protéomiques, *etc.*).

veut), *i.e.*, l'ensemble des domaines nécessaires et suffisants pour décrire toutes les architectures de domaines du protéome considéré,

2. Faire l'intersection des répertoires de domaines des organismes de A,
3. Retirer de l'intersection précédente les domaines appartenant à au moins un répertoire de domaines d'un organisme de B,
4. Considérer les domaines restant comme impliqués dans l'activité considérée.

A partir de cet algorithme et des domaines Pfam d'un ensemble de bactéries, Mark Hoebeker a développé un logiciel convivial et accessible en ligne via une interface web (<http://stat.genopole.cnrs.fr/ds/>) pour permettre son utilisation par des biologistes non informaticiens. Nous avons testé ce crible sur un problème réel porté par Jean-Luc Férat depuis de nombreuses années déjà (et qui continue toujours à le «tourmenter») :

Chez certains organismes bactériens – appelés ici DAM+ –, la Dam Méthytransférase et son activité de méthylation sont au cœur du cycle cellulaire (contrôle de l'initiation de la réplication, ségrégation des chromosomes, maintenance de l'ADN («mismatch repair»), *etc.*) alors que ce n'est pas le cas chez la plupart des autres bactéries – appelées ici DAM- –, *i.e.*, soit la Dam Méthytransférase n'existe pas, soit elle n'est pas associée au cycle cellulaire.

Nous avons soumis à notre crible une liste de bactéries DAM+ et DAM- établie par Jean-Luc Férat (au moyen d'une analyse phylogénétique). Un certain nombre de domaines, puis de gènes (notre logiciel «redescend» en effet des domaines aux gènes possédant les domaines criblés) ont été identifiés. Certains de ces gènes étaient déjà connus pour être impliqués dans le cycle cellulaire, ce qui a permis de valider le crible. Les onze autres gènes étaient jusqu'ici de fonction inconnue. Depuis la publication de ce travail deux autres gènes de cette liste ont montré des affinités claires avec le cycle cellulaire : *matP* (Mercier *et al.*, 2008) et *cycC* (Saifi & Férat, 2010, en soumission).

## 1.6 Critiques des modèles d'évolution des architectures modulaires des protéines

Les distributions suivant une «loi de puissance» («power law») sont fréquemment observées dans de nombreux domaines qui vont de la biologie aux sciences sociales, en passant par la physique (Barabasi & Albert, 1999). En biologie, Qian et collaborateurs (2001) ont ainsi montré qu'au sein d'un génome, la distribution de la cardinalité des familles, superfamilles et repliements de protéines suivaient une loi de puissance dont le degré dépendait de l'organisme considéré<sup>12</sup>. C'est également le cas pour la distribution du degré des nœuds des «réseaux de domaines protéiques» : si, au sein d'un même génome/protéome, *i*) on associe chaque domaine à nœud et si *ii*) une arête est tracée entre deux domaines (nœuds) lorsque ces domaines sont adjacents dans l'architecture de domaines d'une protéine du protéome considéré, on montre que le réseau résultant est «scale-free», *i.e.*, la distribution du degré des nœuds du réseau suit une loi de puissance<sup>13</sup> (*cf.* (Apic *et al.*, 2001) et (Wuchty, 2000) par exemple).

En biologie, les modèles conçus pour émuler ce type de comportements n'incorporent généralement pas de composante spécifiant une «pression de sélection» (*cf.* (Qian *et al.*, 2001) par exemple). Ceci peut laisser penser que les phénomènes considérés sont «neutres» ou «aléatoires»<sup>14</sup>. C'est (*a fortiori*) aussi le cas du plus fameux modèle générique (*i.e.*, toute discipline et champ d'investigations scientifiques confondus) conçu pour rendre compte des phénomènes de type «scale-free» et «loi de puissance» caractérisant certains réseaux (biologiques, sociaux, web, *etc.*, *cf.*

---

<sup>12</sup> Dans leur étude, Qian et collaborateurs ont utilisé les superfamilles et les repliements de la base SCOP, et les familles de protéines de la base InrerPro.

<sup>13</sup> Grossièrement dit, il existe quelques nœuds très connectés et beaucoup de nœuds peu connectés

<sup>14</sup> Vogel et collaborateurs (2005) écrivent par exemple : «These mathematical relationships [ loi de puissance, n.d.r.l.] are often taken as support of a neutral or random mode of evolution».

(Barabasi et Albert, 1999)). Ce modèle, qui génère des réseaux dont la distribution du degré des nœuds suit une loi de puissance, est basé sur les deux mécanismes suivants :

1. Le réseau est construit dynamiquement par adjonction de nouveaux nœuds,
2. Les nouveaux nœuds se connectent préférentiellement aux nœuds déjà les plus connectés.

En biologie, un travail de Vogel et collaborateurs (2005) sur les «réseaux de domaines protéiques» (*cf. supra*) propose une vision plus nuancée des choses en faisant intervenir un phénomène de sélection. Plus précisément, ce modèle incorpore les notions de duplication et de maintien de combinaisons de domaines. La duplication et le maintien sont ici considérés comme des éléments de sélection. Cela étant, le maintien par l'évolution n'est pas la preuve d'une sélection : les phénomènes de dérive («genetic drift») en sont l'exemple type. Par ailleurs, si la duplication préférentielle peut être la marque d'une sélection, le niveau de sélection n'est pas nécessairement l'organisme : certains «éléments génétiques égoïstes» peuvent se multiplier indépendamment de la sélection naturelle (en tout cas, tant qu'ils ne sont pas visibles par elle).

Ces différents modèles (dont les auteurs précisent bien qu'ils sont une simplification de la «réalité»<sup>15</sup>) dénotent moins, me semble-t-il, une application immodérée de la méthode réductionniste qu'une certaine ignorance des théories de l'évolution actuellement en cours d'élaboration. C'est ce dont m'a fait prendre conscience la lecture de l'ouvrage de Gould, «La structure de la théorie de l'évolution», et c'est ce qui justifie la seconde partie de cette HDR.

---

<sup>15</sup> (Koonin *et. al.*, 2002) (à propos de leur «Birth, Death and Innovation models (BDIMs)» : «The evolutionary models described here ignore completely the individuality of gene families and the selective forces that make some of them expendable and others indispensable. Despite this obvious over-simplification, BDIMs accurately reproduce the observed family size distributions, suggesting that genome evolution might be largely a stochastic process, which is only modulated by selection». (Qian *et. al.*, 2001) : « We anticipate future studies to incorporate further parameters for factors such as gene deletion and selective pressure to build a more biologically exact model. However, initial analyses suggest that such factors are most important at the level of individual proteins, families or folds, rather than at a genomic level ».

## 2 Introduction à la «théorie hiérarchique de la sélection» (Gould, 2002, 2006)

Dans son magistral ouvrage, «La Structure de la théorie de l'évolution» (2006)<sup>16</sup>, Stephen Jay Gould présente une théorie, appelée «théorie hiérarchique de la sélection», qui révisé et élargit la théorie de l'évolution telle qu'elle a été initialement conçue par Charles Robert Darwin (1859) puis profondément revisitée par la «Synthèse Moderne»<sup>17</sup> (ou «Synthèse»). Gould bâtit sa théorie en pointant quelques-unes des faiblesses – dont nous donnons ci-après un aperçu – de la théorie de l'évolution et de la Synthèse.

Gould rappelle que l'œuvre entière de Charles Darwin est une réponse à deux grandes questions : l'adaptation et la diversité. L'adaptation traite essentiellement du «pourquoi» et du «comment» les organismes s'adaptent à leur environnement. La diversité, pour Darwin, est une question beaucoup plus vaste et englobe pêle-mêle différentes thématiques :

- Pourquoi et comment les descendants d'une forme parentale ont-ils tendance à s'en éloigner sur le plan morphologique ? («divergence des caractères»),
- Pour quelles raisons, au sein des clades, constate-t-on une multiplication de certains taxa et à l'extinction d'autres taxa ?
- Pourquoi un maximum de niches écologiques semblent-elles être occupées ?
- Pourquoi, finalement, l'histoire de la vie se structure-t-elle comme un arbre ? («l'arbre de la vie»<sup>18</sup>).

Aux deux questions majeures, *i.e.*, «pourquoi et comment les organismes s'adaptent-ils à leur environnement ?», «pourquoi et comment les descendants d'une espèce finissent-ils par diverger de la forme modale de leur ancêtre ?», Darwin apporte une seule et même réponse : la sélection naturelle (*i.e.*, la lutte entre les organismes individuels pour le succès reproductif personnel). Ainsi, pour le savant britannique, l'adaptation et la diversité sont une simple conséquence de la sélection naturelle.

Si, aujourd'hui, la sélection naturelle est toujours considérée comme un des principaux fondements de l'adaptation, le «principe de divergence» de Darwin – sensé expliquer la diversité – s'est révélé un échec et n'est pas passé à la postérité. Darwin le décrit avec précision dans l'ouvrage inachevé qu'est «Natural Selection» (1958)<sup>19</sup>. Ce principe soutient que les formes parentales des espèces tendent à être éliminées parce que la sélection naturelle favorise dans la compétition leurs descendants extrêmes et divergents (*cf.* La Structure page 336). Pour étayer ce scénario, Darwin postule que les «variant extrêmes» conservent toutes les adaptations de leurs ancêtres et que s'y ajoutent leurs adaptations propres (*cf.* La Structure pages 345-348). Darwin n'arrivera pas à défendre correctement cette proposition et, très sagement, n'y consacra que peu de pages dans L'Origine<sup>20</sup>.

---

<sup>16</sup> Version française d'un texte paru en 2002 en anglais.

<sup>17</sup> Je donne en annexe 1 une brève histoire de la Synthèse.

<sup>18</sup> «L'arbre de la vie» est à elle seule une élégante métaphore de la diversité. Elle est détaillée aux pages 180-182 de L'Origine. Cela étant, on la trouve sous des formes différentes à de nombreux endroits, e.g., pages 505-506 : «... le lien caché que les naturalistes ont cherché sous le nom de *systeme naturel*, n'est, en un mot, autre chose que la descendance.»

<sup>19</sup> L'article que Darwin reçut de Wallace le poussa à abandonner l'écriture de ce livre au profit du «résumé» que sera L'Origine.

<sup>20</sup> On peut juger par soi-même de la faiblesse de cette thèse en étudiant les éléments utilisés par Darwin pour

En résumé, pour Gould, la théorie de l'évolution apporte une réponse claire et convaincante à l'adaptation, c'est à dire essentiellement aux phénomènes d'anagenèses au sein des populations (*i.e.*, aux changements continus au sein des populations). En revanche, cette théorie n'explique pas la diversité, c'est à dire principalement tout ce qui a trait aux phénomènes de cladogenèses<sup>21</sup> ou de spéciations. Gould suggère qu'adaptation et production d'espèces sont des phénomènes qui ne sont pas nécessairement liés. Ainsi, selon Gould, les individus d'une espèce peuvent très bien être «d'excellents compétiteurs darwiniens» sans pour autant conférer à leur espèce une capacité quelconque à «produire d'autres espèces». Pour Gould, la production d'espèces s'appuie en effet sur des caractéristiques telles que «l'ampleur de la gamme des variations de certains traits phénotypiques», ainsi que, toujours par exemple, sur «la fréquence de ces variations». Autant de caractéristiques qui pour Gould relèvent clairement de l'espèce et non d'un individu (*i.e.*, parler de fréquence ou de gamme des variations n'a en effet pas de sens au niveau d'un individu mais en a un, en revanche, si on considère la population ou l'espèce). De fait, pour Gould, c'est au niveau de l'espèce, et non de l'organisme, qu'on doit se positionner pour traiter le problème de la diversité (ce que n'a pas fait Darwin).

Gould porte ensuite son attention sur la Synthèse et souligne qu'elle ne propose finalement rien de mieux que Darwin pour expliquer la diversité (si ce n'est de se débarrasser de son encombrant «principe de divergence»), *i.e.*, la diversité est une simple conséquence de la sélection naturelle. Un des principes clefs de la Synthèse, appelé «extrapolationnisme darwinien», stipule ainsi que la «macroévolution» (*i.e.*, l'évolution au niveau de l'espèce et au delà) s'explique par la simple sommation dans le temps long (le temps géologique de la paléontologie) des changements «microévolutifs» mis en œuvre par la sélection naturelle au sein des populations dans le temps court (le temps des générations de la néontologie).

Gould conteste le bien-fondé de ce principe, essentiellement pour deux raisons:

1. Les extinctions en masse (aujourd'hui largement attestées mais totalement rejetées à l'époque où s'est cristallisée la Synthèse) bouleversent l'histoire de la vie en redistribuant profondément les cartes du «jeu évolutif», et ce largement indépendamment de la sélection naturelle,
2. De nombreux exemples attestent de l'existence, au sein de certains clades, de tendances (*i.e.*, de la prolifération de certains taxa par rapport à d'autres) qui ne sont pas explicables par l'action de la sélection naturelle (le cas le plus connu est celui de la complexification des sutures chez les ammonites qui ne semble pas corrélée avec une augmentation de la résistance à l'écrasement de la coquille).

Le second point conduit Gould à postuler l'existence d'un niveau macroévolutif irréductible au niveau microévolutif. Le noyau macroévolutif de la théorie défendue par Gould propose de faire des espèces des «individus évolutionnistes», c'est à dire des «unités de sélection» comme le sont les organismes depuis Darwin. Ces individus espèces possèdent des traits qui :

1. Interagissent avec l'environnement,
2. Sont impliqués dans la spéciation et/ou la résistance à l'extinction,
3. Sont héréditaires.

L'existence de certaines tendances évolutives est alors interprétée comme le résultat d'une sélection entre espèces. Ce type de sélection façonne des espèces qui ont tendance à produire plus d'espèces filles et/ou à mieux résister à l'extinction (les traits associés au fouissage chez les rongeurs faciliteraient la spéciation ; la dimension de l'aire de répartition géographique d'une espèce serait

---

la soutenir, *cf.* «Divergence des caractères», pages 161 à 178 de L'Origine.

<sup>21</sup> On parle ici de «spéciation par cladogenèse» lorsqu'une espèce fille naît d'une espèce qui pour sa part persiste en stase (*cf.* La Structure).

corrélée à sa capacité à résister à l'extinction).

De façon profondément originale, Gould fait jouer à la sélection entre espèces et à la sélection naturelle des rôles complémentaires. La sélection naturelle, «qui adapte» les organismes à leur environnement local immédiat, serait responsable de la majorité des innovations biomécaniques. En revanche, agissant «ici et maintenant», la sélection naturelle ne pourrait promouvoir «l'évolutivité», c'est à dire la «flexibilité en vue d'avantages futurs». Pour Gould, c'est la sélection entre espèces qui assurerait le succès à long terme des lignées évolutives (*via* l'acquisition de traits augmentant la spéciation ou la résistance à l'extinction). Il va sans dire que cette théorie, profondément singulière, est fortement contestée en particulier parce qu'elle s'appuie à ce jour sur un nombre limité de cas probants.

Le présent manuscrit est un essai sur le noyau macroévolutif de la théorie hiérarchique de la sélection.

Dans un premier temps nous résumons très brièvement cette théorie puis présentons son noyau macroévolutif.

Dans un second temps, nous focalisons notre attention sur l'extinction des espèces. Afin d'éprouver – dans ce contexte – le noyau macroévolutif, nous construisons un modèle d'extinction (syntaxiquement équivalent à un modèle conçu par M.E.J. Newman) que nous munissons d'une sémantique basées sur *i*) les travaux de Gould (notion «d'individu évolutionniste», «théorie des équilibres ponctués») et sur *ii*) les hypothèses les plus récentes au sujet de l'extinction des espèces («théorie du changement de règles»). D'un point de vue théorique, nous analysons ce modèle à l'aune du «No Free Lunch Theorem» (NFL) de David Wolpert, établissant de fait un lien avec des travaux que j'ai mené en Intelligence Artificielle. D'un point de vue pratique, nous confrontons ce modèle à un vaste corpus de données d'extinction. Les résultats montrent que le modèle et sa sémantique sont en accord avec les données.

Dans la discussion nous suggérons quelques pistes de recherche visant à poursuivre la mise l'épreuve de la théorie hiérarchique de la sélection (nous postulons l'existence probable d'un niveau de sélection supplémentaire, le niveau «écosystème» ; nous montrons qu'une hypothèse faite par Stanley et Jablonski au sujet de la corrélation négative entre capacité à spécié et capacité à résister à l'extinction<sup>22</sup> est en accord avec les données d'extinction et de création d'espèces). Nous soulignons finalement que la confrontation du noyau macroévolutif de la théorie hiérarchique de la sélection aux phénomènes de création/production d'espèces décidera de l'avenir de cette théorie.

Pour conclure, nous passons rapidement la théorie hiérarchique de la sélection au crible des différentes «révolutions» qui ont marqué la biologie ces dix dernières années (la génomique, la transcriptomique, l'interactomique, *etc.* et la biologie systémique). Le résultat de ce crible suggère que le cadre érigé par Gould est, 7 ans après la disparition de son auteur, toujours digne du plus vif intérêt.

---

<sup>22</sup> Ces auteurs ont postulé, et validé sur quelques espèces, que plus une espèce spécie moins elle résiste à l'extinction, et qu'*a contrario*, plus une espèce est résistante à l'extinction moins elle spécie.

### 3 La théorie hiérarchique de la sélection et son noyau macroévolutif

Dans «La Structure de la théorie de l'évolution», Stephen Jay Gould décrit une théorie de l'évolution, appelée «théorie hiérarchique de la sélection», qui élargit la vision classique de l'évolution telle qu'elle est ou a été véhiculée par la Synthèse. Les révisions et les élargissements proposés par Gould sont basés sur des faits qui *i*) réfutent cette Synthèse ou qui *ii*) ne sont pas (ou mal) pris en considération par elle. A titre indicatif, Gould conteste vigoureusement trois des principaux fondements de la Synthèse :

1. *L'organisme est le principal agent de la sélection.* Les «darwinistes orthodoxes» considèrent l'organisme comme la principale unité de sélection (voire la seule). Gould fournit des éléments suggérant que les «tendances évolutives» au sein des clades (*i.e.*, la prolifération, au sein d'un clade, de certains taxa par rapport à d'autres) ne sont généralement pas explicables par la sélection naturelle. Pour Gould ces tendances sont le résultat d'une sélection entre espèces qu'il considère comme des unités de sélection irréductibles aux organismes qui les composent,
2. *La sélection naturelle est la principale force créative.* Les darwinistes orthodoxes sont essentiellement fonctionnalistes, *i.e.*, pour ces derniers, la sélection exercée par l'extérieur (l'environnement) est considérée comme le principal facteur créatif. Gould oppose à cette stricte vision fonctionnaliste le rôle et l'importance de l'histoire et du structuralisme dans l'évolution. Ainsi, il montre (en s'appuyant sur ses travaux sur les hétérochronies ainsi que sur de nombreux travaux sur les gènes *hox*) que des contraintes internes au plan de développement des organismes donnent parfois son cours à l'évolution (*i.e.*, orientent et guident l'évolution)<sup>23</sup>,
3. *La macroévolution (i.e., l'évolution au niveau des espèces et des clades) est une simple extrapolation de la microévolution (i.e., l'évolution au niveau des organismes).* Pour les darwinistes orthodoxes, l'évolution dans son ensemble (l'histoire de la vie) s'explique par la simple sommation dans le temps long (le temps géologique de la paléontologie) des changements microévolutifs mis en œuvre par la sélection naturelle dans le temps court (le temps des générations de la néontologie). Gould oppose au pur extrapolationnisme darwinien deux cas cruciaux dans lequel il est mis en défaut : *i*) l'extrapolationnisme est totalement réfuté par l'existence (aujourd'hui largement attestée) des extinctions en masse, *ii*) l'extrapolationnisme ne fournit pas d'explications convaincantes (selon Gould et d'autres) à l'existence de certaines tendances évolutives au sein des clades.

Pour prendre en considération l'ensemble des faits précédents, Gould a bâti une théorie – appelée théorie hiérarchique de la sélection – qui organise le vivant selon une hiérarchie comprenant six niveaux de sélection (au lieu d'un seul comme dans la théorie classique de l'évolution). Si, dans une mesure certaine, cette théorie s'est élaborée et s'élabore toujours sur un mode collaboratif, il convient de souligner que les apports de Gould à son édification et à sa maturation sont majeurs.

Dans un premier temps nous résumons très rapidement la théorie exposée par Gould dans La Structure puis nous présentons le niveau macroévolutif de la hiérarchie.

---

<sup>23</sup> Le triangle des «aptations» de Gould (*cf.* La Structure page 1474) – repris d'un modèle dû à Seilacher (1970) (cité par Gould) – rend compte des différentes influences responsables de la morphologie des organismes : l'histoire/phylogénie (homologie), la structure («contraintes» de développement), l'adaptation. Pour un travail s'attachant à évaluer l'importance de chacune des composantes à l'œuvre sur un cas concret, voir le très intéressant travail de (Cubo *et al.*, 2008).

### 3.1 Résumé (lapidaire et lacunaire) de la théorie hiérarchique de la sélection<sup>24</sup>

La théorie hiérarchique de la sélection préserve le noyau sélectionniste de la théorie de l'évolution au niveau organisme mais ajoute cinq niveaux de sélection supplémentaires : le gène, la cellule, le dème (*i.e.*, petite population d'organismes appartenant à une même espèce), l'espèce et le clade (*i.e.*, population d'espèces ayant un ancêtre commun).

Chaque niveau est peuplé d'individus évolutionnistes (les individus gènes, les individus cellules, ..., les individus clades), ou unités de sélections, définis par les quatre propriétés suivantes :

Propriété 1 : un individu évolutionniste possède des traits qui lui sont propres, *i.e.*, des traits qui sont irréductibles à ses constituants de niveaux inférieurs,

Propriété 2 : des traits propres à l'individu évolutionniste interagissent avec l'environnement dans lequel il évolue,

Propriété 3 : certains de ces traits sont impliqués dans la prolifération différentielle d'individus de même type (*i.e.*, certains des traits propres à l'individu et interagissant avec l'environnement permettent de produire davantage d'individus (différentiel de naissance positif) qui sont par hasard adaptés aux conditions de l'environnement (différentiel de survie positif)),

Propriété 4 : au moins une partie des traits précédents est héritable à la descendance.

Tous les niveaux de la hiérarchie sont susceptibles d'interagir les uns avec les autres ce qui permet de mêler élégamment phénomènes adaptatifs et non adaptatifs. Ainsi, par exemple, la multiplication de certains éléments génétiques (comme les transposons) au sein des génomes est considérée *i)* comme le résultat d'une sélection (adaptation) au niveau gène, *i.e.*, les éléments génétiques les mieux adaptés à leur environnement (*i.e.*, le génome) se multiplient plus que les autres, et *ii)* comme un trait non adaptatif au niveau organisme, *i.e.*, l'apparition de ces éléments, appelés «expansions structurales»<sup>25</sup>, n'est pas la conséquence de la sélection naturelle. L'interaction entre les niveaux gène et organisme peut prendre deux formes majeures (l'une antagonique, l'autre synergique). Dans certains cas, la sélection au niveau organismique s'emploie à maintenir l'intégrité des organismes en réprimant ou en maîtrisant toute prolifération anarchique des individus gènes. Dans d'autres cas, la sélection organismique s'appuie avec profit sur le matériau individu gène surnuméraire pour réaliser des «exaptations» à ce niveau, *i.e.*, pour faire entrer ces éléments dans un processus adaptatif à ce niveau (c'est le cas par exemple des LINE-1 qui sont des rétrotransposons mammaliens majeurs, *cf.* (Kazazian, 2000))<sup>26</sup>.

### 3.2 Le noyau macroévolutif de la théorie hiérarchique de la sélection

Au mitan de *La Structure* (page 1004) Gould établit un parallèle entre microévolution et macroévolution. Ce parallèle est le fruit de la réflexion et du travail de nombreux chercheurs (Gould attribue à Stanley (*cf.* (Stanley, 1975, 1979) cités par Gould) la première formulation de ce parallèle). Ces différents chercheurs (*i.e.*, Brandon, Gould, Jablonski, Lyod, Vrba, Stanley, *etc.*)

---

<sup>24</sup> L'annexe 2 de ce manuscrit présente un résumé complet (sections 9.1 à 9.3) et une analyse (section 9.4) de la théorie de Gould à l'aune de «La méthode des preuves et réfutations» d'Imre Lakatos (Lakatos a été le successeur de Popper à la tête du département de philosophie et de logique de la London School of Economics). Les résultats de cette analyse suggèrent que la théorie édifée par Gould est un élargissement conséquent de la Synthèse.

<sup>25</sup> Gould définit une «expansion structurale» comme un trait initialement non adaptatif apparu en tant que conséquence physique (structurale) d'autres traits.

<sup>26</sup> Les idées développées par Susumu Ohno (1970) (cité par Gould) dans le cadre de la duplication de gènes sont une autre illustration de la synergie pouvant être mise en œuvre par les niveaux gène et organisme (rappelons que dans la théorie d'Ohno, un gène dupliqué (la copie et/ou l'original) peut *i)* se pseudogéniser (majorité des cas), *ii)* se sous-fonctionnaliser, *iii)* se néo-fonctionnaliser (cas rares)).

jugent que certaines tendances évolutives ne sont pas explicables par l'action de la sélection naturelle. Ils proposent donc de considérer comme une réalité l'existence d'un niveau de sélection autonome où les espèces sont les analogues des organismes. A ce niveau, la naissance d'une espèce par spéciation (resp. l'extinction d'une espèce) est l'analogie de la naissance d'un organisme (resp. de la mort d'un organisme) et la sélection entre espèces est l'analogie de la sélection naturelle. De fait, tout comme la sélection naturelle favorise ou contre-sélectionne certains organismes au sein des populations, certaines tendances au sein des clades sont la résultante de la sélection entre espèces.

Le programme macroévolutionniste porté par Gould suggère de faire des espèces des individus évolutionnistes, c'est à dire des unités de sélection comme le sont les organismes depuis les travaux de Darwin. Pour établir la validité de ce programme, Gould s'emploie à démontrer la véracité, au niveau de l'espèce, de l'ensemble des quatre propriétés définissant un individu évolutionniste (cf. la section précédente).

Nous présentons ci-dessous une partie de l'argumentaire (riche et complexe) utilisé par Gould pour mener à bien sa démonstration<sup>27</sup>. Soulignons dès à présent que si Gould est souvent convaincant, il ne l'est pas toujours. Ceci dénote clairement que la théorie hiérarchique de la sélection est à ce jour un monument dont il faut continuer à éprouver les bases.

### **3.2.1 L'espèce est un individu évolutionniste**

Pour montrer que l'espèce est un individu évolutionniste, il est nécessaire de montrer que l'espèce est un individu puis d'établir que c'est un individu évolutionniste. Nous reportons dans les deux sections suivantes la façon dont Gould soutient ces différentes thèses.

#### **3.2.1.1 L'espèce est un individu**

Il ne va pas de soi qu'une espèce puisse être considérée comme un individu. Gould rappelle fort opportunément que la notion d'espèce (*i.e.*, qu'est-ce qu'une espèce ?) fait toujours l'objet d'une abondante littérature. Pour clore cet épineux sujet, Gould s'appuie sur son travail sur les «équilibres ponctués» qui, pour faire court, suggère qu'à l'échelle des temps géologiques, la grande majorité des espèces apparaissent en un «instant» (ponctuation) puis persistent sous leur forme initiale (à quelques variations mineures près) durant leur existence (stase) jusqu'à leur extinction. Gould soutient alors, non sans raison, que la stase définit assez clairement la notion d'individu.

#### **3.2.1.2 L'espèce est un individu évolutionniste**

Une fois encore, il ne va aucunement de soi qu'une espèce puisse être considérée comme un individu évolutionniste. Les opposants de principe à la théorie hiérarchique de la sélection avancent deux arguments majeurs pour dénier aux espèces le statut d'individu évolutionniste :

*Caractère non mendélien de l'héritage au niveau espèce.* L'héritabilité des traits caractérisant les individus espèces (*i.e.*, les traits interagissant avec l'environnement impliqués dans la prolifération différentielle) n'est clairement pas de type mendélien. Cette héritabilité n'a par conséquent aucune raison d'être par exemple un tant soit peu «fidèle». Cela étant, on peut admettre assez aisément (au moins pour continuer à cheminer avec Gould) qu'une espèce fille hérite souvent de bien des traits de l'espèce mère.

*Incapacité à édifier ou à maintenir les traits caractérisant les individus espèces.* Les espèces sont *a priori* trop peu nombreuses (comparé au nombre d'organismes composant une espèce par exemple)

---

<sup>27</sup> Pour un exposé sur la «spéciation directionnelle» (équivalent au niveau de l'espèce de la «pression de mutation» au niveau organisme) et sur les phénomènes de dérive au niveau de l'espèce et se reporter à l'annexe 2 section 9.2.1.3.

pour réellement interagir entre elles et entrer en compétition les unes avec les autres dans le cadre d'une sympatrie. De fait, même si la sélection entre espèces existe, on peut douter qu'elle soit en mesure d'édifier ou de maintenir les traits caractérisant les individus espèces.

Une fois encore tout ceci n'est pas dénué de fondement, mais Gould rappelle à juste titre qu'une espèce vit dans un environnement comportant des facteurs biotiques (les autres espèces) et abiotiques (tout le reste). Il cite Darwin à ce sujet (p. 988 de *La Structure*) : «une plante, au bord du désert, lutte pour l'existence contre la sécheresse ou contre d'autres caractéristiques de l'environnement physique, tout aussi sûrement que deux animaux carnivores en temps de famine luttent âprement l'un contre l'autre pour se procurer de la viande, lorsque celle-ci n'est disponible qu'en quantité limitée.». Gould suggère alors que les facteurs abiotiques sont prépondérants dans la compétition entre espèces (cela étant, Gould concède que les espèces sont loin d'égaliser les organismes en tant que compétiteurs).

Les deux arguments avancés précédemment font l'objet d'évaluations et (surtout) de vifs débats entre adversaires et partisans du noyau macroévolutif de la théorie hiérarchique de la sélection. Cela étant, ces éléments ne constituent pas le fond du problème, loin s'en faut. Rappelons que la sélection entre espèces, censée déterminer certaines tendances<sup>28</sup>, a pour cible principale des traits propres aux espèces (*i.e.*, irréductibles aux niveaux inférieurs) favorisant la spéciation ou la résistance à l'extinction. Caractériser ces traits et prouver leur existence sont les principaux problèmes auxquels sont confrontés les tenants d'une théorie macroévolutive indépendante de la microévolution. A ce jour, deux courants de pensées (l'un représenté par Elisabeth Vrba, l'autre par Elisabeth Lloyd) irriguent le noyau macroévolutif de la théorie hiérarchique de la sélection.

Dans les sections suivantes nous présentons ces deux courants et décrivons finalement deux cas (discutés car discutables) de sélection entre espèces.

### **3.2.1.2.1 Trait émergent au niveau de l'espèce**

Elisabeth Vrba (*cf.* par exemple (Vrba & Gould, 1986)<sup>29</sup> cité par Gould) considère qu'un trait ne peut faire l'objet d'une sélection entre espèces que s'il est émergent au niveau de l'espèce, *i.e.*, si ce trait résulte «d'interactions non additives [non linéaires] entre les organismes composant l'espèce». Lorsqu'un trait de ce type est mis en évidence, il est clairement impossible de l'attribuer à un organisme. Le «sex ratio», la taille d'une population et la répartition géographique<sup>30</sup> sont généralement reconnus comme étant des caractères émergents. Vrba oppose les caractères émergents, réellement caractéristiques d'une espèce donc, aux traits «collectifs», *i.e.*, aux traits résultant de la «somme de caractéristiques appartenant aux éléments composants l'espèce». La valeur moyenne d'un trait est, par exemple, un caractère collectif, c'est à dire un caractère propre à une population. De fait Vrba considère que :

1. Lorsqu'il est avéré que la prolifération différentielle prend appui sur un ou des caractères émergents, il y a sélection entre espèces. En revanche,
2. Lorsque la prolifération différentielle repose sur un ou des caractères collectifs, il y a «simple tri entre espèces» (*i.e.*, la prolifération est simplement la résultante au niveau espèce de phénomènes siégeant au niveau organismique).

Gould montre qu'il n'est pas facile en pratique de définir avec clarté ce qu'est un caractère

---

<sup>28</sup> Dans ce contexte, rappelons que les tendances représentent les phénomènes majeurs de l'évolution aux plus hauts niveaux et aux échelles de temps les plus longues.

<sup>29</sup> Si Gould est co-auteur de cet article, signalons tout de suite qu'il a finalement changé d'avis et s'est rangé du côté de Lloyd.

<sup>30</sup> *cf.* cependant l'article Todd Grantham (2007) qui considère que ce trait est (seulement) «faiblement émergent».

émergent. Ainsi, la variabilité d'un trait est-elle un caractère émergent ? Pour Vrba la réponse est non : c'est un caractère collectif. Pourtant, intuitivement, ce trait semble caractériser une espèce (et en tout cas pas un organisme !). Pour rendre compte de cette intuition, de nombreux auteurs ont préféré à la sélection entre espèces fondée sur la notion de «caractère émergent», la sélection entre espèces fondée sur la notion de «valeur compétitive émergente». Ce concept, présenté initialement par Lewontin (*cf.* (Lewontin, 1970) cité par Gould), a été approfondi par Lloyd et finalement adoubé par Gould.

### **3.2.1.2.2 Trait offrant une valeur compétitive émergente**

Elisabeth Lloyd (*cf.* par exemple (Lloyd & Gould, 1993)) considère que dès lors que la valeur compétitive d'une espèce covarie avec une caractéristique, que celle-ci soit de nature collective ou émergente, on peut parler de sélection entre espèces.

Les débats concernant cette question sont vifs et loin d'être tranchés comme en témoigne l'exemple suivant exposé par Gould à la page 921 de *La Structure*:

«Plusieurs clades de gastéropodes du Tertiaire montrent une tendance à une réduction importante de la proportion des espèces possédant des larves planctotrophes par rapport aux espèces qui incubent leur jeune. Selon une des explications très répandues (mais qui n'est aucunement acceptée universellement)<sup>31</sup>, cette réduction résulte d'un tri entre espèce fondé sur le plus faible taux de spéciation des espèces planctotrophes : l'hypothèse est que la formation d'isolats est plus faible chez les espèces dont les larves se dispersent sur de vastes espaces et en masses denses [n.d.l.r. la dispersion favoriserait le flux de gènes empêchant (ou ne favorisant pas) la spéciation]. Le tri se réalise par le biais d'une sélection, puisque le faible taux de spéciation est la conséquence d'une interaction entre les traits des interacteurs et de leur environnement. Mais à quel niveau la sélection opère-t-elle ?».

En d'autres termes, le problème est le suivant. D'un côté il est certain que «la faiblesse du taux de spéciation» est une caractéristique propre à une population et non à un individu (chez les eucaryotes supérieurs tout au moins). Si ce caractère n'est pas à proprement parler émergent, il est à tout le moins collectif, et dans le cadre conceptuel de Lloyd on peut conclure à une sélection entre espèces. D'un autre côté, le faible taux de spéciation résulte d'une structuration des populations qui est la conséquence de la planctotrophie, une caractéristique clairement organismique. Dans cette perspective, on se retrouve face à une conséquence au niveau de l'espèce de phénomènes prenant place au niveau des organismes. Ce cas relèverait par conséquent plutôt d'un tri entre espèces.

Note : cette problématique étant sensible, je reporte ici un des exemples exposés par Gould pour gagner l'adhésion du lecteur à ses vues.

Pages 929-930 de *La Structure*: «Pour ne citer qu'un seul exemple théorique que j'ai souvent utilisé pour illustrer cette question et défendre la thèse de la sélection entre espèces fondée sur la variabilité : supposez qu'un poisson merveilleusement optimal, un prodige de perfection hydrodynamique, vive dans un étang. Cette espèce a été façonnée par des millénaires de sélection darwinienne classique établie sur une compétition féroce, processus qui lui a ainsi conféré cet état organismique optimal. Ses branchies fonctionnent de façon exemplaire mais ne varient pas d'un organisme à l'autre, n'assurant la respiration qu'au sein d'une eau agitée et bien oxygénée. Une autre espèce de poisson («l'espèce médiocre») réussit tout juste à vivre sur les bords du même étang. Ses branchies ne fonctionnent pas aussi bien mais leur structure varie beaucoup d'un organisme à l'autre. En particulier, un petit nombre de membres de cette espèce sont capables de respirer dans des eaux tout à fait stagnantes et boueuses.

La sélection organismique favorise le poisson optimal, une superbe créature qui domine tous ses semblables, particulièrement le «poisson médiocre», depuis des temps immémoriaux. Mais voilà que l'étang s'assèche et qu'il ne reste plus qu'un petit nombre de mares peu profondes et boueuses. L'espèce du poisson optimale

---

<sup>31</sup> *cf.* par exemple la section 9.2.1.3.2.1 «Un cas de spéciation directionnel déterminant une tendance évolutive».

s'éteint. L'espèce «médiocre» persiste parce qu'un petit nombre de ses membres sont capables de survivre dans les eaux boueuses qui restent. (A la décennie suivante, les eaux peu profondes et bien oxygénées peuvent se rétablir, mais l'espèce de poisson optimale n'existe plus pour reprendre sa place dominante.).

Peut-on expliquer la persistance de l'espèce «médiocre» et la mort de l'espèce optimale seulement par la sélection organismique ? Je ne le crois pas. L'espèce «médiocre» a survécu en grande partie grâce à sa plus grande variabilité, ce qui a permis à certains de ses membres de se maintenir dans les mares boueuses. (On peut même soutenir que le poisson optimal a toujours mieux réussi à survivre et à se multiplier que la plupart des membres de l'espèce «médiocre» même au pire moment, de sorte que la plupart des poissons «médiocres» sont morts rapidement lorsque l'étang s'est asséché, tandis que les poissons optimaux ont résisté plus longtemps, mais ont finalement péri.) L'espèce «médiocre» a survécu en tant qu'espèce, parce que ses branchies présentaient une variation entre ses membres et non parce que tous ceux-ci ont été avantagés lorsque l'environnement a changé. (Car la plupart des organismes «médiocres» ont continué à survivre et à se multiplier moins bien que les poissons optimaux.) On peut expliquer ce cas au niveau organismique en mettant l'accent sur les branchies du petit nombre de poissons «médiocres» qui ont permis de surmonter la crise. Cependant, l'espèce «médiocre» a triomphé, dans le cadre de la sélection entre espèces, grâce à sa variabilité : car cette plus grande variabilité a conféré une valeur compétitive émergente à l'interaction de cette espèce avec le nouvel environnement.»

### 3.2.2 Deux exemples de sélection entre espèces

Gould reconnaît que les cas attestés de sélection entre espèces sont rares (en partie, plaide-t-il, parce que ce concept est très récent). Nous reportons ici deux cas considérés par Gould comme résultant d'une sélection entre espèces. Nous verrons que ces exemples accréditent en partie (et en partie seulement) la thèse de l'existence d'un niveau macroévolutif indépendant du niveau microévolutif.

Gould cite à de nombreux reprises les résultats d'une étude réalisée par Jablonski en 1987 (*cf.* (Jablonski, 1987) cité par Gould). Cette étude porte sur les mollusques<sup>32</sup> du Crétacé<sup>33</sup> (avant l'extinction en masse survenu à la fin de cette période). Dans ce cadre, Jablonski a montré que (*cf.* La Structure pages 992-993) «les espèces dont les larves sont planctotrophes (flottant et se nourrissant en pleine mer, et restant loin au-dessus des fonds marins pendant d'importantes durées) ont des aires de répartitions géographiques beaucoup plus vastes et des longévités géologiques beaucoup plus grandes que les espèces dont les larves ne sont pas planctotrophes (celles-ci ne font jamais partie du plancton, ou bien ne se nourrissent pas lorsqu'elles flottent en pleine mer, et donc ne restent loin au-dessus du fond que pendant une brève période)». Jablonski a alors mis en évidence deux faits qui soutiennent l'existence d'une sélection entre espèces :

1. La dimension de l'aire de répartition des espèces de mollusque est un des facteurs qui détermine la longévité (*i.e.*, en général, plus cette aire est grande et plus la longévité croît),
2. La dimension de l'aire de répartition géographique est très fortement héritable.

Les points (1) et (2) permettent de conclure à une sélection entre espèces au sens de Lloyd ou à celui de Vrba (la dimension de l'aire de répartition géographique est en effet considérée comme un trait émergent). Cela étant, cette tendance résulte du différentiel de survie et de mort des espèces, et non de leur différentiel de naissance. Or la survie et la mort différentielle d'une espèce peuvent toujours se ramener à l'action de la sélection naturelle (*i.e.*, à une meilleure adaptation).

Gould présente ensuite un cas de sélection entre espèces s'appuyant cette fois sur un différentiel de naissances (*cf.* (Arnold & Fristrup, 1982), (Gould, 1982a), (Lloyd & Gould, 1993), (Grantham, 1995) cités par Gould). Cet exemple, déjà évoqué à la section précédente, concerne une tendance

---

<sup>32</sup> Pour un positionnement précis des différentes espèces, genres, familles, *etc.* dans la «phylogénie du vivant», on se reportera à l'incontournable ouvrage de Guillaume Lecointre et d'Hervé Le Guyader, Classification phylogénétique du vivant (2001).

<sup>33</sup> Le Crétacé est la dernière période de l'ère Secondaire (-137 à - 65 millions d'années).

observée dans plusieurs clades de gastéropodes du Tertiaire. Il oppose les espèces possédant des larves planctotrophes aux espèces qui incubent leur progéniture (espèces non planctotrophes). Dans ces clades, on a constaté que la fréquence des espèces planctotrophes avait fortement tendance à diminuer par rapport à celle des espèces non planctotrophes. Gould interprète ce résultat comme la marque d'une sélection entre espèces, mais on a vu (dans la section qui précède) qu'on peut aussi l'interpréter comme la résultante d'un simple tri entre espèces. Cela dit qu'on soit face à un tri ou à une sélection entre espèces, cet exemple met habilement en lumière une caractéristique macroévolutive rétive à toute interprétation fondée exclusivement sur la microévolution : la proportion des espèces planctotrophes diminue non parce que les organismes planctotrophes sont «moins bien adaptés» que les organismes non planctotrophes, mais parce qu'un caractère (la planctotrophie) fait chuter le taux de spéciation.

Note : l'étude de Jablonski est beaucoup plus profonde que ne le suggère le résumé précédent. Il établit en effet une corrélation entre le taux d'extinction et le taux de spéciation des espèces étudiées : les espèces planctotrophes ont des durées de vie plus importantes que les espèces non planctotrophes, mais des taux de spéciation plus bas (de ce fait (*i.e.*, durée de vie plus longue), les espèces non planctotrophes ne dominent pas réellement les espèces planctotrophes). L'importance des taux de spéciation chez les espèces non planctotrophes (resp. la faiblesse des taux de spéciation des espèces planctotrophes) s'expliquerait – on l'a déjà esquissé – par la tendance des espèces non planctotrophes à former des populations isolées du fait de l'absence de durées de flottaison importantes en pleine mer (resp. s'expliquerait par la tendance des espèces planctotrophes à initier un fort flux de gènes entre les dèmes du fait de leur durée de flottaison importante). Cette étude va dans le sens d'une hypothèse avancée par Stanley (*cf.* (Stanley, 1979) cité par Gould), et soutenue par de nombreuses observations, stipulant que les caractéristiques augmentant le taux de spéciation diminuent la résistance à l'extinction, et inversement, que les facteurs qui augmentent la résistance à l'extinction diminuent le taux de spéciation (*cf.* également (Jablonski & Bottjer, 1983) cité par Gould)). Cela expliquerait pourquoi la sélection entre espèces au sein des clades ne pourrait *in fine* donner naissance à de «gigantesques mégaclades» maximisant à la fois la production du rythme des espèces et l'augmentation de la longévité de ces espèces (Gould postule cependant que les coléoptères et les nématodes approchent peut-être de cet idéal).

### 3.2.3 Sélection entre espèces et «évolutivité»

Pour Gould les traits impliqués dans la spéciation et la résistance à l'extinction assureraient la pérennité à long terme des lignées évolutives. L'évolutivité serait donc la résultante de la sélection entre espèces et non de la sélection naturelle (la sélection naturelle adapte les organismes à leur environnement local immédiat<sup>34</sup> ce qui paraît en effet contraire au concept d'évolutivité, sauf à considérer qu'elle édifie régulièrement des dispositifs «généralistes» pour faire face aux problèmes rencontrés). Le matériau brut sur lequel s'appuierait la sélection entre espèces pour promouvoir l'évolutivité serait essentiellement des ensembles de traits non adaptatifs (*i.e.*, des «expansions structurales»).

Note : selon Gould, les darwiniens orthodoxes lèvent le paradoxe de l'évolutivité en soutenant que, dans certains cas, l'adaptation locale va se réaliser au moyen d'une innovation évolutive de type généraliste (en gros «qui peut le plus peut le moins»). Gould soutient que les darwiniens orthodoxes ne croient pas vraiment à ce qu'ils affirment (Gould affirme que ces darwiniens savent pertinemment que la sélection naturelle spécialise bien plus qu'elle ne généralise). Il souligne que les termes (de moins en moins employés) «d'opportunisme de l'évolution», «de préadaptation» et «d'hyperspécialisation» reflètent l'inadéquation du cadre darwinien à comprendre certains phénomènes évolutifs. A ce titre, Gould décrit comment élégamment interpréter «l'hyperspécialisation» dans le cadre de la théorie hiérarchique : «... on peut dire que l'organisme se spécialise adaptativement pour son propre bénéfice immédiat, et que l'espèce souffre d'une conséquence secondaire non adaptative (qui va devenir finalement inadaptative) sous la forme d'une expansion structurale transniveau, représentant l'expression de l'adaptation organismique au niveau de l'espèce.».

---

<sup>34</sup> «Ici et maintenant ».

## 4 Evaluation du noyau macroévolutif de la théorie hiérarchique de la sélection à l'aune d'un vaste corpus de données d'extinction

Le noyau macroévolutif de la théorie hiérarchique de la sélection, qu'on a présenté précédemment, est l'objet de vigoureux débats. S'il suscite de nombreuses controverses, c'est en particulier parce qu'il s'appuie à ce jour sur un nombre limité de cas avérés. L'objectif du travail présenté dans cette section est de confronter ce noyau macroévolutif à un vaste corpus de données relatives aux extinctions. Pour cela, nous décrivons – dans un premier temps – les données d'extinction et les différents modèles permettant d'interpréter ces données. Dans un second temps nous présentons un modèle d'extinctions. Nous munissons ce modèle, dont la syntaxe est équivalente à un modèle développé par M.E.J. Newman (*cf.* (Newman, 1997) par exemple), d'une sémantique basées sur *i*) les travaux de Gould (notion «d'individu évolutionniste», «théorie des équilibres ponctués») et sur *ii*) les hypothèses les plus récentes au sujet de l'extinction des espèces («théorie du changement de règles»). D'un point de vue théorique, nous analysons ce modèle à l'aune du «No Free Lunch Theorem» (NFL) de David Wolpert. Nous confrontons finalement ce modèle à des données d'extinction. Les résultats suggèrent que le modèle et sa sémantique sont en accord avec les données.

### 4.1 Modèles et données d'extinctions

Actuellement on distingue les extinctions en «toile de fond» (extinctions dans «les temps normaux») des extinctions en masse (*cf.* le travail de Jablonski (1986) cité par Gould). Si cette dichotomie nous est aujourd'hui familière et nous semble donc évidente, elle est pourtant loin d'aller de soi. Ainsi, jusqu'à la fin des années soixante dix, le concept d'extinction en masse n'était pas une vérité scientifiquement attestée. Pire, on va le voir, ce concept était carrément proscrit. Il fallut attendre les travaux du géologue Luis Alvarez (1980)<sup>35</sup> pour reconnaître que :

1. La terre fut très probablement percutée par un corps céleste voilà 65 millions d'années,
2. Cette collision entraîna la disparition de nombreuses espèces, dont les dinosaures «non aviens» (extinction Crétacé-Tertiaire ou K-T)<sup>36</sup>.

Ce travail séminale ouvrit la voie à de nombreuses études attestant que :

1. Cinq grandes extinctions en masse ont ponctué les 550 derniers millions d'années (période de temps correspondant à l'éon Phanérozoïque),
2. Les extinctions en masse sont plus fréquentes, plus rapides, de plus grande intensité et ont des conséquences bien plus importantes sur l'histoire de la vie qu'on ne pouvait l'imaginer (*cf.* La Structure pour un état de l'art complet sur ce sujet et le travail de John Alroy (2008) pour une modération (mais non une réfutation !) de certaines de ces assertions).

Dans les deux sections suivantes, nous décrivons les principaux modèles d'extinction des espèces puis les données sur lesquelles nous travaillerons.

#### 4.1.1 Extinction des espèces

Aujourd'hui, trois modèles majeurs (ainsi que des combinaisons de ces différents modèles) offrent

---

<sup>35</sup> Gould relate merveilleusement les dessous de cette découverte d'autant plus inattendue qu'Alvarez souhaitait initialement établir (vérifier) que l'extinction Crétacé-Tertiaire concordait avec l'interprétation «darwinienne traditionnelle» de l'extinction des espèces.

<sup>36</sup> Si Gould semble privilégier cette hypothèse, il est vraisemblables que le «volcanisme du Deccan» ait été impliqué dans cette extinction (libération de quantité gigantesque de gaz et de poussière).

des cadres interprétatifs aux extinctions :

*Le «modèle Darwinien»:*

Darwin a refusé de croire en la réalité des extinctions en masse, au contraire de certains scientifiques de l'époque qui ne doutaient nullement de leur véracité (un des plus illustres d'entre eux est Georges Cuvier<sup>37</sup> (1769-1832)). Darwin a considéré, pour différentes raisons (des bonnes et des mauvaises), que les archives géologiques étaient imparfaites et qu'une lecture littérale de ces dernières n'offrait qu'une vision fortement biaisée de la réalité (il a de fait banni toute lecture frontale et ce bannissement a duré près de 150 ans !)<sup>38</sup>. Pour Darwin, il ne faisait aucun doute que la disparition soudaine et simultanée de nombreuses espèces constatée dans différentes couches géologiques était un artefact. L'extinction des espèces était pour lui le résultat (exclusif !) de la compétition que se livrent les organismes dans des environnements continuellement surpeuplés (on résume ici la célèbre «métaphore du coin» de Darwin).

*Le «modèle fractal de Raup»:*

Dans la foulée des travaux d'Alvarez, on a considéré un temps (mais un temps seulement) que les extinctions en masse frappaient les espèces de façon totalement aléatoire. Partant de cette image, David Raup a mis au point un modèle (qualifié d'hérétique par Gould<sup>39</sup>) où :

1. La fréquence des extinctions est inversement proportionnelle à leur importance (les petites extinctions sont très fréquentes et les grandes moins),
2. Quelque soit leur importance, les extinctions frappent les espèces au hasard.

En exploitant le jeu de données de J.J. Sepkoski (1982) recensant les extinctions d'invertébrés marins au cours du Phanérozoïque, Raup a montré (*cf.* (Raup, 1991, 1992, 1996) cités par Gould) que la courbe des espèces tuées durant cette période suivait une loi telle que celle suggérée en 1.

*Le «modèle de changement de règles»:*

Ce modèle est, selon Gould, celui auquel la majorité des paléontologues souscrit aujourd'hui. Il spécifie que :

1. Les règles (du jeu évolutif) changent de façon imprédictibles durant les épisodes d'extinctions en masse, mais que pour autant,
2. Les espèces s'éteignent ou survivent pour des raisons parfaitement déterministes.

De fait, les espèces qui survivent durant ces épisodes ne doivent nullement leur heureux destin au hasard (modèle de Raup) pas plus qu'à leur «haute valeur darwinienne», mais plus prosaïquement à des caractéristiques anatomiques, physiologiques, comportementales, *etc.* ou à des structures de population qui s'accordent aux nouvelles règles. Si, par exemple (*cf.* (Kitchell *et. al.*, 1986) et (Griffis & Chapman, 1988) cités par Gould), durant l'épisode d'extinction K-T, de nombreux genres du plancton océaniques ont été fortement touchés (voire décimés) quand, dans le même temps, les diatomées ne perdaient que 23% de leurs genres, ce n'est pas parce qu'ils étaient «meilleurs» («mieux adaptés») ou parce qu'ils ont eu de la «chance», mais «tout simplement» parce que ces organismes photosynthétiques possédaient des traits (comme par exemple des mécanismes de dormance) qui leur ont permis de survivre à l'obscurité prolongée due à l'épais et persistant nuage de poussière soulevé lors de l'impact d'une météorite avec la terre. Gould cite de nombreux autres exemples venant à l'appui de la théorie du changements de règles. Dans tous les

---

<sup>37</sup> Cela étant, Cuvier était fixiste!

<sup>38</sup> *cf.* le chapitre 9 de L'Origine «*«Insuffisance des archives géologiques»*». *cf.* également La Structure pour apprécier l'influence de Charles Lyell sur Darwin à ce sujet.

<sup>39</sup> Gould affirme que Raup a passé une grande partie de sa vie scientifique à traquer la contingence dans l'évolution ce qui l'a souvent conduit à élaborer des modèles plus ou moins iconoclastes.

cas, les traits qui fondaient le succès de certaines espèces (ou genres, familles, ordres, *etc.*) avant leur extinction deviennent des handicaps insurmontables lors des périodes d'extinctions en masse. Ainsi, ce qui faisait la force des dinosaures non aviens est devenu un handicap (e.g., une taille trop élevée ou, plus vraisemblablement, des caractéristiques comme des «dimensions de population généralement plus petites» et des «spécialisations écologiques plus grandes»).

#### 4.1.2 Les données

De nombreuses études de «paléobiologie évolutive»<sup>40</sup> (basées sur le dénombrement des *taxa* (*cf.* La Structure)) reposent sur les données d'extinctions recueillies par J.J. Sepkoski (1982). Ces données reportent les extinctions (au niveau du genre) des invertébrés marins pour chacun des 106 étages géologiques de l'éon Phanérozoïque (qui couvre les derniers 550 millions d'années). A titre factuel, ces données montrent par exemple que 35% seulement des extinctions ont lieu lors des extinctions en masses (*cf.* (Newman & Palmer, 1999)).

Les paléobiologistes n'ont pas été les seuls, loin de là, à travailler sur ces données. De nombreux chercheurs (mathématiciens, physiciens, informaticiens, *etc.*) les ont étudiées pour en saisir les principales caractéristiques et tenter de les modéliser (*cf.* (Newman & Palmer, 1999) pour une revue complète sur ce sujet). Ainsi, le physicien M.E.J. Newman a montré que la courbe des «espèces tuées» construite par le paléontologue David Raup (*cf.* (Raup, 1991) cité par Newmann) à l'aide du jeu de données de Sepkoski suivait très probablement une loi de puissance<sup>41 42</sup> d'exposant  $\tau = 1.9 \pm 4$  (*cf.* la Figure 1 ci-dessous extraite de (Newman, 1997)).

---

<sup>40</sup>La «paléobiologie» est «l'application de la théorie de l'évolution aux archives fossiles, élargie et révisée par les nouvelles données sur la macroévolution» (*cf.* La Structure page 1084).

<sup>41</sup> La conclusion de Newman après avoir éprouvé cette hypothèse est : «Thus, it is probably fair to say that the distribution of extinction events in the fossil record is compatible with a power-law, although the data are not good enough to rule out other possible functional forms.» (Newman, 1997).

<sup>42</sup> Un article de Stumpf et collaborateurs (2005) montre qu'échantillonner «aléatoirement» un réseau «scale-free», *i.e.*, un réseau dont la distribution du degré des nœuds suit une loi de puissance, ne produit pas un réseau scale-free. Si les travaux reportés ici ne se situent pas directement dans ce cadre, on pourrait avancer des arguments similaires pour soutenir que la courbe de Raup est un artéfact. Cela étant, nous pensons que le résultat établi par Stumpf est contestable. Stumpf fait implicitement l'hypothèse que les études menées par les biologistes conduisent à des «échantillonnage aléatoires de la réalité» ce qui n'est pas, à mon avis, totalement fondé. Ainsi, dans le cas qui nous intéresse, les extinctions en masse sont certes plus rares que les autres extinctions, mais nettement plus visibles et donc plus facilement repérables (toutes les extinctions n'ont pas la même probabilité d'être identifiée par les paléontologues). Il serait intéressant de reconsidérer les travaux de Stumpf à cette lumière.

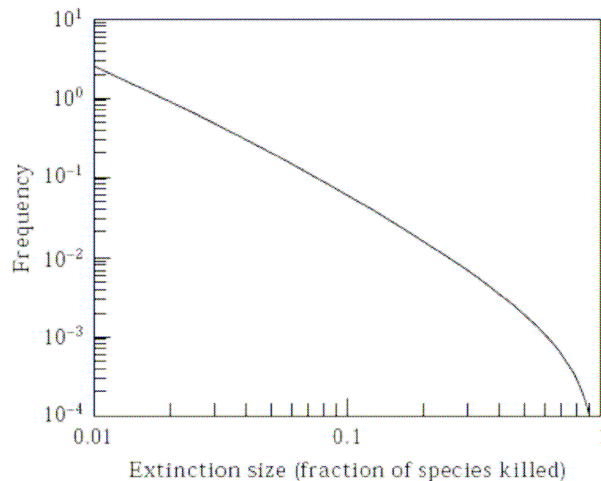


FIG. 2. The extinction distribution corresponding to the kill curve extracted from Sepkoski's fossil data by Raup (1991). The curve is approximately power-law in form with an exponent of  $\tau = 1.9 \pm 0.4$ .

Figure 1 : La courbe initiale de Raup figure la distribution des extinctions ; l'axe des abscisses représente l'intensité des extinctions et l'axe des ordonnées leur fréquence. Cette courbe est de type  $y = \alpha x^{-\tau}$ . Le log de cette courbe est donc de type  $\log(y) = -\tau \log(x) + \log(\alpha)$  qui est l'équation d'une fonction affine ( $y = ax + b$ ) dont la pente est la valeur de l'exposant ( $-\tau$ ).

## 4.2 Le modèle d'extinction des espèces

Nous décrivons et analysons dans cette section un modèle d'extinction des espèces. Ce modèle est basé sur des concepts directement inspirés de la théorie édifiée par Gould, en particulier celui d'individu évolutionniste.

### 4.2.1 Définition d'un individu évolutionniste

Gould n'est pas le premier auteur à s'être attaqué au concept d'individu évolutionniste et à insister sur la nécessité et l'importance de lier prolifération différentielle et environnement. Ronald Fisher souligne dès 1930 (*cf.* (Fisher, 1930) cité par H. Allen Orr (2005)) que l'augmentation de la fréquence d'un allèle au sein d'une population n'est pas nécessairement la marque d'un avantage adaptatif conféré par cet allèle aux individus qui le portent. Fisher prend le cas de gènes égoïstes changeant le «sex ratio» d'une population sans pour autant augmenter l'adaptation des organismes à leur environnement. L'adaptation est donc bien un phénomène résultant *a minima* d'une interaction entre certains traits d'un individu et de son environnement. Pourtant, Gould souligne que de nombreux auteurs omettent aujourd'hui encore de mentionner explicitement cette interaction dans les définitions qu'ils donnent de l'adaptation. C'est par exemple le cas de Futuyama dans «Evolutionary Biology» (1979) page 292 «la sélection [...] est constitué par la reproduction et la survie différentielles, et n'est rien d'autre que cela» (cité par Gould à la page 920 de La Structure).

La définition d'individu évolutionniste que l'on propose est une formalisation (directe) des quatre propriétés listées au chapitre 3 de ce manuscrit.

Définition d'un individu évolutionniste: on dira qu'un individu  $i$  vivant dans un environnement  $e$  est un individu évolutionniste si  $i$  possède une propriété  $p$  impliquée dans la prolifération différentielle d'individus telle que :  $i$   $p$  interagit avec  $e$  ( $p$  dépend de  $e$ ) et l'interaction  $p/e$  a une influence sur le différentiel de natalité (*i.e.*, sur le nombre d'individus issus de  $i$ ), et/ou sur le différentiel de mortalité (c'est à dire sur le niveau d'adaptation de  $i$  ou de ses descendants dans  $e$ ),

ii) **p** est héritable à la descendance. (*Note*: cette définition dénote en particulier que si **e** reste «constant», l'interaction **p/e** sera elle-même «constante»).

#### 4.2.2 Le modèle : syntaxe et sémantique

Notre hypothèse de base est celui d'un «monde darwinien», *i.e.*, ce monde est :

1. Surpeuplé d'individus évolutionnistes (le nombre d'individus est fixe, indépassable et toujours atteint) dans lequel,
2. L'extinction d'un individu est la conséquence d'une compétition,
3. Ce monde est régulièrement soumis à certaines perturbations environnementales accroissant l'intensité de la compétition mais ne changeant pas fondamentalement les règles en vigueur<sup>43</sup>.

Pour figurer ce monde, chaque individu est associé à une valeur appartenant à l'intervalle  $[0,1[$  qui représente sa «valeur compétitive». Plus cette valeur est proche de 1 et «meilleur» est l'individu, *i.e.*, plus il est ici résistant aux extinctions. Chaque perturbation est associée à une valeur, appartenant à l'intervalle  $[0,1[$ , qui représente l'intensité de la perturbation. Tout individu dont la résistance à l'extinction est inférieure à la valeur de la perturbation est éliminé (extinction de l'espèce).

Comme le suggère les équilibres ponctués, nous considérons ici qu'une espèce naît puis demeure en stase jusqu'à son extinction. Ainsi, en particulier, entre deux perturbations, les espèces n'évoluent pas, *i.e.*, leur «fitness» demeure inchangée. En revanche, lorsqu'une perturbation se produit, la fitness de certaines espèces peut être modifiée à la faveur d'un changement de règles (la perturbation a rendu, par hasard, l'espèce plus adaptée (resp. moins adaptée) au nouvel environnement). Un paramètre utilisateur  $f$  (dont les valeurs appartiennent à l'intervalle  $[0,1]$ ) va permettre de figurer l'écart à notre hypothèse de base (*i.e.*,  $f$  va figurer la vigueur avec laquelle s'exprime le changement de règle) :

$f$  est une fraction d'individus de la population – tirés aléatoirement – dont on va modifier aléatoirement la résistance à l'extinction. Un individu voit sa valeur croître si la perturbation lui donne accès à un environnement qui lui est plus favorable que le précédent (e.g., un de ses principaux prédateurs peut avoir par exemple disparu, ou un de ses traits a pu être exapté, *i.e.*, ce trait joue favorablement dans le nouvel environnement). Un individu va voir sa valeur décroître si le nouvel environnement lui est moins favorable que le précédent (e.g., l'individu vivait par exemple dans des zones humides désormais menacées par un réchauffement climatique). De fait, plus  $f$  est petit, moins le changement de règles est important. *A contrario*, plus  $f$  est grand, plus ce changement est grand.

Les individus éliminés après chaque perturbation vont être remplacés par un nombre identique d'individus. Deux modalités majeures de «repeuplement»<sup>44</sup> sont envisageables :

*Modalité «aléatoire»* : les espèces qui s'éteignent sont remplacées par des espèces dont la résistance à l'extinction est indépendante des espèces qui ont survécu.

*Modalité «non aléatoire»* : le repeuplement tient compte des valeurs associées aux espèces qui ont survécu.

Notre modèle peut être résumé comme suit :

- Soit un monde dans lequel le nombre d'espèces ne peut dépasser un optimum et où cet optimum est toujours atteint (*i.e.*, quand une espèce meurt, elle est immédiatement

---

<sup>43</sup> Ces trois conditions formalisent la «métaphore du coin» de Charles Darwin comme on l'a déjà mentionné.

<sup>44</sup> L'objectif de ce travail n'est pas de modéliser cette phase de «repeuplement» qui est un objet d'étude à part entière dont les données ne sont pas prises ici en considération.

remplacée par une autre). Soit  $n$  cet optimum. Chaque espèce (*i.e.*, 1, 2, ...,  $n$ ) possède une propriété  $\mathbf{p}$  caractérisant sa «résistance à l'extinction». A chaque espèce on associe une valeur  $p$  à  $\mathbf{p}$  par tirage aléatoire dans l'intervalle  $[0,1[$ ,

- Le temps est divisé en intervalle. Les conditions environnementales  $\mathbf{e}$  sont propres à chaque intervalle de temps et sont susceptibles de changer d'un intervalle à l'autre (*i.e.*, d'une itération à l'autre). Ces changements environnementaux représentent une tension ou un assouplissement des règles de survie. Pour figurer cette caractéristique, on associe un seuil à chaque intervalle. La valeur de ce seuil est tirée aléatoirement d'une distribution  $\delta$  fixée au préalable par l'utilisateur,
- On va itérer  $k$  fois (paramètre fixé par l'utilisateur) un processus fait de trois étapes, chaque itération figurant un intervalle de temps :
  - Etape 1 : une fraction  $f$  (fixée par l'utilisateur et appartenant à l'intervalle  $[0,1]$ ) d'espèces est sélectionnée aléatoirement. A chaque espèce sélectionnée on associe une nouvelle valeur  $p$  à  $\mathbf{p}$  en tirant  $p$  aléatoirement dans l'intervalle  $[0,1[$ .
  - Etape 2 : on tire aléatoirement une valeur  $s$  d'une distribution  $\delta$  (choisie par l'utilisateur). Toutes les espèces pour lesquelles la valeur  $p$  de  $\mathbf{p}$  est inférieure à  $s$  s'éteignent à cette itération.
  - Etape 3 : soit  $m$  le nombre d'espèces éteintes. On crée  $m$  espèces auxquelles on associe une valeur  $p$  à  $\mathbf{p}$  selon deux stratégies (*cf. supra*).

### 4.2.3 Analyse théorique du modèle

Il est assez clair que, sous certaines conditions, notre modèle conduit à augmenter la moyenne des fitness des individus de la population, ce qui peut être considéré comme la marque d'une adaptation.

Pour préciser ces conditions, nous nous sommes appuyés sur un résultat dû à David Wolpert connu sous le nom de «No Free Lunch Theorem» ou «NFL Theorem» (*cf.* (Wolpert & Macready, 1997) ainsi que (Wolpert, 1992, 1993, 1994, 1996ab)<sup>45</sup> ; pour une description générale du NFL Theorem dans notre contexte se reporter à l'annexe 4 ; pour le détail des preuves des différentes propositions énoncées dans cette section se reporter à l'annexe 5 (Brézellec & Soldano<sup>46</sup>, 2009)).

Le NFL Theorem spécifie un ensemble de conditions sous lesquelles aucun algorithme d'optimisation n'est en mesure de «surpasser» un autre, soit dit autrement, un ensemble de conditions sous lesquelles optimiser – et donc en particulier adapter – n'a aucun sens (dans «un monde NFL» on peut affirmer qu'une population d'individus n'est pas adaptable). En particulier, le NFL Theorem spécifie que si «tout futur est également possible» (également au sens de équiprobable) alors parler d'optimisation n'a pas de sens.

Dans notre contexte, *i.e.*, l'étude de la macroévolution, le cadre NFL est particulièrement intéressant. En effet, si on sait parfaitement que l'assertion «tout futur est également possible» n'est pas satisfaite au niveau microévolutif (*i.e.*, l'environnement est considéré comme «constant ou quasi constant» d'une génération à une autre, les organismes sont des individus évolutionnistes), cela est beaucoup moins évident quand on étudie la macroévolution :

D'une part, on ne sait pas vraiment si les espèces peuvent être considérées comme des unités de sélection (*i.e.*, les espèces possèdent-elles des traits impliqués dans la prolifération différentielle d'espèces ? Ces traits sont-ils héréditaires au moins dans une certaine mesure ? *etc.*).

---

<sup>45</sup> Voir aussi l'article de Cullen Schaffer dans les actes d'ICML 94 (Schaffer, 1994).

<sup>46</sup> Henry Soldano est Maître de Conférence à l'université Paris 13. Il travaille au LIPN (Laboratoire d'Informatique de Paris Nord) et à l'ABI (Atelier de BioInformatique de Paris VI).

D'autre part, la macroévolution ayant pour objet des phénomènes se déroulant sur le long terme (de l'ordre de quelques millions d'années) et le très long terme, on peut penser que sur des périodes aussi longues une hypothèse de type NFL est au moins aussi crédible qu'une autre. A ce titre, on sait parfaitement aujourd'hui que les extinctions en masse sont plus nombreuses qu'on ne l'imaginait autrefois. Les changements radicaux et imprédictibles qui surviennent lors de ces épisodes brefs et intenses suggèrent qu'on est alors proche d'un monde NFL.

Dans cet esprit, nous avons déterminé les caractéristiques que devaient satisfaire les individus et les perturbations pour rendre caduque toute idée même d'optimisation (et donc d'adaptation). Sans surprise (dans le sens où les résultats sont conformes aux intuitions), nous avons établi les propositions suivantes :

Proposition : si, d'une itération à l'autre, la tension dans l'environnement et la fitness de tous les individus sont tirées selon la loi uniforme dans  $[0,1]$  alors la population n'est pas adaptable.

Cette proposition peut être réécrite en y faisant figurer le paramètre  $f$ .

Proposition : si, d'une itération à la suivante, la tension dans l'environnement est tirée selon la loi uniforme dans  $[0,1]$  et si  $f = 1$  alors la population n'est pas adaptable.

La proposition précédente admet le corollaire suivant :

Corollaire : soit une population composée exclusivement d'individus évolutionnistes. Si, d'une itération à l'autre, la tension dans l'environnement est tirée selon la loi uniforme dans  $[0,1]$  et si  $f = 1$ , alors la population n'est pas adaptable.

*A contrario* des propositions et du corollaire précédents, nous avons montré que si, d'une itération à l'autre, «ni la population ni l'environnement ne suivaient une loi uniforme dans  $[0,1]$ », une adaptation était possible (c'est par exemple le cas si  $f = 0$  et si la loi de probabilité des perturbations est proche de la loi observée, *i.e.*, les petites extinctions sont nombreuses et les grandes peu fréquentes (*cf.* annexe 5 pour le détail des preuves)).

### 4.3 Confrontation du modèle aux données

Comme nous l'avons souligné, la syntaxe de notre modèle est équivalente à celle du modèle proposé par Newman dans (Sneppen & Newman, 1997). De fait, nous avons repris à notre compte l'ensemble des simulations qu'il a réalisées et la totalité des résultats analytiques qu'il a établis. Cela étant, notre sémantique se distingue de celle utilisée par Newman sur au moins deux points essentiels :

1. Newman fait de l'anagenèse un des modes d'évolution des espèces<sup>47</sup>, ce qui est en contradiction avec les équilibres ponctués,
2. Le paramètre  $f$  nous permet de modéliser l'écart vis à vis de notre hypothèse de base (qui est celle d'un «monde darwinien»). D'un point de vue pratique,  $f$  figure l'intensité du «changement de règles» qui est désormais un concept majeur en macroévolution. D'un point de vue plus théorique, il définit les conditions sous lesquelles il peut (ou ne pas) y avoir adaptation.

Ces deux points nous ont amené à tirer des enseignements supplémentaires à ceux reportés par Newman.

Dans un premier temps nous reportons les principaux résultats de Newman. Dans un second temps, nous complétons ces résultats.

---

<sup>47</sup> Quand bien même il encapsule cette évolution sous le vocable de « stratégie punctuationniste».

### 4.3.1 Les résultats obtenus par Newman

Newman a établi que :

1. La distribution simulée du nombre d'espèces éteintes suit – au moins entre certaines bornes et quand  $f$  tend vers 0 – une loi de puissance d'exposant proche de 2 et que cette caractéristique est en accord avec les données fossiles,
2. Cette propriété est vérifiée pour différents types de distribution des perturbations («gaussien», «poisson» et «exponentiel»), à condition cependant que les paramètres utilisés soient compatibles avec les propriétés que semblent satisfaire la «distribution naturelle» (*i.e.*, les stress de grande intensité sont rares, les stress de faible intensité sont fréquents). Cette robustesse est, comme le souligne Newman, particulièrement rassurante. En effet, nous ne connaissons pas la forme exacte de la distribution  $\delta$ . Cela étant, les simulations montrent que si cette forme est *a minima* en accord avec quelques intuitions fondées, la distribution générée suit une loi de puissance dont l'exposant est proche de 2. Cette caractéristique, appréciable, suggère que le modèle ne s'ajuste pas – dans une certaine mesure – à la donnée de cette distribution. Ce n'est pas le cas, remarquons le, d'un modèle de «type Raup» qui s'ajuste par essence complètement à la distribution observée,
3. Le mode de repeuplement (aléatoire ou hérité) n'influe pas sur les résultats obtenus.

L'exemple Figure 2 (extrait de (Sneppen & Newman, 1997) illustre sur une distribution gaussienne (*i.e.*,  $\exp[-\eta^2/2\sigma^2]$ ) les points 1 et 2 (notons que cette distribution est considérée par Newman comme celle qui reflète le mieux le bruit propre aux phénomènes naturels, *cf.* (Newman & Palmer, 1999)).

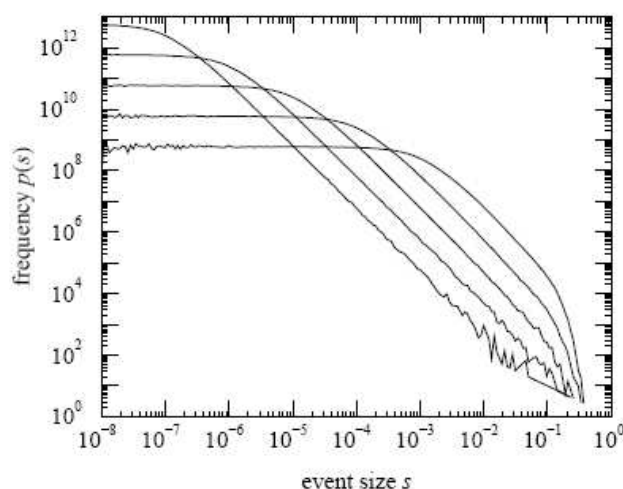


Fig. 2. The distribution of event sizes for the model with a Gaussian stress distribution of mean zero and width  $\sigma = 0.05$ , with values for the aging parameter  $f$  varying from  $10^{-6}$  (lowest curve) to  $10^{-2}$  (highest).

Figure 2.

Note : comme on le constate, Newman accorde peu d'importance à  $f$ . Il ne cherche jamais, par exemple, à interpréter les résultats obtenus pour des valeurs de  $f$  qui s'éloignent de 0. Les causes de ce «relatif désintérêt» sont – à mon avis – les suivantes :

1. Dans notre cadre  $f$  est associé à un concept qui a une profonde signification en macroévolution, *i.e.*,

le «changement de règles». Cette signification, que notre étude théorique a approfondi, nous a conduit à nous intéresser aux comportements du modèle pour toute la gamme des valeurs de  $f$  (*i.e.*, de 0 à 1),

2. L'objectif originellement recherché par Newman (et par ailleurs impeccablement atteint) est de montrer qu'un modèle appliquant des perturbations «extérieures» aux espèces rend mieux compte des données d'extinction qu'un modèle incluant des interactions locales entre espèces. A l'époque, Newman écrit en effet ses articles en réaction à des modèles postulant que la perturbation d'écosystèmes est susceptible de créer des extinctions en masse. L'idée, intéressante, est la suivante : les espèces d'un écosystème ne sont clairement pas indépendantes les unes des autres ; elles interagissent de multiples manières (parasitisme, prédation, compétition pour les ressources, *etc.*) ; s'il paraît alors assez évident que la rupture de quelques-unes de ces interactions est en mesure d'entraîner des extinctions, on peut également se demander si ces ruptures ne sont pas de nature à déclencher des «réaction en chaîne» conduisant à une extinction en masse. *A contrario* des modèles considérés ici (le notre et ceux de Newman), des modèles incluant des interactions locales<sup>48</sup> de type proies-prédateurs (*cf.* (Sneppen *et al.*, 1995)) ont été développés. Ces modèles génèrent des données qui suivent une loi de puissance. Cela étant, la valeur de l'exposant de cette loi de puissance n'est pas celle des données fossiles (la valeur de  $\tau$  varie de 1 à 3/2, quand celle des données fossile est aux alentours de 2 (*cf.* (Newman & Palmer, 1999) reportant les résultats de (Bak & Sneppen, 1993)). Fort de l'ensemble de ces résultats, nous pensons que Newman n'avait dès lors aucune raison valable de s'attacher aux singularités qui apparaissent quand  $f$  s'éloigne de 0.

#### 4.3.2 Compléments aux résultats de Newman

Comme on le constate en étudiant la Figure 1, la courbe des «espèces tuées» de Raup suit une loi de puissance sur une large partie mais un décrochement est très nettement visible lorsque la taille des extinctions s'éloigne de 0 (ceci n'est ni discutée ni même relevé par Newman). On pourrait interpréter cette singularité comme la trace d'une imperfection des archives géologiques. Suivant Gould, nous allons considérer que ce n'est pas le cas (*i.e.*, cette singularité n'est pas un artéfact mais une réalité). Quand on compare alors la courbe de la Figure 1 à celle de la Figure 2, on perçoit deux grandes modalités :

1. Plus  $f$  est proche de 0 et plus la distribution simulée s'accorde bien avec la courbe de Raup relative aux extinctions «faibles et modérées». En revanche, cette distribution modélise mal la courbe de Raup relative aux extinctions «sévères et plus»,
2. Plus  $f$  est grand et plus la distribution simulée s'accorde bien avec la courbe de Raup relative aux extinctions «sévères et plus». En revanche, cette distribution ne modélise pas correctement la courbe de Raup relative aux extinctions «faibles et modérées».

En conclusion, les «temps normaux» (extinctions de taille «faible à modérée») se modélisent bien lorsque le monde est «darwinien» (hypothèse de base de notre modèle). En revanche, les épisodes d'extinctions «sévères et plus» nécessitent, pour être correctement modélisés, d'invoquer des changements de règles. De ces observations nous tirons plusieurs enseignements:

1. Il est possible de modéliser correctement les données d'extinction en considérant les espèces comme des entités individuelles qui naissent avec une certaine capacité à résister à l'extinction,
2. Dans les «temps normaux», la capacité de résistance des espèces demeure inchangée au cours de leur existence. Le destin des espèces apparaît donc comme terriblement déterministe ! (les espèces nées avec une faible (resp. une forte) capacité de résistance à l'extinction sont irrémédiablement vouées à disparaître (resp. sont destinées à perdurer)),
3. Durant les épisodes d'extinctions sévères et plus, des changements de règles se produisent.

---

<sup>48</sup> Ces modèles, à base d'interaction locale, ont pour particularité d'engendrer des phénomènes appelés «SOC» (pour «Self-Organized Criticality»), *cf.* par exemple (Bak *et al.*, 1987) et (Wiesenfeld *et al.*, 1989).

On assiste alors à une redistribution partielle du jeu évolutif (*i.e.*, partielle dans la mesure où  $f = 10^{-2}$  quand une redistribution totale du jeu évolutif reviendrait à assigner la valeur 1 à  $f$ ).

### 4.3.3 Discussion

Notre discussion est divisée en deux parties. Dans la première partie, nous revenons sur le modèle qu'on a utilisé et nous en soulignons les principales faiblesses. Cela nous amènera en particulier à conforter des hypothèses macroévolutives forgées par Stanley et Jablonski (*i.e.*, les espèces qui spécièrent peu (resp. beaucoup) résistent bien (resp. mal) aux extinctions). Dans la seconde partie, nous suggérons que si une partie du stress est de nature biotique, la distribution du stress est en partie une caractéristique du vivant lui-même. Ceci nous conduira à aborder l'existence d'un niveau hiérarchique supplémentaire peuplé d'individus «écosystèmes».

#### 4.3.3.1 Critique du modèle

Notre travail, comme celui de Newman, s'appuie sur un certain nombre de simplifications critiquables. Nous en listons quelques unes (les plus pertinentes je l'espère) et nous les commentons.

*Le nombre d'espèces est fixe.*

Cette hypothèse est contestable même si certains travaux suggèrent que le nombre d'espèces pouvant cohabiter sur une même aire géographique est constant dans le temps (*cf.* (Benton, 1995) et (Rosenzweig, 1995) cités par Newman (1997)). Cela étant, une généralisation du modèle de Newman levant cette contrainte (*cf.* (Wilke & Martinetz, 1997)) donnent des résultats comparables<sup>49</sup>.

*Résistance à l'extinction : caractère émergent ou collectif ?*

Aucune modélisation n'est réalisée à ce niveau. Nous ne pouvons donc aucunement apporter de réponse à cette problématique,

*Extinctions : facteur abiotique ou biotique ?*

Rien dans notre modèle, si ce n'est la sémantique qu'on y plaque, ne nous permet de faire la différence entre stress abiotique et biotique. C'est également vrai pour ce qui concerne le modèle de Newman. Si ce dernier considère que la cause des extinctions est extérieure au vivant, il note logiquement (*cf.* (Newman, 1997)) qu'il n'est nullement exclu que certaines extinctions soient la résultante de perturbations biotiques.

Par conséquent, aucun enseignement ne peut être tiré à ce propos.

*Extinction d'une espèce comme une conséquence de la sélection naturelle.*

On peut toujours affirmer que la mort d'une espèce est la somme des morts des organismes composant cette espèce, et donc ramener l'extinction d'une espèce à un niveau organismique (*i.e.*, les organismes ont, un à un, perdu la vie dans leur lutte quotidienne contre les facteurs biotiques et abiotiques). C'est donc dans les phénomènes impliquant la production d'espèces (*i.e.*, dans la spéciation qui est un trait propre à une espèce ou à une population et non à un organisme (de type eucaryote supérieur tout au moins)) que se jouera finalement le destin de la théorie macroévolutive défendue par Gould.

John Alroy (2008) a récemment proposé un modèle combinant création et extinction d'espèces qu'il a confronté à des archives fossiles marines. Il a montré que son modèle prenait correctement en compte plusieurs caractéristiques propres aux données étudiées : *i)* Lorsque la diversité chute de

---

<sup>49</sup> Les mêmes auteurs sont en revanche très critiques en ce qui concerne la partie du travail de Newman (non considérée ici) consacrée aux «aftershocks» (*cf.* (Wilke *et. al.*, 1998)).

façon sévère (quel que soit la raison de cette chute), elle finit par recouvrir son niveau antérieure du fait d'une quasi absence d'extinctions (les taux d'extinction peuvent continuer à être bas 11 millions d'années après la régénération), *ii*) Lorsque la diversité chute à la suite d'une extinction en masse, les taux de création d'espèces augmentent de façon spectaculaire.

Le modèle d'Alroy suggère l'existence d'une sélection ou d'un tri entre espèces (indépendamment du caractère émergent ou collectif des traits/caractères «résistance à l'extinction» et «production d'espèces»). Cela étant, son modèle n'inclut pas explicitement la notion d'individu évolutionniste. De ce fait, il est loin d'être totalement convaincant. Nous pensons que notre cadre de travail est plus approprié que celui d'Alroy et nous comptons l'utiliser pour modéliser les phénomènes de création et d'extinction d'espèces. Il nous faudra cependant retravailler la définition d'individu évolutionniste et en particulier assouplir la condition (*ii*) (*cf.* section 4.2.1). Pour donner une idée des difficultés qui nous attendent, soulignons qu'une espèce généraliste peut *a priori* produire des espèces généralistes et des espèces plus spécialisées qu'on sait moins résistantes à l'extinction et qu'on devine moins aptes à produire des espèces généralistes. Les caractéristiques de l'espèce ancestrale (production et résistance) ne seront donc pas nécessairement «transmises» à tous les descendants. Pour autant, on accordera le statut d'individu évolutionniste à l'espèce ancestrale. Le chantier est loin d'être clos, mais la voie qu'on indique mérite, nous semble-t-il, d'être explorée<sup>50</sup>.

Quoiqu'il en soit, nous pensons que certaines des conclusions établies par Alroy sont en accord avec une hypothèse forgée par Stanley – les espèces qui spécient peu (resp. beaucoup) résistent bien (resp. mal) aux extinctions –, étayée sur quelques cas particuliers par Jablonski et reprise par Gould.:

*Lorsque la diversité chute de façon sévère (quel que soit la raison de cette chute), elle finit par recouvrir son niveau antérieure du fait d'une quasi absence d'extinctions (les taux d'extinction peuvent continuer à être bas 11 millions d'années après la régénération).*

A l'aune du postulat de Stanley et Jablonski on peut interpréter cette caractéristique de la façon suivante :

Lorsque la diversité chute, seules les espèces possédant une forte capacité de résistance à l'extinction vont survivre. De fait, le nombre des extinctions est nécessairement bas après cette chute de la diversité.

*Lorsque la diversité chute à la suite d'une extinction en masse, les taux de création d'espèces augmentent de façon spectaculaire.*

Là encore, ce résultat fait sens si on replace cette observation dans le contexte de l'hypothèse faite par Stanley et Jablonski :

Si on admet que les extinctions en masse sont le fruit de changements de règles, des espèces habituellement peu résistantes à l'extinction vont survivre à l'extinction. Comme par nature ces espèces spécient beaucoup, on peut faire l'hypothèse qu'elles vont être un puissant moteur de la diversité (à condition, toutefois, de considérer que le nouvel environnement n'a pas altéré cette capacité).

*Les données.*

Nos travaux, ainsi que ceux de Newman, nécessitent de vaste corpus de données pour être mener correctement. Or comme le suggère implicitement Sergey Gavrilets<sup>51</sup> (2003) ce qui manque le plus ne sont pas les modèles mathématiques, mais les données pour les éprouver ! C'est donc de paléontologues et d'études de paléontologies évolutives dont on a cruellement besoin.

---

<sup>50</sup> Newman décrit dans (Newman & Palmer, 1999) un travail de Vandewalle et Ausloos (1995, cité par Newman) incluant la notion de spéciation. Cela étant, ce modèle est assez éloigné de celui qu'on se propose de construire.

<sup>51</sup> Gavrilets est un biomathématicien travaillant sur la modélisation de la spéciation.

### 4.3.3.2 Sélection entre écosystèmes

Comme on l'a souligné dans la section précédente, notre modèle ne fait pas de différence entre stress biotique et abiotique. Cela étant, on peut raisonnablement considérer que *i*) les stress qui sont à l'origine des extinctions en masse sont de nature abiotiques, tandis que *ii*) les stress qui surviennent dans les temps normaux sont de nature biotique ou abiotique (c'est par exemple la position de Gould).

Sous ces hypothèses, il apparaît légitime de se poser les questions suivantes : la faiblesse des extinctions qui caractérisent les temps normaux est-elle une propriété du vivant ? En des termes «d'optimisation combinatoire», on peut se demander si le vivant ne tend pas à minimiser le nombre des extinctions et, si c'est le cas, *i*) si cette minimisation est la conséquence de phénomènes déjà référencés dans la théorie hiérarchique de la sélection (*i.e.*, sélection naturelle, sélection entre espèces, sélection entre clades) ou bien *ii*) si elle est le résultat d'une sélection à un niveau supérieure (dans la mesure où c'est tout le vivant qu'on considère) comme une sélection entre écosystèmes par exemple ?

Ces questions ne sont ni saugrenues ni nouvelles comme nous allons tenter de le suggérer brièvement en deux points :

1. Si on considère le vivant comme un tout devant faire face à un futur qui est imprévisible, la propriété de maximiser, autant que faire se peut, la biodiversité (et donc par exemple de minimiser la mortalité) est une stratégie évidemment payante (plus la diversité est grande et plus les chances qu'une espèce au moins soit adaptée par hasard à un changement de règles sont réelles<sup>52</sup>). En revanche, déterminer si cette propriété est une conséquence de phénomènes tels que la sélection naturelle, la sélection entre espèces (voire entre clades) ou bien un trait façonné par exemple par la sélection entre écosystèmes est autrement plus délicat. Si on souhaite, par exemple, invoquer la sélection entre écosystèmes, on doit au préalable se poser la question de l'individualité, *i.e.*, un écosystème peut-il être considéré comme un individu (puis comme un individu évolutionniste) ? Gould offre page 1004 de *La Structure* un ensemble de critères participant à la définition de l'individualité : 1°/ Production de nouveaux individus<sup>53</sup>, 2°/ Elimination des individus, 3°/ Mécanisme de la cohésion a) Stabilité de l'individu, b) Barrière contre l'invasion, c) Mécanismes liant les éléments entre eux, 4°/ Reproduction (et diffusion des variations nouvelles aux autres individus), 5°/ Mécanisme de l'apparition des variations nouvelles chez les individus nouveau-nés (fréquence des variations nouvelles chez les individus issus de la reproduction). Instancier chacun des points précédents dans le cas des écosystèmes est une tâche titanesque. Cela étant, je voudrais montrer qu'on peut interpréter les résultats de certains travaux en écologie comme un argument suggérant que des mécanismes de la cohésion, et en particulier de barrière contre l'invasion, semblent exister chez les

---

<sup>52</sup> Si la diversité est maintenue, cela ne semble pas être le cas de la disparité, ce qui (si c'est avéré) est un élément important à «verser au débat»... Soulignons que dans «La vie est belle», Gould (1991) s'attarde utilement sur les notions de «diversité» et de «disparité» ainsi que sur les «phénomènes de prolifération initiale maximale semblant généralement marquer le début de la vie des lignées évolutives»\* (*i.e.*, initialement la disparité au sein d'une lignée est maximale (peu d'espèces mais beaucoup d'organisations anatomiques différentes) ; cette phase est suivie d'une décimation (qui n'a rien à voir avec l'adaptation) puis d'une standardisation (génération d'espèces suivant la gamme restreinte des types anatomiques des espèces ayant survécu)). \*Une partie du papier technique écrit par Gould et collaborateurs (1987) à ce sujet s'est révélé erroné (les résultats n'étaient pas statistiquement fondés, *cf.* (Kitchell & MacLeod, 1988)). Cela étant, les intuitions et les spéculations (donec) de Gould sont tout à fait passionnantes.

<sup>53</sup> S'il est peu vraisemblable qu'un écosystème se «reproduise», il n'est pas aberrant de considérer qu'un écosystème puisse évoluer sur un mode «anagenétique», ou bien se fissionner, ou encore que deux écosystèmes puissent fusionner. Rappelons que les individus peuplant les différents niveaux de la hiérarchie de Gould sont des analogues les uns des autres, ce qui laisse une place certaine à leur altérité.

écosystèmes. T. Kennedy et ses collègues (2002) ont considéré différents champs de plantes plus ou moins riches en espèces. Ils ont montré que plus un champ est riche en espèces, plus il «résiste» à l'invasion d'espèces (de plante) «étrangères» (exogènes). Ceci dit, même si on parvient à montrer qu'un écosystème est un individu évolutionniste, déterminer si une sélection entre écosystème peut se mettre en place, avec quelle force et quels sont les traits que cette sélection contribue à édifier reste une tâche extrêmement complexe,

2. Certains auteurs, comme Niles Eldredge, pensent qu'il existe en réalité deux hiérarchies. A ce sujet, Gould précise page 1859 de *La Structure*: «... je n'adhère pas à la thèse de mon plus proche collègue, Niles Eldredge pour lequel il existerait une double hiérarchie [ou deux hiérarchies parallèles], celle de la généalogie et celle de l'écologie, car, s'il est vrai que les unités généalogiques peuvent être définies très clairement, les niveaux écologiques, à l'instar des étages du temps, manquent d'un *fundamentum divisionis* cohérent pour qu'on puisse les spécifier sans ambiguïté.». Si l'argument de Gould est recevable, on peut néanmoins se demander pourquoi il n'a pas inclus (ni même discuté) l'écosystème comme un niveau supplémentaire à sa hiérarchie.

Il ne fait pas de doute que les thèmes évoqués ci-dessus feront l'objet de nombreux travaux dans les années à venir. A défaut d'en maîtriser les tenants (en particulier l'état de l'art en «écologie»), nous ne nous risquons pas à poursuivre plus avant.

Note : même si notre présente étude est circonscrite aux extinctions, un de nos futurs objectifs est de traiter les phénomènes liés à la production d'espèces. Dans ce cadre, la question précédente peut être reformulée comme suit : le vivant ne tend-il pas à maximiser le nombre d'espèces présentes dans un environnement donné ? Cette question a été abordée par Darwin dans l'ouvrage inachevé qu'est *Natural Selection* (1958) (cf. *La Structure*), puis dans *L'Origine*. Darwin établit un lien entre la maximisation des êtres vivants et la diversification entre taxa. Il emprunte cette idée à Jeremy Bentham (cf. (Schweber, 1980) cité par Gould) qui fait partie de ces économistes ayant largement contribué à irriguer son œuvre, Adam Smith et Thomas Malthus étant les plus célèbres d'entre eux. Le principe d'optimisation de Bentham peut s'énoncer comme suit : «Le plus grand bien pour le plus grand nombre». Darwin illustre ce principe en recourant à une métaphore, «la division du travail», qui est directement inspiré du célèbre ouvrage d'Adam Smith, «*The Wealth of Nations*»: plus les espèces se spécialisent, *i.e.*, plus elles s'octroient des rôles définis et restreints au sein d'un environnement local, plus cet environnement est en mesure de porter d'espèces différentes. Gould souligne que ce «principe de maximisation» est aujourd'hui «à la fois métaphysique et injustifié». Il note que pour la plupart des biologistes, «*les écosystèmes sont, en fait, capables de fonctionner parfaitement bien avec beaucoup moins d'espèces*» (cf. *La Structure* page 328).

## 5 Conclusion

Dans son livre *La Structure de la théorie de l'évolution*, Stephen Jay Gould conteste vigoureusement l'extrapolationnisme darwinien stipulant que la macroévolution est réductible à la microévolution. Pour Gould, une telle réduction est impossible, en partie parce qu'il considère que les espèces sont des individus évolutionnistes dont certains traits, impliqués dans la résistance à l'extinction et dans la spéciation, sont irréductibles aux organismes qui les composent. De fait, Gould interprète les tendances évolutives (*i.e.*, la prolifération de certains taxa au détriment d'autres dans certains clades) qui restent rétives aux interprétations darwiniennes classiques, comme des adaptations résultant d'une sélection entre espèces. Cette théorie est séduisante mais repose à l'heure actuelle sur un nombre très limité de cas avérés.

Pour éprouver les bases de cette théorie, nous avons confronté un modèle (muni d'une sémantique basée sur des concepts de macroévolution décrits par Gould) à un corpus de données d'extinction. Nous avons montré que les résultats obtenus étaient en accord avec cette sémantique. Dans la discussion, nous avons souligné que le futur de la théorie de Gould se jouera dans sa confrontation aux données de création d'espèces et nous avons montré que notre cadre de travail apparaît être une base de départ adéquate pour accueillir cette confrontation.

Si, à ce jour et à ma connaissance, la théorie défendue par Gould apparaît comme l'alternative la plus aboutie à la Synthèse<sup>54</sup>, il n'en est pas moins vrai que de nombreux biologistes pointent régulièrement certaines de ses faiblesses et insistent sur la nécessité de l'étendre. C'est ce que propose par exemple Massimo Pigliucci. Pour justifier son point de vue, ce dernier souligne que la Synthèse, qui s'est cristallisée dans les années (19)40, est postérieure à un certain nombre de «révolutions en biologie» (e.g., l'avènement de la biologie moléculaire ou, plus récemment, l'émergence de la génomique, de la transcriptomique, de la protéomique, *etc.* ou bien encore de la biologie systémique). Pigliucci évoque cinq axes de recherche susceptibles de conduire, à plus ou moins brèves échéances, à une extension claire de la Synthèse:

1. Le concept d'évoluabilité<sup>55</sup> (evolvability) (qui pose que la capacité à évoluer est une conséquence de l'évolution qui en retour agit sur l'évolution elle-même (*i.e.*, l'évolution est à l'origine de «fonctions» impliquées dans la survie et la reproduction des organismes, ces «fonctions» agissant sur à leur tour sur l'évolution des organismes) est devenu un sujet d'étude clef qui n'apparaît pas du tout dans la Synthèse. C'est aussi *a fortiori* le cas des rapports entre évoluabilité et «robustesse» (*cf.* par exemple (Wagner, 2007)) ou bien encore entre évoluabilité et «modularité»,

Note : Miroslav Radman et ses collègues (*cf.* par exemple (Radman *et. al.*, 1999)) ont montré que le système SOS de la bactérie *E. coli* (qui implique une vingtaine de gènes codant pour des protéines) est un «mutateur inductible», c'est à dire un mécanisme génétiquement programmé n'intervenant qu'en cas de stress (aux UV par exemple) ce qui réduit le coût de la mutagenèse adaptative (*i.e.*, la diversité génétique est générée de façon maîtrisée). Cela étant, il n'a jamais été démontré (à ma connaissance) que ce système est le fruit de la sélection naturelle. Il est tout à fait envisageable (et même très probable je pense) que ce mécanisme soit apparu pour des raisons non adaptatives et qu'il ait été exapté par la suite. Ce qui est certain, en revanche, c'est que ce mécanisme est maintenu par l'évolution.

---

<sup>54</sup> C'est aussi à peu près ce que pense un auteur comme Massimo Pigliucci (2007) qui appelle à dépasser la «Synthèse Moderne» (MS) : «Assuming that the MS is, in fact, in need of some nontrivial expansion, as I have argued so far, what sort of shape might such an effort take? Here opinions vary significantly among different authors, with perhaps the most massive effort so far (literally, given the size of the volume)\* being the one put forth by Gould (2002) at the end of his career, although several others have contributed bits and pieces.»\* *La Structure* fait 2033 pages (c'est moi qui souligne).

<sup>55</sup> Evolution des mécanismes évolutifs par la sélection naturelle ou par d'autres moyens.

2. La plasticité phénotypique, qui par ailleurs est vraisemblablement un trait évoluable, est une théorie suggérant que l'environnement, par exemple, peut induire le développement de nouveaux phénotypes (nouvelles morphologies, nouveaux comportements, *etc.*) pouvant faire l'objet d'une sélection (*cf.* (West-Heberhard, 2003) cité par Pigliucci et (West-Heberhard, 2005)). Selon Pigliucci, la «Synthèse étendue» ne peut ignorer la plasticité phénotypique comme la Synthèse a ignoré en son temps tout ce qui concernait l'ontogenèse et le développement<sup>56</sup>,

Note : sur une thématique connexe voir les travaux de Susan Lindquist sur des embryons de drosophiles soumis à des chocs thermiques et le rôle des HSP 90 dans les modifications de la construction des corps des embryons (*cf.* (Sangster *et. al.*, 2008) décrit et cité dans (Ameisen, 2008)).

3. La mise au jour de nombreux phénomènes épigénétiques, qui bouleversent ou à tout le moins questionnent les notions classiques d'hérédité, nécessitent clairement d'être pris en considération par toute nouvelle théorie de l'évolution, (*cf.* par exemple (Rapp & Wendel, 2005) cité par Pigliucci),
4. Le rôle des phénomènes d'auto-organisation, de «SOC» (Self Organized-Criticality, *cf.* (Bak *et al.*, 1987) et (Wiesenfeld *et. al.*, 1989)), ou encore «d'évolution au bord du chaos», *etc.* dans l'émergence et la maintenance de la complexité (*cf.* par exemple (Kaufmann, 1993) cité par Pigliucci)<sup>57</sup> pourraient venir à terme disputer la toute puissance de la sélection naturelle dans l'organisation du vivant, non seulement au niveau de l'organisme, mais plus généralement à toutes les échelles, *i.e.*, du niveau gène (réseaux génétiques) au niveau clades,
5. Certains modèles rendant compte de phénomènes évolutifs tels que la spéciation peuvent être considéré comme des algorithmes recherchant un optimum dans un espace de recherche aussi appelé «paysage adaptatif». Dans ce contexte, on montre que les paysages adaptatifs de grande dimension (c'est à dire proche de la réalité) comportent de nombreux «plateaux» suggérant que les phénomènes «neutres» pourraient être encore plus important qu'on ne le pensait jusqu'ici (*cf.* par exemple (Gavrilets, 2003, 2010)).

Dans le même sens que Pigliucci, Eugene V. Koonin (2009) présente dans un article récemment publié dans NAR de nombreux résultats incompatibles avec la Synthèse. Outre l'évidente obsolescence du concept d'arbre de la vie (mis en échec par la démonstration de l'importance des transferts horizontaux et des endosymbioses ayant profondément marqué le cours de l'évolution), Koonin avance des arguments à teneur fortement «anti-fonctionnalistes» pour justifier la mise en œuvre d'une nouvelle synthèse :

1. La théorie de l'évolution de la «complexité génomique», dûe à Michael Lynch (*cf.* (Lynch, 2007) cité par Koonin et (Lynch & Conery, 2003)), pourrait être le cœur d'une nouvelle théorie de l'évolution. Cette théorie s'inscrit dans le cadre de la génétique des populations. Dans ce contexte, on montre que l'intensité de la «purifying selection»<sup>58</sup> affectant une population est proportionnelle à sa taille, *i.e.*, au nombre de ses individus (plus la taille de la population est élevée, plus la «purifying selection» est grande ; plus la taille de la

---

<sup>56</sup> Gould et son livre de 1977 «Ontogeny and phylogeny» ont contribué à remettre le développement au cœur de l'évolution, quelques années avant l'avènement de l'évo-dévo.

<sup>57</sup> Ce champ de recherche ambitieux peut être vu comme une «réactualisation» des thèses de D'Arcy Thompson (1860-1948) sur la genèse des formes. Gould relate, dans *La Structure*, comment D'Arcy Thompson était parvenu à établir que des contraintes physiques indépendantes de la sélection naturelle étaient à l'œuvre dans l'organisation de certaines structures complexes chez les «petits animaux». L'ontogenèse de ces animaux est ainsi sensible aux forces électromagnétiques qui dominent le monde dans lequel elle prend place. Cela étant, il a échoué à établir ces mêmes résultats en ce qui concerne les «gros animaux» où c'est la gravité qui domine.

<sup>58</sup> Désolé pour ce terme anglais mais les équivalents français ne m'ont jamais semblé adéquate (e.g., «sélection négative», «sélection purifiante»).

population est petite, moins la «purifying selection» est forte). Lynch montre alors que la fixation des caractéristiques accroissant la «complexité génétique» (comme la rétention des duplications de gènes ou de chromosomes, la présence des introns, la richesse en éléments mobiles), qui sont au mieux neutres (voire «légèrement délétères»), prend place au sein de population dont la taille est inférieure à un «seuil de complexité génomique» qu'il parvient à caractériser<sup>59</sup>. Ainsi, pour Lynch, les principales caractéristiques des génomes de certains organismes ne seraient pas la conséquence d'adaptations mais la fixation de traits dont de petites populations ne pourraient se défaire du fait de l'inefficacité de la «purifying selection» s'exerçant sur elles. Cela étant, certains de ces traits auraient été expatés par la suite (on a déjà évoqué à ce sujet le cas des LINE-1 ; voir également, toujours à ce sujet, la passionnante discussion de Koonin à propos de l'épissage alternatif et du «Nonsense-Mediated Decay system»),

2. Récemment, la génomique (transcriptomique, protéomique, *etc.*) et la biologie systémique (interactome protéines/protéines, *etc.*) ont généré un grand nombre de résultats non triviaux. Ainsi, par exemple, il a été démontré qu'il existait une corrélation négative entre le niveau d'expression d'un gène et sa vitesse d'évolution (*i.e.*, plus un gène est fortement exprimé, moins il évolue rapidement). Koonin souligne que cette corrélation est beaucoup plus forte que celle (assez ténue) trouvée entre «gène essentiel» et vitesse d'évolution, ce qui n'était pas vraiment attendu. Ces travaux (et bien d'autres) ont conduit à la genèse d'une théorie tout à fait originale – le «Mistranslation-Induced Misfolding» (*cf.* Drummond & al., 2005) cité par Koonin et (Drummond & Wilke, 2008) – permettant de donner un sens à un ensemble très hétéroclites de résultats et de faire certaines prédictions qui se sont avérées exactes. Cette théorie stipule que les erreurs de traduction (remplacement d'un acide aminé par un autre) génèrent souvent des protéines qui se replient mal et qui de fait s'avèrent toxiques pour la cellule. Pour cette raison, la robustesse du repliement des protéines codées par les gènes les plus transcrits – et non la fonction de ces gènes – serait la cible principale de l'évolution (en contre-sélectionnant par exemple les codons qui induisent le plus d'erreur de traduction)<sup>60</sup>.

Note : si Drummond et Wilke ont raison, les changements synonymes ne sont pas silencieux, ce qui comme ils le soulignent, nécessite de reconsidérer la validité du «dn/ds» et des méthodes qui s'en inspirent (les fondements théoriques du «dn/ds» s'appuie sur les travaux de Kimura (*cf.* par exemple (Kimura, 1977) cité par (Shapiro & Alm, 2009)) qui soutient en particulier que si toutes les «mutations synonymes» ne sont pas nécessairement fonctionnellement neutres, il est hautement probable qu'(en moyenne) elles soient moins la marque de la sélection naturelle que ne le sont les «mutations non synonymes»).

Soulignons qu'un article récent semble également relativiser l'efficacité du «dn/ds» et de ses avatars (indépendamment de la définition rigoureuse des critères d'application de ces méthodes (*cf.* (Nozawa & al., 2009) pour une étude à ce sujet) : Grzegorz Kudla et ses collaborateurs (2006) ont montré que certains gènes de mammifères voient leur niveau d'expression augmenter (resp. baisser) quand on les enrichit en «gc silencieux» (resp. les appauvrit en «gc silencieux») en jouant sur la redondance du code génétique via les codons synonymes. De fait, on est en droit – là encore – de postuler qu'une pression de sélection indépendante de la fonction des gènes est susceptible d'agir en augmentant ou diminuant le nombre de mutations synonymes.

Comme on peut le constater, le programme porté par Gould est bien loin de couvrir les différents axes de recherche pointés par Pigliucci et Koonin. Pour autant, la théorie bâtie par Gould était-elle, 7 ans seulement après sa publication, déjà obsolète ? Je voudrais, pour finir cet essai, suggérer brièvement que c'est loin d'être le cas :

---

<sup>59</sup> Je remercie vivement Guillaume Achaz (ABI, UPMC) de m'avoir «édifié» sur cette délicate problématique.

<sup>60</sup> Pour mémoire, Radman et ses collègues (1999) reportent que le taux d'erreur de la synthèse des acides nucléiques est de  $10^{-10}$ . Il est de  $10^{-5}$  pour la synthèse de l'ARN et de  $10^{-4}$  pour celle des protéines.

- De façon triviale, tous les axes de recherche listés précédemment n'entament en rien les pertinents questionnements et les réponses (partielles) de Gould relatifs à la macroévolution. Tous les concepts forgés ou utilisés par Gould à ce niveau de la hiérarchie (équilibres ponctués, spéciation directionnelle, exaptation, sélection entre espèces, *etc.*) restent pertinents, *i.e.*, ils sont sujets d'études et/ou donnent un sens à certains phénomènes inexpliqués jusque-là. De ce point de vue, la macroévolution défendue par Gould n'est pas dépassée, même si elle reste évidemment à valider et à approfondir<sup>61</sup>,
- Si les axes suggérés conjointement par Pigliucci et Koonin étaient amenés à former l'épine dorsale d'une synthèse étendue, il faudrait faire des phénomènes non-adaptatifs les principaux moteurs de l'évolution. De ce point de vue, la théorie hiérarchique de la sélection est une architecture qui fait déjà harmonieusement cohabiter adaptation et non-adaptation, même si, évidemment *i)* elle est loin d'être aussi parfaitement formalisée que ne le sont «L'Origine de la complexité» de Lynch, les relations entre «robustesse et évolutivité» établies par Wagner ou bien encore les travaux sur la spéciation de Gavrillets, *ii)* elle ne donne pas la fréquence relative des différents phénomènes (sélection, dérives (stochastiques), neutralité (/«contingence»/non adaptation)) qu'elle entrelace de façon complexe dans la hiérarchie<sup>62</sup>. Il n'en demeure pas moins que l'édifice érigé par Gould semble assez solide pour supporter certaines «révolutions» à venir, et surtout, qu'il est un cadre de travail qui appelle d'autres travaux ou auquel d'autres travaux devront se «confronter»<sup>63</sup>. Que demander de plus à une théorie ?

J'espère que les développements précédents auront convaincu le lecteur que les modèles proposés pour rendre compte de l'évolution des architectures modulaires des protéines sont loin d'incorporer l'ensemble des mécanismes évolutifs connus. Sélection et niveau de sélection, dérive («drift») et niveau de dérive, contingence (hasard), émergence de la complexité (auto-organisation, SOC, *etc.*), *etc.* prennent sans aucun doute chacun leur part à cette évolution dont les contours sont encore flous et incertains. Ce qui est certain, en revanche, c'est que tout (*i.e.*, le plus dur) reste à faire.

---

<sup>61</sup> Je me demande en particulier (au moment de «boucler» cette HDR) si parler de «compétition» entre spéciation par «anagenèse» et «cladogenèse» à un sens).

<sup>62</sup> Ce point est sans aucun doute le défi le plus important à relever dans les prochaines années. Sa formalisation pourrait dynamiter les concepts «naïfs» (ce terme fait référence à la «méthode des preuves et réfutations», cf. annexe 2 section 9.4) utilisés jusqu'ici pour les figurer.

<sup>63</sup> A ce titre, la lecture du très intéressant article de Julien Delord dans «Les mondes darwiniens» (2009), qui pointe certaines faiblesses de la Théorie Hiérarchique de la Sélection au regard de la très stimulante et très élégante «UNTBB» (Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography) développée par S.P. Hubbell (2006 par exemple), est édifiante. Cela étant, l'UNTBB est loin de jeter la théorie défendue par Gould aux oubliettes même si elle en souligne certains défauts clairs (la réciproque nous semblant tout aussi vraie d'ailleurs).

## 6 Références

- Alvarez, L.W., W. Alvarez, F. Asaro, and H.V. Mitchel. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science* 208 : 1095-1108.
- Alroy J. 2008. Colloquium paper: dynamics of origination and extinction in the marine fossil record. *Proc Natl Acad Sci U S A* Aug 12;105 : 11536-42.
- Ameisen, J-C. 2008. *Dans la lumière et les ombres, Darwin et le bouleversement du monde*. Fayard/Seuil.
- Apic, G., Gough, J., Teichmann, S.A. 2001. Domain combinations in archaeal, eubacterial and eukaryotic proteomes. *J Mol Biol.* 310:311-25.
- Arnold, A.J., Fristrup, K. 1982. The theory of evolution by natural selection : a hierarchical expansion. *Paleobiology* 8 : 113-129.
- Arthur, W., Farrow, M.. 1999. The pattern of variation in centipede segment number as an example of developmental constraint in evolution. *Jour. Theoret. Biol.* 200 : 183-191.
- Auger, A., Teytaud, O. 2007. Continuous lunches are free! *Proc. Genet. Evol. Comp. Conf. (GECCO)*: 916-922.
- Bak, P., Tang, C., Wiesenfeld, K. 1987. Self-organized criticality : An explanation of 1/F noise. *Phys Rev. Lett.* 71 : 4083 :4086.
- Bak, P., Sneppen, K. 1993. Punctuated equilibrium and criticality in a simple model of evolution. *Phys. Rev. Lett.* 71 : 4083-4086.
- Barabasi, A.L., Albert, R. 1999. Emergence of scaling in random networks. *Science* 286(5439):509-12.
- Bateman, A., Coin, L., Durbin, R., Finn, R.D., Hollich, V., Griffiths-Jones, S., Khanna, A., Marshall, M., Moxon, S., Sonnhammer, E.L., Studholme, D.J., Yeats, C., Eddy, S.R. 2004. The Pfam protein families database. *Nucleic Acids Res.* 32(Database issue): D138-41.
- Benton, M.J. 1995. Diversification and extinction in the history of life. *Science* 268 : 52-58.
- Becquemont, D. 1992. *Darwin, darwinisme, évolutionnisme*. KIME.
- Björklund, S.K., Ekman, D., Light, S., Frey-Skott, J., Elofsson, A. 2005 Domain rearrangements in protein evolution. *J Mol Biol.* 353: 911-23.
- Brézellec, P. 1996. Il était une fois un «vilain petit canard» qui un jour s'aperçut que jamais «il ne raserait gratis»<sup>64</sup>. *Journées Françaises de l'Apprentissage* : 248-262.
- Brézellec, P., Soldano, H. 1994. Improvement of the Exploration of the Search Space of a Top-Down Algorithm: Theoretical and Experimental Results. *Proc. Europ. Conf. On Artificial Intelligence (Wiley and Sons)* : 458-462.
- Brézellec, P., Soldano, H. 1998. Tabata: A Learning Algorithm Performing a Bidirectional Search in a Reduced Search Space Using a Tabu Strategy. *Proc. Europ. Conf. On Artificial Intelligence (Wiley and Sons)* : 420-424.
- Brézellec, P., Hoebeke, M., Hiet, M-S., Pasek, S., Férat, J-L. 2006. DomainSieve: a protein domain-based screen that led to the identification of dam-associated genes with potential link to DNA maintenance. *Bioinformatics* 22(16): 1935-1941

---

<sup>64</sup> J'avais traduit No Free Lunch par «jamais on ne raserait gratis».

- Brézellec, P., Soldano, H. 2009. Annexe 4 de ce manuscrit.
- de Château, M., Bjorck, L. 1994. Protein PAB, a mosaic albumin-binding bacterial protein representing the first contemporary example of module shuffling. *J Biol Chem.* 269(16):12147-12151
- de Château, M., Bjorck, L. 1996. Identification of interdomain sequences promoting the intronless evolution of a bacterial protein family. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 93(16):8490-8495.
- Cook, S.A. 1971. The Complexity of Theorem-Proving Procedures. *Proceedings of the third Annual ACM Symposium on Theory of Computing Machinery* 151-158.
- Cubo, J., Legendre, P., de Ricqlès, A, Montes, L., de Margerie, E., Castanet, J., Desdevises Y. 2008. Phylogenetic, functional, and structural components of variation in bone growth rate of amniotes. *Evol Dev.* 10(2):217-27.
- Darwin, C.R. 1859. L'Origine des espèces (au moyen de la sélection naturelle) ou la préservation des races favorisées dans la lutte pour la vie (texte établi par Daniel Becquemont à partir de la traduction de l'anglais d'Edmond Barbier). GF-Flammarion.
- Delord, J. Ecologie et évolution : vers une articulation multi-hiérarchisée. *Les mondes darwiniens.* Syllepse.
- Didier, G., Brézellec, P., Remy, E., Hénaut, A. 2002. GeneANOVA - gene expression analysis of variance. *Bioinformatics* 18(3) : 490-1.
- Dobzhansky, Th. 1937. *Genetics and the Origin of Species.* N.Y. : Columbia Univ. Press.
- Dobzhansky, Th. 1951. *Genetics and the Origin of Species.* Third edition. N.Y. : Columbia Univ. Press.
- Droste, S., Jansen, T., Wegener, I. 2002. Optimization with randomized search heuristics – The (A)NLF theorem, realistic scenarios, and difficult functions. *Journal of Mathematical Modelling and Algorithms* 3(4) : 313-322.
- Drummond, D.A., Bloom, J.D., Adami, C., Wilke, C.O., Arnold, F.H. 2005. Why highly expressed proteins evolve slowly. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102(40) :14338-14343.
- Drummond, D.A., Wilke, C.O. 2008. Mistranslation-induced protein misfolding as a dominant constraint on coding-sequence evolution. *Cell* 134(2) : 341-352.
- Eddy, SR. 1998. Profile hidden Markov models. *Bioinformatics* 14: 755-763.
- Fischer, R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection.* Oxford UK : Oxford Univ. Press.
- Fisher, R.A. 1958. *The Genetical Theory of Natural Selection.* Second Edition. N.Y. :Dover.
- Fitch, W.M. 2000. Homology a personal view on some of the problems. *Trends Genet.* 16(5):227-231.
- Futuyama, D.J. 1979. *Evolutionary Biology.* Sunderland MA : Sinauer.
- Gavrilets S. 2003. Perspective: models of speciation: what have we learned in 40 years? *Evolution* 57(10) : 2197-215.
- Gavrilets, S. 2010. High-dimensional fitness landscapes and the origins of biodiversity<sup>65</sup>. In M. Pigliucci and G. Muller (eds), *Toward an Extended Evolutionary Synthesis.* Cambridge, MA: MIT Press.
- Gehring, W.J. 1996. *The Master Control Genes in Development and Evolution.* New Haven CT : Yale Univ. Press.

---

<sup>65</sup> Le pdf correspondant a pour titre : «High-dimensional fitness landscapes and Speciation».

- Gibbs, M.D., Elinder, A.U., Reeves, R.A., Bergquist, P.L. 1996. Sequencing, cloning and expression of a beta-1,4-mannanase gene, *manA*, from the extremely thermophilic anaerobic bacterium, *Caldicellulosiruptor Rt8B.4*. *FEMS Microbiol Lett.* 141(1):37-43.
- Gillespie, J.H. 1984. Molecular evolution over the mutational landscape. *Evolution* 38 : 116-1129.
- Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge MA : Harvard Univ. Press.
- Gould, S.J. 1982a. The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating hierarchical approach to macroevolution. In R. Milkman, ed., *Perspectives on evolution*. Sunderland M.A. : Sinauer Associates, pp. 83-104.
- Gould, S.J. 1982b. *Le pouce du panda*. Grasset.
- Gould, S.J., Gilinski, N.L., German, R.Z. 1987. Asymmetry of Lineages and the Direction of Evolutionary Time. *Science* 236 : 1437-1441.
- Gould, S.J. 1988. *Le sourire du flamant rose (Réflexions sur l'histoire naturelle)*. Seuil.
- Gould, S.J. 1991. *La vie est belle (les surprises de l'évolution)*. Seuil.
- Gould, S.J. 1997. The exaptive excellence of spandrels as a term and prototype. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 94(20) :10750-1075.
- Gould, S.J. 2002, 2006. *La structure de la théorie de l'évolution* (Traduction de Marcel Blanc du livre «The Structure of evolutionary theory» publié en 2002). Gallimard.
- Grantham, T.A. 1995. Hierarchical approaches to macroevolution : Recent work on species selection and the «effect hypothesis.» *Am. Rev. Ecol. Syst.* 26 : 301-321.
- Grantham, T.A. 2007. Is macroevolution more than successive rounds of microevolution ? *Paleontology* 50 : 75-85.
- Griffis, K., Chapman, D.J. 1988. Survival of phytoplankton under prolonged darkness. Implications for the Cretaceous-Tertiary boundary darkness hypothesis. *Palaeogeog. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 67 : 305-314.
- Gu, Z., Steinmetz, L.M., Gu, X., Scharfe, C., Davis, R.W., Li, W.H. 2003. Role of duplicate genes in genetic robustness against null mutations. *Nature* 421: 63-66.
- Gu, X. 2003. Evolution of duplicate genes versus genetic robustness against null mutations. *Trends Genet.* 19: 354-356.
- Haldane, J.B.S. 1932. *The Causes of Evolution*. London : Longmans Green.
- Hao, J.K., Galinier, P., Habib, M. 1999. Métaheuristiques pour l'optimisation combinatoire et l'affectation sous contraintes. *Revue d'Intelligence Artificielle* 13 : 283-324.
- Hao, W., Golding, G.B. 2006. The fate of laterally transferred genes: life in the fast lane to adaptation or death. *Genome Res.* 16(5):636-43.
- Hubbell, S.P. 2006. Neutral Theory and the Evolution of Ecological Equivalence. *Ecology* 87(6) : 1387-1398.
- Huxley, J.S. 1942. *Evolution, the modern synthesis*. London : Allen and Unwin.
- Jablonski, D., Bottjer, D.J. 1983. Soft-substratum epifaunal suspensions-feeding assemblages in the late Cretaceous : implications for the evolution of benthic communities. In M.J. Tevesz and P.L. McCall, eds., *Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities*. N.Y.: Plenum, pp. 747-812.
- Jablonski, D. 1986. Background and mass extinction : the alternation of macroevolutionary regimes. *Science* 231 : 129-133.
- Jablonski, D. 1987. Heritability at the species level : analysis of geographic ranges of Cretaceous

mollusks. *Science* 238 : 129-133.

Jones, D.S., Gould, S.J. 1999. Direct measurement of age in fossil *Gryphaea* : the solution to a classic problem of heterochrony. *Paleobiology* 25 : 158-187.

Katija, K., Dabiri, J.O. 2009. A viscosity-enhanced mechanism for biogenic ocean mixing. *Nature* 460(7255):624-626.

Kauffman, S.A. 1993. *The Origins of Order : Self-Organization and Selection in Evolution*. Oxford : Oxford Univ. Press.

Kazazian, H.H., Jr. 2000. L1 retrotransposons shapes the mammalian genome. *Science* 289 : 1152-1153.

Kennedy, T.A., Naeem, S., Howe, K.M., Knops, J.M., Tilman, D., Reich, P. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417(6889): 636-638.

Kimura, M. 1977. Preponderance of synonymous changes as evidence for the neutral theory of molecular evolution. *Nature* 267 : 275-276.

Kimura, M. 1991. The neutral theory of molecular evolution : A review of recent evidence. *Japanese Journal of Genetics* 66 :367-386.

Kitchell, J.A., Clark, D.L., Gombos, M. Jr. 1986. Biological selectivity of extinction : a link between background and mass extinction. *Palaios* 1 : 504-511.

Kitchell, J.A., MacLeod, N. 1988. Macroevolutionary Interpretations of Symmetry and Synchronicity in Fossil Record. *Science* 240 : 1190-1192.

Koonin, E.V., Wolf, Y.I., Karev, G.P. 2002. The structure of the protein universe and genome evolution. *Nature* vol. 420.

Koonin, E.V. 2005. Orthologs, paralogs, and evolutionary genomics. *Annu Rev Genet.* 39:309-338.

Koonin, E.V. 2009. Darwinian evolution in the light of genomics. *Nucleic Acids Res* 37 :1011-34.

Kudla, G., Lipinski, L., Caffin, F., Helwak, A., Zylicz, M. 2006. High guanine and cytosine content increases mRNA levels in mammalian cells. *PLoS Biol* 4(6):e180.

Kuhn, T. 1970. *The structure of scientific revolutions*. Univ. of Chicago Press, Chicago .

Lakatos I. 1984. *Preuves et réfutations. Essai sur la Logique de la découverte mathématique*. (Traduction de l'édition anglaise de 1976, et annotations, de N. Balacheff et J.M. Laborde). Hermann, Paris.

Lamarck, J.-B. 1809. *Philosophie zoologique, ou exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux*, 2 vol. Paris : Dentu.

Le Bouder-Langevin, S., Capron-Montaland, I., De Rosa, R., Labedan, B. 2002. A strategy to retrieve the whole set of protein modules in microbial proteomes. *Genome Res.* 12(12):1961-1973.

Lecointre, G., Le Guyader, H. 2001. Classification phylogénétique du vivant. Belin.

Lewontin, R.C. 1970. The units of selection. *Ann. Rev. Ecol. Systematics* 1 : 1-18.

Lindqvist, Y., Schneider, G. 1997. Circular permutations of natural protein sequences: structural evidence. *Curr Opin Struct Biol.* 7(3):422-427.

Lloyd, E.A., Gould, S.J. 1993. Species selection on variability. *Proc. Natl. Acad. USA* 90: 595-599.

Lynch, M., Conery, J.S. 2003. The Origins of Genome Complexity. *Science* 302 : 1401-1404.

Lynch, M. 2007. *The Origins of Genome Architecture*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. N.Y. : Columbia Univ. Press.

- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Cambridge MA : Harvard Univ. Press.
- Mercier, R., Petit, M.-A., Schbath, S., Robin, S., El Karoui, M., Boccard, F. and Espéli, O. 2008. The MatP/matS site-specific system organizes the terminus region of the E. coli chromosome into a macrodomain. *Cell* 135 (3) 475-85.
- Mohseni-Zadeh, S., Louis, A., Brézellec, P., Risler, J-L. 2004a. PHYTOPROT: a database of clusters of plant proteins. *Nucleic Acids Res.* 32(Database issue) : D351-3.
- Mohseni-Zadeh, S., Brézellec, P., Risler, J-L. 2004b. Cluster-C, an algorithm for the large-scale clustering of protein sequences based on the extraction of maximal cliques. *Comput Biol Chem.* 28(3) : 211-8.
- Newman, M.E.J. 1997. A model of mass extinction. *J Theor Biol.* 7;189(3) : 235-52.
- Newman, M.E.J., Palmer, R.G. 1999. Models of Extinction: A Review. [http://arxiv.org/PS\\_cache/adap-org/pdf/9908/9908002v1.pdf](http://arxiv.org/PS_cache/adap-org/pdf/9908/9908002v1.pdf).
- Nozawa, M., Suzuki, Y., Nei, M. 2009. Reliabilities of identifying positive selection by the branch-site and site-prediction methods. *Proc Nat Acad Sci* 106(16):6700-6705.
- Ohno, S. 1970. *Evolution by Gene Duplication*. N.Y. : Springer Verlag.
- Orr, H.A. 2005. The genetic theory of adaptation: a brief history. *Nat. Rev. Genet.* 6(2):119-27.
- O'Sullivan, D., Twomey, D.P., Coffey, A., Hill, C., Fitzgerald, G.F., Ross, RP. 2000. Novel type I restriction specificities through domain shuffling of HsdS subunits in *Lactococcus lactis*. *Mol Microbiol.* 36(4):866-875.
- Papp, B., Pal, C., Hurst, L.D. 2004. Metabolic network analysis of the causes and evolution of enzyme dispensability in yeast. *Nature* 429:661-664.
- Pasek, S., Bergeron, A., Risler, J-L., Louis, A., Ollivier, E., Raffinot, M. 2005. Identification of genomic features using microsynteny of domains: domain teams. *Genome Res.* 15(6):867-874.
- Pasek, S., Risler, J-L., Brézellec, P. 2006a. Gene fusion/fission is a major contributor to evolution of multi-domain bacterial proteins. *Bioinformatics* 22(12): 1418-1423
- Pasek S, Risler J-L., Brézellec P. 2006b. The role of domain redundancy in genetic robustness against null mutations. *J Mol Biol.* 15;362(2):184-91.
- Pasek, S., Ferat, J-L., Hoebeke, M., Brézellec, P. 2007. Certains gènes (ou parties de gènes) transférés horizontalement participent rapidement à l'évolution modulaire des protéines d'un hôte. *Journées Ouvertes de Biologie Informatique Mathématique (JOBIM)*.
- Pigliucci M. 2007. Do we need an extended evolutionary synthesis? *Evolution* 61(12) : 2743-9.
- Podos, J. 2001. Correlated evolution of morphology and vocal structure in Darwin's finches. *Nature* 409 : 185-188.
- Qian, J., Luscombe, N.M., Gerstein, M. 2001. Protein family and fold occurrence in genomes: power-law behaviour and evolutionary model. *J Mol Biol.* 313(4):673-81.
- Radman, M., Matic, I., Taddei, F. 1999. Evolution of evolvability. *Ann NY Acad Sci.* 18;870 : 146-155.
- Rao, R.B., Gordon, D.F., Spears, W.M. 1995. For Every Generalization Action, Is There Really an Equal and Opposite Reaction? *Proc. Int. Conf. Machine Learning* : 471-479.
- Rapp, R.A., Wendel, J.F. 2005. Epigenetics and plant evolution. *New Phytol* 68(1) : 81-91.
- Raup, D.M. 1985. Mathematical models of cladogenesis. *Paleobiology* 11 : 42-52.
- Raup, D.M. 1991. A kill curve for Phanerozoic marine species. *Paleobiology* 11 : 42-52.

- Raup, D.M. 1992. Large-body impact and extinction in Phanerozoic. *Paleobiology* 18 : 80-88.
- Raup, D.M. 1996. Extinction models. In D. Jablonski, D.H. Erwin and J.H. Lipps, eds., *Evolutionary Paleobiology*. Chicago IL : Univ. Of Chicago Press, pp. 419-433.
- Riley, M., Labedan, B. 1997. Protein evolution viewed through Escherichia coli protein sequences: introducing the notion of a structural segment of homology, the module. *J Mol Biol.* 268(5):857-68.
- Ripoll\*, F., Pasek\*<sup>66</sup>, S., Schenowitz, C., Dossat, C., Barbe, V., Rottman, M., Macheras, E., Heym, B., Herrmann, J.L., Daffé, M., Brosch, R., Risler, J.L., Gaillard, J.L. 2009. Non mycobacterial virulence genes in the genome of the emerging pathogen Mycobacterium abscessus. *PLoS One* 19;4(6).
- Rosenzweig, M.L. 1995. Species diversity in Space and Time. *Cambridge Press* (Cambridge).
- Salvini-Plawen, L.V., Mayr, E. 1977. On the evolution of photoreceptors and eyes. In : M.K. Hecht, W.C. Steere, and B. Wallace, eds., *Evolutionary Biology*. Vol. 10. N.Y. : Plenum, pp. 207-263.
- Sangster, T.A., Salathia, N., Undurraga, S., Milo, R., Schellenberg, K., Lindquist, S., Queitsch, C. 2008. HSP90 affects the expression of genetic variation and developmental stability in quantitative traits. *PNAS* 105 : 2963-2968.
- Schaffer, C. 1994. A Conservation Law for Generalization Performance. *Proc Int. Conf. Machine Learning* : 259-265.
- Schlimmer, J.C., Granger R.H. 1986. Incremental Learning from Noisy Data. *Machine Learning* 1(3): 317-354.
- Schweber, S.S. 1977. The origin of the Origin revisited. *Jour History Biol.* 10 :229-316.
- Schweber, S.S. 1980. Darwin and the political economists : divergence of character. *Jour. Hist. Biol.* 13 : 195-289.
- Seilacher, A. 1970. Arbeitskonzept zur Konstruktionsmorphologie. *Lethaia* 3 :393-396.
- Sepkoski, J.J. 1982. A compendium of fossil marine families. *Milwaukee Publ. Mus. Contrib. Biol. Geol.* 51 : 1-25.
- Sepkoski, J.J. 1997. Biodiversity : past, present and future. *Jour. Paleontol.* 71 : 533-539.
- Shapiro, B.J., Alm, E. 2009. The slow:fast substitution ratio reveals changing patterns of natural selection in gamma-proteobacterial genomes. *ISME J.* May 21 (advance online publication).
- Sheehan, P.M., Hansen, T.A. 1986. Detritus feeding as a buffer to extinction at the end of Cretaceous. *Geology* 14 : 868-870.
- Simpson, G.G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. N.Y. : Columbia Univ. Press.
- Sneppen, K., Bak, P., Flyvbjerg, H., Jensen, M.H. 1995. Evolution as a self-organized critical phenomenon. *Proc Natl Acad Sci U S A* 92(11) : 5209–5213.
- Sneppen, K., Newman, M. E. J. 1997. Coherent noise, scale invariance and intermittency in large systems. *Physica D: Nonlinear Phenomena* 110 : 209-222.
- Stanley, S.M. 1975. A theory of evolution above the species level. *Proc. Natl. Acad. Sci USA* 72 : 646-650.
- Stanley, S.M. 1979. *Macroevolution : Pattern and Process*. San Francisco CA : W.H. Freeman.
- Stanley, S.M. 1985. Rates of evolution. *Paleobiology* 11 : 13-26.

---

<sup>66</sup> Fabienne et Sophie sont co-premiers auteurs (Fabienne pour la partie humide et Sophie pour la partie «sèche»).

- Strathmann, R.R. 1978. The evolution and loss of feeding larval stages of marine invertebrates. *Evolution* 32 : 293-294.
- Strathmann, R.R. 1988. Larvae, phylogeny, and von Baer's law. In C.R.C. Paul and A.B. Smith, eds., *Echinoderm Phylogeny and Evolutionary Biology*. Oxford UK : Clarendon Press, pp. 51-68.
- Stumpf, M.P., Wiuf, C., May, R.M. 2005. Subnets of scale-free networks are not scale-free: sampling properties of networks. *Proc Natl Acad Sci U S A* 22;102(12): 4221-4.
- Thompson, d'Arcy W. 1942. *On Growth and Form*. 2<sup>nd</sup> Edition. Cambridge UK : Cambridge Univ. Press.
- Tomarev, S.I., Callaerts, P., Kos, L., Zinovieva, R., Halder, G., Gehring, W., Piatigorski, J. 1997. Squid Pax-6 and eye development. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94 : 2421-2426.
- Uliel, S., Fliess, A., Amir, A., Unger, R. 1999. A simple algorithm for detecting circular permutations in proteins. *Bioinformatics* 15(11):930-6.
- Uliel, S., Fliess, A., Unger, R. 2001. Naturally occurring circular permutations in proteins. *Protein Eng.* 14(8):533-542.
- Valiant, L.G. 1984. A theory of learnable. *Communication of the ACM* 27 : 1134-1142.
- Vandewalle, N., Ausloos, M. 1995. The robustness of self-organized criticality against extinctions in a tree-like model of evolution. *Europhys. Lett.* 37 : 1-6.
- Vapnik, V.N. 1999. An overview of statistical learning theory. *IEEE Trans Neural Netw.* : 10(5):988-99.
- Ventos, V., Brézellec, P. 1997. Least Common Subsumption as a connective. *Description Logics*.
- Ventos, V., Brézellec, P., Soldano, H., Bouthinon, D. 1998. Learning Concepts in C-CLASSIC. *Description Logics*.
- Vogel, C., Berzuini, C., Bashton, M., Gough, J., Teichmann, S.A. 2004. Supra-domains: evolutionary units larger than single protein domains. *J Mol Biol.* 336(3):809-23.
- Vogel, C., Teichmann, S.A., Pereira-Leal, J. 2005. The relationship between domain duplication and recombination. *J Mol Biol.* 346(1):355-365.
- Vrba, E.S., Gould, S.J. 1986. The hierarchical expansion of sorting and selection : Sorting and selection cannot be equated. *Paleobiology* 12 : 217-228.
- Wagner, P.J. 1996. Contrasting the underlying pattern of active trends in morphologic evolution. *Evolution* 50 : 990-1007.
- Wagner, A. 2000. Robustness against mutations in genetic networks of yeast. *Nat Genet.* 24:355-361.
- Wagner A. 2007. Robustness and evolvability : a paradox resolved. *Proc Biol Sci.* 275(1630): 91-100.
- Watanabé, S. 1985. *Pattern recognition : Human and Mechanical*. J. Wiley & Sons Ed.
- Weiner, J. 3rd, Thomas, G., Bornberg-Bauer, E. 2005. Rapid motif-based prediction of circular permutations in multi-domain proteins. *Bioinformatics* 21(7):932-937.
- Weiner J 3rd, Bornberg-Bauer E. 2006a. Evolution of circular permutations in multidomain proteins. *Mol Biol Evol.* 23(4):734-743.
- Weiner, J. 3rd, Beaussart, F., Bornberg-Bauer, E. 2006b. Domain deletions and substitutions in the modular protein evolution. *FEBS J.* 273(9):2037-2047.
- West-Heberhard, M.J. 2003. Developmental plasticity and evolution. *Oxford Univ. Press*, Oxford, England.

- West-Heberhard, M.J. 2005. Phenotypic accommodation: adaptive innovation due to developmental plasticity. *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 15;304(6) : 610-618.
- Widmer G., Kubat M. 1996. Learning in the Presence of Concept Drift and Hidden Contexts. *Machine Learning* 23(1) : 69-101.
- Wilke C., Martinetz, T. 1997. Simple model of evolution with variable system size. *Phys. Rev. E* 56: 7128 -7131.
- Wilke, C., Altmeyer, S., Martinetz, T. 1998. Afterschocks in Coherent-Noise Models. *Physica D* 120 : 401-417.
- Wolfe, J.A. 1990. Long-term biotic effects of major climatic perturbations. *Fourth Int. Cong. Syst. Evol. Biol.* Abstract volume.
- Wolpert, D.H. 1992. On the connection between in-sample testing and generalization error. *Complex Systems* 6 : 47-94.
- Wolpert, D.H. 1993. *On overfitting avoidance as bias*. Technical Report, Santa Fe Institute, Santa Fe NM.
- Wolpert, D.H. 1994. *Off-Training Set Error and A Priori Distinction Between Learning Algorithms*. Technical report, Santa Fe Institute, Santa Fe NM.
- Wolpert, D.H. 1996a. The lack of a priori distinctions between learning algorithms. *Neural Computation* 8(7) : 1341-1390.
- Wolpert, D.H. 1996b. The existence of a priori distinctions between learning algorithms. *Neural Computation* 8(7) : 1391-1420.
- Wolpert, D.H., Macready, W.G. 1997. No free lunch theorems for optimization. *IEEE Trans. Evolutionary Computation* 1(1): 67-82.
- Wiesenfeld, K. Tang, C., Bak, P. 1989. A Physicist's Sandbox. *Journal of Statistical Physics* 54 (5/6) : 1441-1458.
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian Populations. *Genetics* 16 : 87-159.
- Wright, S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. *Proc. 6<sup>th</sup> Int. Cong. Genetics* 1 : 356-366.
- Wuchty, S. 2001. Scale-free behavior in protein domain networks. *Mol Biol Evol.* 18(9):1694-702.
- Yanai, I., Derti, A., DeLisi, C. 2001. Genes linked by fusion events are generally of the same functional category: a systematic analysis of 30 microbial genomes. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 98(14):7940-7945.

## 7 Remerciements

Je tiens, en premier lieu, à remercier vivement l'ensemble des directeurs de laboratoire qui m'ont accueilli (Daniel Kayser (Laboratoire d'Informatique de Paris Nord), Antoine Danchin (Institut Pasteur), Jean-Loup Risler et Alain Hénaut (Génome et Informatique), Bernard Prum (Statistique et Génome)). Ils ont tous eu une influence positive sur mon travail de recherche en m'ouvrant par exemple à des thématiques que sans eux je n'aurais pas eu la curiosité d'aller découvrir (resp. les logiques non standards et le traitement automatique du langage naturel, la localisation/signalisation des protéines, la transcriptomique et la génomique, les réseaux génétiques).

Je tiens, en second lieu, à remercier énormément et sincèrement chacun des membres de mon jury : Armand de Ricqlès, Eduardo Rocha, Marie-France Sagot, Christophe Ambroise, Eric Coissac, Jean Gayon, Marc Nadal et Bernard Prum. Sans eux, sans leur confiance, jamais ce manuscrit n'aurait « existé » (il serait resté stocké, sans visibilité, sans légitimité et dans sa forme initiale (très imparfaite<sup>67</sup>), sur le disque dur d'une machine). Je leur en sais infiniment gré.

Je tiens finalement à remercier du fond du cœur, les quatre personnes qui ont le plus contribué à mon épanouissement scientifique :

- Mon directeur de thèse, Henry Soldano, que je n'ai plus « lâché » depuis 1989 et qui a collaboré à la réalisation d'une partie de ce manuscrit. Il sait toute l'admiration que j'ai pour lui (c'est un modèle à jamais inatteignable). Intuitif, intelligent, habile pour conjecturer, rusé et malin face à la conjecture, cultivé, c'est un redoutable scientifique,
- Jean-Luc F2rat avec qui j'ai entamé une collaboration en 2005. Je prends depuis un plaisir infini à discuter avec lui microévolution. Son charisme intellectuel me sidère à chaque fois que nous avons l'occasion de nous voir,
- Mes deux thésardes, Véronique Ventos (aujourd'hui Maître de Conférences à Orsay) et Sophie Pasek (aujourd'hui Maître de Conférences à P6). Dans les deux cas, j'ai pris leur thèse en cours de route (au bout d'un an si mes souvenirs sont bons et dans des conditions très différentes). Je les remercie de m'avoir ouvert les portes des « Logiques de Description » (pour Véro<sup>68</sup>) et de la « Bioinfo versant bio » (pour Sophie<sup>69</sup>). J'ai beaucoup appris grâce à elles. Je ne garde que de bons souvenirs et une collaboration toujours en cours pour ce qui concerne Sophie<sup>70</sup>,

Je tiens finalement à rendre hommage à Stephen Jay Gould. C'est en lisant « Le Pouce du Panda » en 1982 que j'ai découvert Gould par hasard. J'avais 18 ans, et je n'ai cessé dès lors de me régaler

---

<sup>67</sup> Ce qui ne signifie nullement que la version présente est parfaite, loin s'en faut !

<sup>68</sup> Véronique VENTOS, « C-Classic<sub>de</sub> Une logique de descriptions pour la définition et l'apprentissage de concepts avec défauts et exceptions », 1997.

<sup>69</sup> Sophie Pasek, « Le domaine protéique, une unité d'homologie pertinente en génomique comparative », 2007.

<sup>70</sup> Je profite de cette nième note de bas de page pour m'excuser auprès de Jean-Loup d'avoir partagé avec lui sa thésarde. Le travail remarquable qu'ils ont réalisé (en collaboration avec Jean-Louis Gaillard) sur les mycobactéries (Ripoll, Pasek, *et al.*, 2009) est la preuve qu'on peut toujours demander plus à une bonne thésarde.

de ses chroniques pour *Natural History*. La Structure restera pour moi comme une suite de moments de pur bonheur mêlant érudition (on apprend par exemple que Goethe était également un biologiste de grand talent et que Nietzsche travailla sur la notion de «changement de fonction»<sup>71</sup>) et argumentations scientifiques. A ce titre, je conseille vivement la lecture des pages 319 à 354 qui est un des plus beaux morceaux (dont La Structure ne manque pas). Il donnera peut-être envie au lecteur pressé de se consacrer plus longuement à cette œuvre majeure.

Note : il est certain que la fréquentation de Gould a quelque peu agi sur moi. J'avoue que je ne peux résister (travers Gouldien classique : proposer une incidente «irrésistible» à un endroit fort peu propice à son insertion) à raconter l'anecdote suivante dont la filiation évidente avec les chroniques de Gould pour *Natural History* n'échappera pas aux lecteurs des dites chroniques :

Un an après son voyage autour du monde à bord du *Beagle*, Darwin publiera un article intitulé «Sur la formation de l'humus». Il montre, comme l'avait suggéré son oncle Josiah Wedgwood, que la production d'humus dans les champs en jachère est le fruit de la digestion des vers de terre (*cf.* Ameisen, 2008), *i.e.*, les vers mélangent la terre (c'est également ce que fait l'agriculteur lorsqu'il laboure). Darwin consacrera son dernier livre à ce sujet («The formation of Vegetable Mould, through the Action of Worms, with observations on their Habits», 1881). Par ce biais, comme le souligne fort justement Gould dans «La Structure», il martèle une dernière fois une de ses obsessions majeures : l'importance du gradualisme et de l'uniformitarisme (la formation de l'humus est la sommation des infimes rejets d'un grand nombre de vers de terre sur une très longue durée de temps).

Il y a quelques jours, en lisant «Pour la Science» (Septembre 2009, n°383) et alors que je prenais en considération les dernières modifications demandées par d'amicaux relecteurs, je suis tombé – dans la rubrique «Actualités» – sur le résumé d'un article de «Nature» de Katija et Dabiri (2009) suggérant que les organismes marins seraient pour une part non négligeable responsables du mélange des eaux des océans (jusqu'à lors on pensait que ce rôle était principalement le fait des courants, des marées et des vagues par exemple). Ces deux auteurs ont montré qu'un mécanisme<sup>72</sup> caractérisé dans les années (19)50 par le petit-fils de Charles Darwin, Charles Galton Darwin, pourrait contribuer de façon significative au mélange des océans.

En soi, cette anecdote me paraît assez savoureuse. Elle l'est d'autant plus qu'il apparaît (ironie de l'histoire) que C.G. Darwin n'a probablement jamais songé à invoquer son mécanisme<sup>73</sup> – comme l'avait fait Charles avant lui avec les vers pour la terre – comme contributeur au mélange des eaux océaniques.

---

<sup>71</sup> Plus précisément sur «la différence entre l'apparition dans l'histoire d'une coutume ou d'une façon d'agir et l'usage qui en est fait à présent».

<sup>72</sup> Le volume de liquide entraîné par un corps dépend de la forme de ce corps et de la viscosité du liquide.

<sup>73</sup> Je n'ai, en tout cas, trouvé aucun élément allant en ce sens (je sais bien que l'absence de preuves n'est pas une preuve d'absence...). Ian Eames, qui a travaillé techniquement sur le «mécanisme de C.G. Darwin» et à qui j'ai envoyé un mail, m'a fait cette réponse : «The area that Darwin 1953 covers is one that was also considered by other well known researchers such as Stokes, Maxwell and Havelock. It can be argued that while some of their work was focussed on the trajectories of fluid elements, Darwin 1953 covered the integral of the displacement. CG Darwin's work appears mainly in the area of tides and number theory. I dont know why he considered it but other researchers in Cambridge at the time saw a substantial benefit to it and its application to other areas of fluid mechanics, such as Lighthill (1956) Drift. vol 1. J. Fluid Mechanics. (Lighthill gave up his Chair in Cambridge because of the overtly sexist attitude to fellows wives - they had to eat separately). His chair, as you may know, was then taken up by Hawking. I think CG Darwin was based in the engineering department at the time - the feedback that I got was that he was rather an unpleasant person - from a guy who was around at the time and made a great deal of clever use of the drift formulation. ».

## 8 Annexe 1 : Une brève histoire de la Synthèse (cf. La Structure)

Fisher, Haldane et Wright sont, dans les années (19)30, les principaux acteurs de la première phase de la synthèse<sup>74</sup> qui se traduit par la genèse de la «génétique théorique des populations». La Synthèse, dont le nom est issu d'un ouvrage de Huxley («Evolution, the modern synthesis», cf. (Huxley, 1942) cité par Gould), est la seconde phase d'une synthèse qui a consisté, dans les années (19)40, à relier (et non à assujettir, c'est important de le souligner) «les sous-disciplines traditionnelles de la biologie au noyau théorique forgé durant la première phase» (cf. La Structure).

Les principaux artisans de la Synthèse sont Dobzhansky pour la génétique (cf. (Dobzhansky, 1937) cité par Gould), Mayr pour la systématique (cf. (Mayr, 1942) cité par Gould) et Simpson pour la paléontologie (cf. (Simpson, 1944) cité par Gould). La Synthèse s'interroge principalement *i*) sur la façon dont naissent les nouvelles espèces, et *ii*) sur le caractère discontinu de la diversité taxonomique (Darwin, malgré le titre de son ouvrage «The Origin of species», a essentiellement traité de l'adaptation (changement continu dans les populations), et non de ces deux points fondamentaux).

Après avoir initialement montré la «compatibilité de tous les changements évolutifs connus avec les mécanismes mis en évidence par la génétique moderne» et laissé une place aux phénomènes non adaptatifs, Gould montre dans une pénétrante analyse que la Synthèse finira par se durcir dans les années (19)60 en faisant de l'adaptation le seul ressort de la diversité taxonomique. A ce sujet, il prend un malicieux plaisir à souligner que le modèle de spéciation «péripatrique» d'Ernst Mayr (*i.e.*, les petites populations isolées vivant à la périphérie d'une espèce souche sont le creuset des futures espèces) fait largement appel aux «dérives» (génétique et des fondateurs) qui sont des phénomènes non adaptatifs, ce qui est paradoxal pour un chercheur qui finira par voir partout la main de l'adaptation.

---

<sup>74</sup> Entre «Mendel et Darwin».

## 9 Annexe 2 : La théorie hiérarchique de la sélection selon Stephen Jay Gould

Dans «La Structure de la théorie de l'évolution», Stephen Jay Gould décrit une théorie de l'évolution, appelée «théorie hiérarchique de la sélection», qui élargit la vision classique de l'évolution telle qu'elle est ou a été véhiculée par la Synthèse. Les révisions et les élargissements proposés par Gould sont basés sur des faits qui *i*) réfutent cette Synthèse ou qui *ii*) ne sont pas (ou mal) pris en considération par elle. A titre indicatif, Gould conteste vigoureusement trois des principaux fondements de la Synthèse (on reviendra et on détaillera largement chacun de ces points) :

1. *L'organisme est le principal agent de la sélection.* Les «darwinistes orthodoxes» considèrent l'organisme comme la principale unité de sélection (voire la seule). Gould fournit des éléments suggérant que les «tendances évolutives» au sein des clades (*i.e.*, la prolifération, au sein d'un clade, de certains taxa par rapport à d'autres) ne sont généralement pas explicables par la sélection naturelle. Pour Gould ces tendances sont le résultat d'une sélection entre espèces qu'il considère comme des unités de sélection irréductibles aux organismes qui les composent,
2. *La sélection naturelle est la principale force créative.* Les darwinistes orthodoxes sont essentiellement fonctionnalistes, *i.e.*, pour ces derniers, la sélection exercée par l'extérieur (l'environnement) est considérée comme le principal facteur créatif. Gould oppose à cette stricte vision fonctionnaliste le rôle et l'importance de l'histoire et du structuralisme dans l'évolution. Ainsi, il montre (en s'appuyant sur ses travaux sur les hétérochronies ainsi que sur de nombreux travaux sur les gènes *hox*) que des contraintes internes au plan de développement des organismes donnent parfois son cours à l'évolution (*i.e.*, orientent et guident l'évolution)<sup>75</sup>,
3. *La macroévolution (i.e., l'évolution au niveau des espèces et des clades) est une extrapolation de la microévolution (i.e., l'évolution au niveau des organismes).* Pour les darwinistes orthodoxes, l'évolution dans son ensemble (l'histoire de la vie) s'explique par la simple sommation dans le temps long (le temps géologique de la paléontologie) des changements microévolutifs mis en œuvre par la sélection naturelle dans le temps court (le temps des générations de la néontologie). Gould oppose au pur extrapolationnisme darwinien deux cas cruciaux dans lequel il est mis en défaut : *i*) l'extrapolationnisme est totalement réfuté par l'existence (aujourd'hui largement attestée) des extinctions en masse, *ii*) l'extrapolationnisme ne fournit pas d'explications convaincantes (selon Gould et d'autres) à l'existence de certaines tendances évolutives au sein des clades.

Pour prendre en considération ces faits, Gould a bâti une théorie qui organise le vivant selon une hiérarchie comprenant six niveaux de sélection (au lieu d'un seul comme dans la théorie de l'évolution) : le gène, la cellule, l'organisme (le niveau darwinien), le dème, l'espèce et le clade. Chaque niveau est peuplé «d'individus évolutionnistes» (ou «unités de sélection») se répliquant (*i.e.*, capable de donner une descendance sous la forme par exemple d'une copie plus ou moins fidèle) et interagissant avec leur environnement (le génome, par exemple, pour les individus gènes). Cette structure permet à Gould de faire coexister de façon tout à fait élégante phénomènes adaptatifs et non adaptatifs. Ainsi, par exemple, la multiplication de certains éléments génétiques (comme les transposons) au sein des génomes est considéré *i*) comme le résultat d'une sélection (comme une adaptation) au niveau gène (les éléments génétiques les mieux adaptés à leur

---

<sup>75</sup> Le triangle des «aptations» de Gould (*cf.* La Structure page 1474) – repris d'un modèle dû à Seilacher (1970) (cité par Gould) – rend compte des différentes influences responsables de la morphologie des organismes : l'histoire/phylogénie (homologie), la structure («contraintes» de développement), l'adaptation. Pour un travail s'attachant à évaluer chacune des composantes à l'œuvre sur un cas concret, voir le très intéressant travail de (Cubo *et al.*, 2008).

environnement se multiplient plus que les autres), et *ii*) comme un trait non adaptatif au niveau organisme (l'apparition de ces éléments n'est pas la conséquence de la sélection naturelle). Si ces éléments sont «visibles» par la sélection naturelle, l'interaction entre les niveaux gène et organisme pourra prendre deux formes majeures (l'une antagonique, l'autre synergique). Dans certains cas, la sélection au niveau organismique devra s'employer à maintenir l'intégrité des organismes en réprimant ou en maîtrisant toute prolifération anarchique des individus gènes. Dans d'autres cas, la sélection organismique s'appuiera avec profit sur le matériau individu-gène surnuméraire pour réaliser des «exaptations» à ce niveau, *i.e.*, pour faire entrer ces éléments dans un processus adaptatif à ce niveau (c'est le cas par exemple des LINE-1 qui sont des rétrotransposons mammaliens majeurs, *cf.* (Kazazian, 2000))<sup>76</sup>).

C'est le cheminement complexe suivi par Gould, qui va de sa formalisation du concept de sélection naturelle (section 9.1) à la genèse de la théorie hiérarchique de la sélection (dont nous venons de donner un très bref aperçu) (sections 9.2, 9.3), en passant par les critiques adressées à la Synthèse (reposant principalement sur des exemples de phénomènes évolutifs qui échappent à son champ d'action) (section 9.1), que nous nous proposons de mettre ici en perspective. Nous terminons cette présentation en évaluant la théorie hiérarchique de la sélection à l'aune de «La méthode des preuves et réfutations» d'Imre Lakatos<sup>77</sup> (section 9.4). Les résultats de cette analyse suggèrent que la théorie édifiée par Gould est un élargissement majeur de la Synthèse (et non une révision mineure comme certains le prétendent). Nous concluons en faisant quelques brefs commentaires sur Gould et sur son œuvre (section 9.5).

## 9.1 La sélection naturelle du point de vue de la Synthèse

Gould soutient que la Synthèse repose sur une définition de la sélection naturelle qui n'est jamais clairement formulée. Selon Gould, cette définition peut être décomposée en deux parties. La première partie est appelée par Gould «noyau syllogistique» et reprend la façon dont on présente généralement la théorie de l'évolution (*i.e.*, le raisonnement fondamental de la théorie de l'évolution qu'on caricature souvent en «variation-sélection»). Considérant que la définition de ce noyau syllogistique n'est pas réellement critiquable mais qu'il charrie en revanche un grand nombre d'implicites, d'imprécisions et d'omissions, Gould le complète par une seconde définition qui le précise utilement. Il définit ainsi d'une part la «nature des agents» et le «mode d'opération» de la sélection naturelle, et d'autre part son «efficacité» (efficacité est ici à entendre au sens de «capacité créative»). Ce sont les deux parties de cette définition que nous reportons dans la suite.

### 9.1.1 Première partie de la définition : Le noyau syllogistique

La sélection naturelle comporte trois thèses suivies d'une «conséquence logique» de ces trois thèses qu'on appellera ici, suivant Gould, quatrième thèse :

1. *Première thèse* : super fécondité. Tous les organismes engendrent plus de descendants qu'il ne peut en survivre.
2. *Seconde thèse* : variation. Tous les individus d'une espèce diffèrent phénotypiquement les uns des autres (même si ces différences peuvent paraître ténues).

---

<sup>76</sup> Les idées développées par Susumu Ohno (1970) (cité par Gould) dans le cadre de la duplication de gènes sont une autre illustration de la synergie pouvant être mise en œuvre par les niveaux gène et organisme (rappelons que dans la théorie d'Ohno, un gène dupliqué (la copie et/ou l'original) peut *i*) se pseudogéniser (majorité des cas), *ii*) se sous-fonctionnaliser, *iii*) se néo-fonctionnaliser (cas rares)).

<sup>77</sup> Lakatos a été le successeur de Popper à la tête du département de philosophie et de logique de la London School of Economics. Je considère «Preuves et réfutations», que j'ai lu au début des années (19)90 sur les conseils de Jean Sallatin, «directeur de thèse de mon directeur de thèse» Henry Soldano, comme un «maître-ouvrage» (tout comme le sont évidemment L'Origine et La Structure).

3. *Troisième thèse* : Hérité. Une partie au moins des variations phénotypiques propres à chaque individu est transmise à la descendance par hérité.
4. *Quatrième thèse* : sélection naturelle. Si tous les descendants ne peuvent survivre, alors en moyenne les individus qui – par hasard – ont été dotés de traits les plus adaptés aux conditions de l'environnement (biotique et abiotique) laisseront plus de descendants que les autres (succès reproductif différentiel). Comme ces traits sont transmis au moins en partie à la descendance, la composition moyenne de la population va changer dans la direction de phénotypes de plus en plus adaptés aux conditions de l'environnement (aux conditions d'existence).

Note : je donne dans l'annexe 3 la définition de la sélection naturelle présentée dans L'Origine ainsi que quelques commentaires ayant trait à Darwin et à son œuvre.

Comme le précise Gould, cette définition décrit un mode opératoire crédible en ce qu'il est par exemple capable d'expliquer une évolution (en l'espèce conduire à un changement adaptatif). En revanche, cette définition ne dit rien de l'intensité ou de l'efficacité du mode opératoire en question, et encore moins de son champ d'application (*i.e.*, quand fonctionne ce mode opératoire ? Tout le temps ? Si non dans/sous quelles conditions ? Est-il exclusif ou d'autres modes peuvent-ils coexister ? *etc.*). Gould va alors poser une série de trois principes qui débusque les implicites, précise certains raccourcis et explicite les omissions et les non-dits du noyau syllogistique. Ce sont ces principes que nous reportons dans la section qui suit.

### **9.1.2 Seconde partie de la définition : Précisions apportées au noyau syllogistique**

Les précisions apportées au noyau syllogistique résident en trois principes. Soulignons que ce qui se joue dans l'énoncé de ces principes est majeur. En effet, toute personne admettant de bonne foi que la sélection naturelle «contient» ces principes est amenée à reconnaître que les réfuter ou les réviser, c'est réfuter ou réviser la théorie de l'évolution.

#### **9.1.2.1 Premier principe : l'organisme est l'agent de la sélection naturelle**

Le lieu exclusif de la mise en œuvre de la sélection naturelle (qui est le mécanisme causal de l'évolution) est l'organisme. Soit dit autrement, la sélection naturelle porte sur des organismes qui sont engagés dans une lutte pour leur succès personnel (aboutissant à une production différentielle de descendants). Gould, se basant sur des exégèses de l'œuvre de Darwin, montre que ce dernier n'a concédé qu'une exception majeure au caractère exclusif de la sélection entre organismes : il a invoqué la sélection entre tribus pour rendre compte de l'apparition du comportement moral de l'espèce humaine.

#### **9.1.2.2 Second principe : la sélection naturelle est une force créative**

La sélection naturelle s'appuie sur des variations. Pour qu'elle soit une force créative qui ne partage pas ce rôle avec la variation, Gould souligne que Darwin a imposé dès le départ des conditions très strictes sur la variation : elle doit être abondante, de faible ampleur et non orientée (*i.e.*, ne pas être liée à l'orientation du changement évolutif). Toute dérogation à ces conditions entraîne de fait une violation plus ou moins sévère du second principe :

1. Si les variations ne sont pas assez abondantes, la sélection naturelle ne dispose pas d'assez de matériau brut pour orienter les changements,
2. Si les variations qui déterminent le changement évolutif (adaptatif) sont grandes, *i.e.*, si elles peuvent engendrer de nouveaux traits majeurs (vis à vis d'une adaptation) en une seule fois, la sélection naturelle ne les façonne en aucun cas et ne joue donc plus qu'un rôle négatif en éliminant les organismes non pourvus de ces nouveaux traits. Dans ces conditions, la quasi

totalité de la force créative revient à la variation elle-même,

3. Si les variations sont orientées dans le sens du changement évolutif (adaptatif), alors la sélection naturelle ne détermine plus la tendance évolutive. Gould note que Darwin considérerait que certaines variations pouvaient se faire dans des directions préférentielles («réversions vers des caractéristiques ancestrales»). Cela étant, pour Darwin, ces tendances étaient faibles et facilement surmontées par la sélection. *In fine*, par non orientée, il faut donc comprendre isotrope.

Gould soutient alors que plusieurs formes de gradualisme sont implicitement contenues dans ce second principe. Ainsi, la théorie de l'évolution diffuse (au moins) trois acceptions de ce terme:

1. La première acception est à comprendre dans le sens de «Continuité historique du matériau et de l'information». Ce gradualisme spécifie qu'un «lien historique continu relie les ancêtres à leur descendants». C'est un des deux thèmes majeurs (une des deux révolutions !) que Darwin expose dans *L'Origine*. Cette acception ne fait plus débat aujourd'hui (au moins chez les eucaryotes supérieurs (chez les bactéries, l'héritage vertical est plus ou moins brouillé par les transferts horizontaux)).
2. La seconde acception est à comprendre dans le sens de «insensibilité des étapes intermédiaires». Pour montrer combien Darwin était profondément attaché à cette acception, Gould présente une compilation de quelques passages écrits par Darwin à ce sujet (page 216 de *La Structure*): «Si l'on arrivait à démontrer qu'il existe un organe complexe qui n'a pas pu se former par une série de nombreuses modifications graduelles et légères, ma théorie ne pourrait certes plus se défendre.»; «Indubitablement, rien ne peut être réalisé par le biais de la sélection naturelle, si ce n'est l'addition de changements infiniment petits ; et si l'on pouvait montrer que [...] les stades de transitions sont irréalisables, la théorie s'effondrerait.»; «Comme la sélection naturelle n'agit qu'en accumulant des variations légères, successives et favorables, elle ne peut pas produire de modifications considérables ou subites ; elle ne peut agir qu'à pas lents et courts. Cette théorie rend facile à comprendre l'axiome cher à Darwin : *Natura non facit saltum*.<sup>78</sup>»,
3. La troisième acception du terme gradualiste, bien qu'elle aussi implicitement contenue dans la théorie de l'évolution, est moins triviale et est à comprendre dans le sens de «caractère continu et lent de l'évolution». Pour Darwin le changement est graduel à tous les niveaux du temps, y compris bien sûr au niveau des temps géologiques. Pour Gould cette vision du gradualisme n'est pas *stricto sensu* contenu dans le second principe (et donc lié à la sélection naturelle), mais est vigoureusement défendu par Darwin (le troisième principe y revient spécifiquement on le verra). C'est cette notion de gradualisme qui conduira en partie Darwin à invoquer l'imperfection des archives géologiques pour contester la réalité des extinctions en masse ou de l'explosion de la vie multicellulaire au Cambrien<sup>79</sup>.

Pour Gould, la conséquence majeure du second principe est de réduire l'évolution à «l'adaptationnisme». Ainsi, dès l'instant, écrit-il (page 227), où l'on reconnaît une capacité créative à la sélection naturelle, on admet que l'adaptation est le problème central, l'isotropie de la variation nécessaire et le gradualisme [du troisième type] ubiquitaire.

### 9.1.2.3 Troisième principe : l'uniformitarisme

Pour Gould, le Darwinisme tel qu'il se définit est par essence uniformitariste: l'action de la

---

<sup>78</sup> La nature ne fait pas de saut.

<sup>79</sup> Appelé Silurien par Darwin, ce qui correspond au Cambrien inférieur dans la terminologie moderne (cf. *La Structure*, page 221).

sélection naturelle s'exerce à toutes les échelles du temps (*i.e.*, temps long – temps géologique ; temps court – temps des générations) et à toutes les époques de l'histoire de la vie (et donc pas seulement «ici et maintenant»!).

On formule souvent la thèse uniformitariste par les trois raccourcis suivant : la macroévolution (qui définit l'évolution au niveau des temps géologiques) est l'extrapolation de la microévolution (qui définit l'évolution au niveau des générations) sur le temps long ; la macroévolution est le résultat/la conséquence de l'extrapolation de la microévolution au temps long ; la macroévolution est le résultat de la sommation des microévolutions.

Avec ce principe, Darwin parachève l'omnipotence et l'ubiquité de la sélection naturelle<sup>80</sup>. La Synthèse reprendra ce principe à son compte.

### 9.1.3 Conclusion sur la définition de la sélection naturelle

En définissant clairement les tenants et les aboutissants de la Synthèse Gould la rend accessible à une critique profonde. Dans cet esprit, Gould va éprouver les trois principes qu'il a énoncés pour finalement proposer une théorie révisée et entendue de l'évolution. Plus précisément, après avoir, dans la première partie de *La Structure* défini les principes du Darwinisme et fait l'historique (quand il existe !) des critiques qui lui ont été faites, Gould présente dans la seconde partie de son ouvrage (*i.e.*, à partir du chapitre 8, page 827) une théorie révisée et élargie de l'évolution. C'est cette seconde partie que nous présentons dans la section suivante.

## 9.2 Une théorie révisée et élargie de l'évolution

La formalisation de la sélection naturelle faite par Gould (*cf.* section précédente) est le socle sur lequel il va prendre appui pour critiquer la Synthèse et pour bâtir sa propre théorie. Les sections qui suivent sont un résumé des cinq derniers chapitres de *La Structure* qui exposent (dans toute sa richesse et sa complexité) et justifient le bien-fondé de *La théorie hiérarchique de la sélection*. Précisons que nous détaillons ci-après particulièrement le chapitre 8 de *La Structure* dans la mesure où il est le cadre où s'insère directement notre réflexion (notons également qu'il est, de loin, le plus riche et le plus complexe).

### 9.2.1 Chapitre 8 de *La Structure*: Les espèces en tant qu'individus dans la théorie hiérarchique de la sélection<sup>81</sup>

Les apports de Gould à l'édification et à la maturation de la théorie hiérarchique de la sélection se situent à tous les niveaux de la hiérarchie mais tout particulièrement aux niveaux macroévolutifs, *i.e.*, niveaux espèce et clade. Gould défend l'idée qu'il existe une analogie entre microévolution et macroévolution, *i.e.*, les espèces et la sélection entre espèces sont au niveau de la macroévolution ce que sont les organismes et la sélection naturelle au niveau de la microévolution. Gould considère

---

<sup>80</sup> Gould résume en une phrase (!) le Darwinisme «fonctionnaliste et adaptationniste» tel qu'il est prôné par les partisans de la Synthèse en citant (page 230 de *La Structure*) Ernst Mayr (*cf.* (Mayr, 1963), p. 586) : «Les partisans de la théorie synthétique affirment que l'évolution dans son ensemble résulte de l'accumulation de petits changements génétiques guidées par la sélection naturelle [on reconnaît là les deux premiers principes, celui du mode d'opération et celui de l'efficacité du mécanisme], et que l'évolution transpécifique [le troisième principe, celui de l'application du mécanisme à toutes les échelles, grâce à une généralisation uniformitariste] s'explique totalement par l'extrapolation et l'amplification des phénomènes prenant place au sein des populations et des espèces.» .

<sup>81</sup> A titre de mise en garde, soulignons que Gould ne considère dans ses travaux que l'évolution des eucaryotes supérieurs et ne fait jamais mention ni référence à l'évolution des bactéries (sauf pour spécifier qu'elle admet une certaine forme d'hérédité des caractères acquis (acquis par d'autres conviendrait-il d'ailleurs de préciser)).

en outre que la macroévolution possède des caractéristiques propres qui ne sont pas réductibles à la microévolution. Il suggère que si les effets de la sélection naturelle sont puissants au niveau de la microévolution, ils ne le sont pas au niveau de la macroévolution où domine la sélection entre espèces. En bref, Gould cherche à montrer que la macroévolution a des lois propres qui pèsent significativement sur le cours de l'évolution et qui ne sont pas réductibles aux niveaux inférieurs.

Pour légitimer cet axe de recherche, Gould souligne que la littérature de «paléontologie évolutive» regorge de travaux documentant l'existence de tendances qui ne sont pas explicables par l'action de la sélection naturelle. Gould cite ainsi le cas de la complexification des sutures chez les ammonites qui ne semble pas corrélée avec une augmentation de la résistance à l'écrasement de la coquille. Or, rappelle-t-il, toute théorie de l'évolution se doit d'être en mesure de donner une explication aux tendances, y compris (et surtout !) à celles qui ne trouvent pas de réponse satisfaisante au niveau microévolutif. La solution (l'hypothèse) proposée par Gould est qu'au niveau macroévolutif les tendances résultent des différences dans les nombres de naissances et de mort (ou de survie) des espèces, et que ces différentiels mettent nécessairement en jeu des caractéristiques propres au niveau de l'espèce et irréductibles aux niveaux inférieurs. Le différentiel de mort ou de survie des espèces pouvant par ailleurs toujours être ramené (plus ou moins facilement) à l'action de la sélection naturelle, c'est en réalité dans l'existence de caractères collectifs (ou émergents) propres aux espèces et impliqués dans la spéciation que réside selon Gould l'irréductibilité de la macroévolution à la microévolution<sup>82</sup>.

Pour asseoir sa thèse ambitieuse, Gould doit établir qu'une espèce peut être considérée comme une «unités de sélection», appelée «individu évolutionniste» dans la théorie hiérarchique de la sélection. Les individus évolutionnistes sont définis par les quatre caractéristiques suivantes :

1. Un individu évolutionniste possède des traits qui lui sont propres, *i.e.*, des traits qui sont irréductibles à ses «constituants» de niveaux inférieurs (e.g., les organismes dans le cas de l'individu espèce),
2. Des traits propres à l'individu évolutionniste interagissent avec l'environnement dans lequel il évolue,
3. Certains de ces traits sont impliqués dans la prolifération différentielle d'individus de même type (*i.e.*, certains des traits propres à l'individu et interagissant avec l'environnement permettent de produire davantage d'individus (différentiel de naissance positif) qui sont par hasard adaptés aux conditions de l'environnement (différentiel de survie positif)),
4. Au moins une partie des traits précédents est héritable à la descendance.

Il doit ensuite montrer qu'il existe des cas avérés de sélection entre espèces qui ne sont pas la conséquence de la sélection naturelle, *i.e.*, le niveau macroévolutif est le seul à rendre compte de phénomènes évolutifs qui n'ont aucune explication lorsqu'on s'appuie sur le seul niveau microévolutif.

Nous présentons ci-dessous l'argumentaire utilisé par Gould pour mener à bien sa démonstration. Soulignons dès à présent que si Gould est souvent convaincant, il ne l'est toujours. Ceci dénote que la théorie hiérarchique de la sélection est à ce jour un monument dont on doit continuer à éprouver les bases.

---

<sup>82</sup> Si la mort et la persistance des espèces peuvent se réduire à la compétition entre les organismes (la mort d'une population pouvant par exemple être figurée par la mort de chacun de ses membres), la production d'espèces ne peut en aucun cas être ramenée au niveau inférieur (un organisme, contrairement à une population, ne donne en effet pas lieu à une spéciation).

### 9.2.1.1 L'espèce est un individu évolutionniste

Pour montrer que l'espèce est un individu évolutionniste, il est nécessaire de montrer que l'espèce est un individu puis d'établir que c'est un individu évolutionniste. Nous reportons dans les deux sections suivantes la façon dont Gould soutient ces différentes thèses.

#### 9.2.1.1.1 L'espèce est un individu

Il ne va pas de soi qu'une espèce puisse être considérée comme un individu. Gould rappelle fort opportunément que cette question (*i.e.*, qu'est-ce qu'une espèce ?) fait (toujours) l'objet d'une abondante littérature. Pour clore cet épineux sujet (plutôt à son avantage de notre point de vue), Gould s'appuie sur son travail sur les «équilibres ponctués» (*cf.* la section 9.2.2) qui, pour faire court, suggère qu'à l'échelle des temps géologiques, la grande majorité des espèces apparaissent en un «instant» (ponctuation) puis persistent sous leur forme initiale (à quelques variations mineures près) durant leur existence (stase) jusqu'à leur extinction. Gould soutient, non sans raison, que la stase définit assez clairement les espèces.

Note : ce ne serait pas le cas si les espèces évoluaient majoritairement par anagenèse. En effet, une anagenèse définit par essence un *continuum* dont la segmentation peut s'avérer délicate (sauf si ce *continuum* recèle des points d'inflexion, des *optima* ou des *minima*, *etc.*).

#### 9.2.1.1.2 L'espèce est un individu évolutionniste

Il ne va aucunement de soi qu'une espèce puisse être considérée comme un individu évolutionniste. Les opposants de principe à la théorie hiérarchique de la sélection avancent deux arguments majeurs pour dénier aux espèces le statut d'individu évolutionniste :

*Caractère non mendélien de l'héritage au niveau espèce.* L'héritabilité des traits caractérisant les individus espèces (*i.e.*, les traits interagissant avec l'environnement et impliqués dans la prolifération différentielle) n'est clairement pas de type mendélien. Cette héritabilité n'a par conséquent aucune raison d'être «fidèle». Cela étant, on peut admettre assez aisément (au moins pour continuer à cheminer avec Gould) qu'une espèce fille hérite souvent de bien des traits de l'espèce mère.

*Incapacité à édifier ou à maintenir les traits caractérisant les individus espèces.* Les espèces sont *a priori* trop peu nombreuses (comparé au nombre d'organismes composant une espèce) pour réellement interagir entre elles et entrer en compétition les unes avec les autres dans le cadre d'une sympatrie. De fait, on peut douter que cette sélection soit en mesure d'édifier ou de maintenir les traits caractéristiques des individus espèces. Là encore, tout ceci n'est pas dénué de fondement, mais Gould rappelle à juste titre qu'une espèce vit dans un environnement comportant des facteurs biotiques (les autres espèces) et abiotiques (tout le reste). Il cite Darwin à ce sujet (p. 988 de *La Structure*) : «une plante, au bord du désert, lutte pour l'existence contre la sécheresse ou contre d'autres caractéristiques de l'environnement physique, tout aussi sûrement que deux animaux carnivores en temps de famine, luttent âprement l'un contre l'autre pour se procurer de la viande, lorsque celle-ci n'est disponible qu'en quantité limitée.». Gould suggère alors que les facteurs abiotiques sont prépondérants dans la compétition entre espèces (cela étant, Gould concède que les espèces sont loin d'égaliser les organismes en tant que compétiteurs<sup>83</sup>).

Les deux arguments avancés précédemment, s'ils sont raisonnables, ne sont pas avérés. Ils font l'objet d'évaluation et (surtout) de vifs débats entre adversaires et partisans du noyau macroévolutif de la théorie hiérarchique de la sélection. Cela étant, ces éléments ne constituent pas le fond du problème, loin s'en faut. Rappelons que la sélection entre espèces, censée déterminer les tendances<sup>84</sup>, a pour cible principale des traits propres aux espèces (*i.e.*, irréductibles aux niveaux

<sup>83</sup> Gould stipulera plus tard (on le verra) que cette faiblesse est aussi une force (*cf.* section 9.2.1.3.2).

<sup>84</sup> Dans ce contexte, rappelons que les tendances représentent les phénomènes majeurs de l'évolution aux

inférieurs) favorisant la spéciation ou la résistance à l'extinction. Caractériser ces traits et prouver leur existence sont les principaux problèmes auxquels sont confrontés les tenants d'une théorie macroévolutive indépendante de la microévolution. A ce jour, deux courants de pensées (l'un représenté par Elisabeth Vrba, l'autre par Elisabeth Lloyd) se confrontent.

Dans les sections suivantes nous présentons ces deux écoles et décrivons finalement deux cas (discutés car discutables) de sélection entre espèces.

#### **9.2.1.1.2.1 Trait émergent au niveau de l'espèce**

Elisabeth Vrba (*cf.* par exemple (Vrba & Gould, 1986)<sup>85</sup> cité par Gould) considère qu'un trait ne peut faire l'objet d'une sélection entre espèces que s'il est émergent au niveau de l'espèce, *i.e.*, si ce trait résulte «d'interactions non additives [non linéaires] entre les organismes composant l'espèce». Lorsqu'un trait de ce type est mis en évidence, il est clairement impossible de l'attribuer à un organisme. Le «sex ratio», la taille d'une population et la répartition géographique<sup>86</sup> sont généralement reconnus comme étant des caractères émergents. Vrba oppose les caractères émergents, réellement caractéristiques d'une espèce donc, aux traits «collectifs», *i.e.*, aux traits résultant de la «somme de caractéristiques appartenant aux éléments composant l'espèce». La valeur moyenne d'un trait est, par exemple, un caractère collectif, c'est à dire un caractère propre à une population. De fait Vrba considère que :

3. Lorsqu'il est avéré que la prolifération différentielle prend appui sur un ou des caractères émergents, il y a sélection entre espèces. En revanche,
4. Lorsque la prolifération différentielle repose sur un ou des caractères collectifs, il y a «simple tri entre espèces» (*i.e.*, la prolifération est simplement la résultante au niveau espèce de phénomènes siégeant au niveau organismique).

Gould montre qu'il n'est pas facile en pratique de définir avec clarté ce qu'est un caractère émergent. Ainsi, la variabilité d'un trait est-elle un caractère émergent ? Pour Vrba la réponse est non : c'est un caractère collectif. Pourtant, intuitivement, ce trait semble caractériser une espèce (et en tout cas pas un organisme !). Pour rendre compte de cette intuition, de nombreux auteurs ont préféré à la sélection entre espèces fondée sur la notion de «caractère émergent», la sélection entre espèces fondée sur la notion de «valeur compétitive émergente». Ce concept, présenté initialement par Lewontin (*cf.* (Lewontin, 1970) cité par Gould), a été approfondi par Lloyd et finalement adoubi par Gould.

#### **9.2.1.1.2.2 Trait offrant une valeur compétitive émergente**

Elisabeth Lloyd (*cf.* par exemple (Lloyd & Gould, 1993)) considère que dès lors que la valeur compétitive d'une espèce covarie avec une caractéristique, que celle-ci soit de nature collective ou émergente, on peut parler de sélection entre espèces.

Les débats concernant cette question sont vifs et loin d'être tranchés comme en témoigne l'exemple suivant exposé par Gould à la page 921 de *La Structure*:

«Plusieurs clades de gastéropodes du Tertiaire montrent une tendance à une réduction importante de la proportion des espèces possédant des larves planctotrophes par rapport aux espèces qui incubent leur jeune. Selon une des explications très répandues (mais qui n'est aucunement acceptée

---

plus hauts niveaux et aux échelles de temps les plus longues.

<sup>85</sup> Si Gould est co-auteur de cet article, signalons tout de suite qu'il a finalement changé d'avis et s'est rangé du côté de Lloyd.

<sup>86</sup> *cf.* cependant l'article Todd Grantham (2007) qui considère que ce trait est (seulement) «faiblement émergent».

universellement)<sup>87</sup>, cette réduction résulte d'un tri entre espèce fondé sur le plus faible taux de spéciation des espèces planctotrophes : l'hypothèse est que la formation d'isolats est plus faible chez les espèces dont les larves se dispersent sur de vastes espaces et en masses denses [n.d.l.r. la dispersion favoriserait le flux de gènes empêchant (ou ne favorisant pas) la spéciation]. Le tri se réalise par le biais d'une sélection, puisque le faible taux de spéciation est la conséquence d'une interaction entre les traits des interacteurs et de leur environnement. Mais à quel niveau la sélection opère-t-elle ?».

En d'autres termes, le problème est le suivant. D'un côté il est certain que «la faiblesse du taux de spéciation» est une caractéristique propre à une population et non à un individu (chez les eucaryotes supérieurs tout au moins). Si ce caractère n'est pas à proprement parler émergent, il est à tout le moins collectif, et dans le cadre conceptuel de Lloyd on peut conclure à une sélection entre espèces. D'un autre côté, le faible taux de spéciation résulte d'une structuration des populations qui est la conséquence de la planctotrophie, une caractéristique clairement organismique. Dans cette perspective, on se retrouve face à une conséquence au niveau de l'espèce de phénomènes prenant place au niveau des organismes. Ce cas relèverait par conséquent plutôt d'un tri entre espèces.

Note : cette problématique étant sensible, je reporte ici un des exemples exposés par Gould pour gagner l'adhésion du lecteur à ses vues.

Pages 929-930 de *La Structure*: «Pour ne citer qu'un seul exemple théorique que j'ai souvent utilisé pour illustrer cette question et défendre la thèse de la sélection entre espèces fondée sur la variabilité : supposez qu'un poisson merveilleusement optimal, un prodige de perfection hydrodynamique, vive dans un étang. Cette espèce a été façonnée par des millénaires de sélection darwinienne classique établie sur une compétition féroce, processus qui lui a ainsi conféré cet état organismique optimal. Ses branchies fonctionnent de façon exemplaire mais ne varient pas d'un organisme à l'autre, n'assurant la respiration qu'au sein d'une eau agitée et bien oxygénée. Une autre espèce de poisson («l'espèce médiocre») réussit tout juste à vivre sur les bords du même étang. Ses branchies ne fonctionnent pas aussi bien mais leur structure varie beaucoup d'un organisme à l'autre. En particulier, un petit nombre de membres de cette espèce sont capables de respirer dans des eaux tout à fait stagnantes et boueuses.

La sélection organismique favorise le poisson optimal, une superbe créature qui domine tous ses semblables, particulièrement le «poisson médiocre», depuis des temps immémoriaux. Mais voilà que l'étang s'assèche et qu'il ne reste plus qu'un petit nombre de mares peu profondes et boueuses. L'espèce du poisson optimale s'éteint. L'espèce «médiocre» persiste parce qu'un petit nombre de ses membres sont capables de survivre dans les eaux boueuses qui restent. (A la décennie suivante, les eaux peu profondes et bien oxygénées peuvent se rétablir, mais l'espèce de poisson optimale n'existe plus pour reprendre sa place dominante.)

Peut-on expliquer la persistance de l'espèce «médiocre» et la mort de l'espèce optimale seulement par la sélection organismique ? Je ne le crois pas. L'espèce «médiocre» a survécu en grande partie grâce à sa plus grande variabilité, ce qui a permis à certains de ses membres de se maintenir dans les mares boueuses. (On peut même soutenir que le poisson optimal a toujours mieux réussi à survivre et à se multiplier que la plupart des membres de l'espèce «médiocre» même au pire moment, de sorte que la plupart des poissons «médiocres» sont morts rapidement lorsque l'étang s'est asséché, tandis que les poissons optimaux ont résisté plus longtemps, mais ont finalement péri.) L'espèce médiocre a survécu en tant qu'espèce, parce que ses branchies présentaient une variation entre ses membres et non parce que tous ceux-ci ont été avantagés lorsque l'environnement a changé. (Car la plupart des organismes «médiocres» ont continué à survivre et à se multiplier moins bien que les poissons optimaux.) On peut expliquer ce cas au niveau organismique en mettant l'accent sur les branchies du petit nombre de poissons «médiocres» qui ont permis de surmonter la crise. Cependant, l'espèce «médiocre» a triomphé, dans le cadre de la sélection entre espèce, grâce à sa variabilité : car cette plus grande variabilité a conféré une valeur compétitive émergente à l'interaction de cette espèce avec le nouvel environnement.»

---

<sup>87</sup> cf. par exemple la section 9.2.1.3.2 «Un cas de spéciation directionnel déterminant une tendance évolutive».

### 9.2.1.2 Deux exemples de sélection entre espèces

Gould reconnaît que les cas attestés de sélection entre espèces sont rares (en partie, plaide-t-il, parce que ce concept est très récent). Nous reportons ici deux cas considérés par Gould comme résultant d'une sélection entre espèces. Nous verrons que ces exemples accréditent en partie (et en partie seulement) la thèse de l'existence d'un niveau macroévolutif indépendant du niveau microévolutif.

Gould cite à de nombreuses reprises les résultats d'une étude réalisée par Jablonski en 1987 (*cf.* (Jablonski, 1987) cité par Gould). Cette étude porte sur les mollusques du Crétacé<sup>88</sup> (avant l'extinction en masse survenu à la fin de cette période). Dans ce cadre, Jablonski a montré que (*cf.* La Structure pages 992-993) «les espèces dont les larves sont planctotrophes (flottant et se nourrissant en pleine mer, et restant loin au-dessus des fonds marins pendant d'importantes durées) ont des aires de répartitions géographiques beaucoup plus vastes et des longévités géologiques beaucoup plus grandes que les espèces dont les larves ne sont pas planctotrophes (celles-ci ne font jamais partie du plancton, ou bien ne se nourrissent pas lorsqu'elles flottent en pleine mer, et donc ne restent loin au-dessus du fond que pendant une brève période)». Jablonski a alors mis en évidence deux faits qui soutiennent l'existence d'une sélection entre espèces :

3. La dimension de l'aire de répartition des espèces de mollusque est un des facteurs qui détermine la longévité (*i.e.*, en général, plus cette aire est grande et plus la longévité croît),
4. La dimension de l'aire de répartition géographique est très fortement héritable.

Les points (1) et (2) permettent de conclure à une sélection entre espèces au sens de Lloyd ou à celui de Vrba (la dimension de l'aire de répartition géographique est en effet considérée comme un trait émergent). Cela étant, cette tendance résulte du différentiel de survie et de mort des espèces, et non de leur différentiel de naissance. Or la survie et la mort différentielle d'une espèce peuvent toujours se ramener à l'action de la sélection naturelle (*i.e.*, à une meilleure adaptation).

Gould présente alors un cas de sélection entre espèces s'appuyant cette fois sur un différentiel de naissances (*cf.* (Arnold & Fristrup, 1982), (Gould, 1982a), (Lloyd & Gould, 1993), (Grantham, 1995) cités par Gould). Cet exemple, déjà évoqué à la section précédente, concerne une tendance observée dans plusieurs clades de gastéropodes du Tertiaire. Il oppose les espèces possédant des larves planctotrophes aux espèces qui incubent leur progéniture (espèces non planctotrophes). Dans ces clades, on a constaté que la fréquence des espèces planctotrophes avait fortement tendance à diminuer par rapport à celle des espèces non planctotrophes. Gould interprète ce résultat comme la marque d'une sélection entre espèces, mais on a vu (dans la section qui précède) qu'on peut aussi l'interpréter comme la résultante d'un simple tri entre espèces. Cela dit qu'on soit face à un tri ou à une sélection entre espèces, cet exemple met habilement en lumière une caractéristique macroévulsive rétive à toute interprétation fondée exclusivement sur la microévolution : la proportion des espèces planctotrophes diminue non parce que les organismes planctotrophes sont moins bien adaptés que les organismes non planctotrophes, mais parce qu'un caractère (la planctotrophie) fait chuter le taux de spéciation.

Note : l'étude de Jablonski est beaucoup plus profonde que ne le suggère le résumé précédent. Il établit en effet une corrélation entre le taux d'extinction et le taux de spéciation des espèces étudiées : les espèces planctotrophes ont des durées de vie plus importantes que les espèces non planctotrophes, mais des taux de spéciation plus bas (de ce simple fait, les espèces planctotrophes ne dominent pas réellement les espèces non planctotrophes). L'importance des taux de spéciation chez les espèces non planctotrophes (resp. la faiblesse des taux de spéciation des espèces planctotrophes) s'expliquerait – on l'a esquissé – par la tendance des espèces non planctotrophes à former des populations isolées du fait de l'absence de durées de flottaison importantes en pleine mer (resp. s'expliquerait par la tendance des espèces planctotrophes à initier un fort flux de gènes entre les dèmes du fait de leur durée de flottaison importante). Cette étude va dans le sens d'une hypothèse avancée par Stanley (*cf.* (Stanley, 1979) cité par Gould), et soutenue par de nombreuses

---

<sup>88</sup> Le Crétacé est la dernière période de l'ère Secondaire (-137 à - 65 millions d'années).

observations, stipulant que les caractéristiques augmentant le taux de spéciation diminuent la résistance à l'extinction, et inversement, que les facteurs qui augmentent la résistance à l'extinction diminuent le taux de spéciation (*cf.* également (Jablonski & Bottjer, 1983) cité par Gould)). Cela expliquerait pourquoi la sélection entre espèces au sein des clades ne pourrait pas *in fine* donner naissance à de «gigantesques mégaclasses» maximisant à la fois la production du rythme des espèces et l'augmentation de la longévité de ces espèces (Gould postule cependant que les coléoptères et les nématodes approchent peut-être de cet idéal).

### 9.2.1.3 Autres modalités du changement dans les collections d'espèces<sup>89</sup>

Nous donnons ici rapidement certains des analogues, au niveau macroévolutif, de phénomènes microévolutifs majeurs. Nous décrivons ensuite un phénomène pas (ou peu) courant au niveau microévolutif (la pression de mutation) dont l'analogue au niveau macroévolutif (appelée «spéciation directionnelle» par Gould) est capable de déterminer des tendances. Ce dernier point est capital puisque ce phénomène dispute à la sélection entre espèces un rôle dans l'édification des tendances évolutives.

#### 9.2.1.3.1 Les phénomènes de dérive

Les analogues, au niveau macroévolutif, des phénomènes microévolutifs majeurs comme la dérive génétique (*i.e.*, les variations aléatoires de la fréquence des gènes au sein d'une collection d'organismes, S. Wright) et les «effets de fondation» (*i.e.*, contingence de la fréquence initiale des gènes dans la collection d'organismes allant fonder une nouvelle espèce, E. Mayr) sont appelés par Gould respectivement «dérive spécifique» et «dérive des fondateurs». Ces mécanismes sont, selon Gould, plus puissants que les phénomènes microévolutifs correspondant, essentiellement parce qu'au sein d'un clade le nombre d'espèces est bien plus faible que le nombre d'organismes dans les cas des dérives<sup>90</sup>. Pour de plus amples détails, nous invitons le lecteur à se reporter à la section «Les dérives au niveau de l'espèce sont plus puissantes que le phénomène analogue au niveau de la microévolution» (*cf.* La Structure page 1029).

#### 9.2.1.3.2 La spéciation directionnelle

Un des principes clefs de la sélection naturelle stipule qu'au niveau organismique la variation n'est pas orientée dans le sens du changement évolutif (c'est un des axiomes fondamentaux de la théorie de l'évolution), sauf exception comme dans le cas de «pression de mutation»<sup>91</sup>. Or, au niveau macroévolutif, Gould souligne que l'analogue de la variation n'a *a priori* aucune raison de ne pas être orientée dans le sens du changement évolutif. On peut donc en théorie se trouver confronté à des cas où la naissance de nouvelles espèces est infléchie dans un sens donné. Si, en outre, cette inflexion s'appuie sur des caractéristiques qui sont irréductibles au niveau de l'espèce, on est face à une tendance indépendante de toute sélection entre espèces. Pour être en mesure de repérer une spéciation directionnelle, Gould définit un mode opératoire basé sur ce qu'il appelle la «règle de

---

<sup>89</sup> Sous-entendu, «autres modalités» que la sélection (ou le tri) entre espèces.

<sup>90</sup> Au niveau d'une population finie d'organismes, la «dérive génétique» (une des modalités du changement évolutif) est la variation des fréquences alléliques dues aux erreurs d'échantillonnage (*cf.* (Wright, 1931, 1932), (Fisher, 1930), (Haldane, 1932) cités par Gould)). La force de la dérive génétique est proportionnelle à la taille (efficace) de la population. De fait, plus la taille d'une population d'organismes est petite, plus un allèle a de chance de se retrouver fixé dans cette population indépendamment de «la valeur adaptative» qu'il confère aux individus qui le portent.

<sup>91</sup> Rappelons que si la variation était orientée dans le sens du changement évolutif, le rôle de la sélection naturelle serait tout à fait négligeable. Gould rappelle que ce n'est pas le cas. Il note cependant que «des changements directionnels reproductifs de cette sorte peuvent se produire au niveau organismique, correspondant à divers types de phénomènes, au nombre desquels figurent, par exemple, la pression de mutation ou le changement directionnel imprimé par la méiose» (*cf.* La Structure page 1014).

Wright».

Dans les sections suivantes, nous donnons un exemple putatif de «spéciation directionnelle», puis décrivons la «règle de Wright». Nous concluons en reportant un cas *a priori* avéré mêlant sélection entre espèces et spéciation directionnelle.

#### **9.2.1.3.2.1 Un cas de spéciation directionnel déterminant une tendance évolutive**

Le cas reporté par Gould illustre la façon dont une tendance peut se mettre en place sous l'égide d'une spéciation directionnelle.

Soit une collection de mollusques possédant les caractéristiques suivantes : *i*) les espèces ne donnent naissance qu'à deux individus, *ii*) les espèces filles ont des durées de vie et des capacités reproductives identiques. Sous ces conditions, il est clair qu'aucune sélection entre espèces n'est possible. Gould suppose ensuite que la collection d'espèces est représentée pour moitié par des espèces «planctotrophes» et pour l'autre moitié par des espèces «non planctotrophes». Il suppose en outre que les espèces planctotrophes donnent naissance à une espèce planctotrophe et une espèce non planctotrophe, quand dans le même temps, une espèce non planctotrophe ne donne naissance qu'à deux espèces non planctotrophes. Ce schéma n'est aucunement invraisemblable. En effet, les larves planctotrophes vivent en pleine mer grâce à des bandes ciliaires. Une adaptation peut conduire à la disparition de ces bandes. Une fois perdues, la probabilité de les récupérer est *a priori* infime. Sous ces conditions une tendance conduisant à la disparition des espèces planctotrophes va se mettre en place. Cette tendance n'est clairement pas le fruit d'une sélection entre espèces mais bien la conséquence d'une spéciation directionnelle qui impose une limite à la variation (spéciation) des espèces non planctotrophes (*i.e.*, elles ne peuvent donner naissance à des espèces planctotrophes). Gould précise qu'un scénario de ce type a été invoqué par Strathmann comme une alternative à la sélection entre espèces pour expliquer l'accroissement du nombre des espèces non planctotrophes des clades de gastéropodes du Tertiaire (*cf.* (Strathmann, 1978, 1988) cités par Gould).

#### **9.2.1.3.2.2 La règle de Wright**

Une spéciation directionnelle se met en place lorsque la spéciation est infléchiée dans le sens de la tendance évolutive. La règle de Wright, forgée par Gould et Eldredge, est vérifiée si la direction de la spéciation est «aléatoire» par rapport à la tendance évolutive. Pour mettre en œuvre cette règle, il suffit de comparer les caractéristiques des parents et des descendants relativement à la tendance qu'on étudie. Si le nombre de descendants allant dans le sens de la tendance est grosso-modo égal au nombre de descendants allant dans le sens contraire, la règle de Wright est satisfaite, et on peut conclure que la tendance est le résultat d'une sélection entre espèces.

#### **9.2.1.3.2.3 Un cas mêlant spéciation directionnelle et sélection entre espèces**

Gould rapporte (pages 1026-1027 de *La Structure*) que Wagner (*cf.* (Wagner, 1996) cité par Gould) «a mis en évidence trois tendances générales relatives à la formation des nouvelles espèces dans l'évolution des gastéropodes durant le Paléozoïque inférieur : les nouvelles coquilles ont tendu à présenter une spire plus haute, une ouverture plus inclinée et un sinus plus étroit». Sur 276 couples d'espèces parent-descendant, Wagner a montré que les espèces filles étaient aussi nombreuses à s'écarter qu'à se rapprocher de leur ancêtre pour ce qui concernaient «la spire» et «l'ouverture plus inclinée». En revanche, pour la «largeur du sinus», les spéciations en faveur d'un rétrécissement ont été plus nombreuses ce qui est la marque claire d'une spéciation directionnelle. Wagner a en outre montré que «les espèces dotées d'un large sinus ont significativement eu moins de chance de survivre à l'extinction en masse de la fin de l'Ordovicien», ce qui suggère qu'un processus de sélection (ou d'un tri) entre espèces a pris place. Le rétrécissement du sinus chez ces gastéropodes du Paléozoïque inférieur s'expliquerait donc par une combinaison de sélection (ou de tri) entre espèces et de spéciation directionnelle.

#### 9.2.1.4 Sélection entre espèces et «évolutivité»

Pour clore la présentation de ce chapitre, nous reportons un élément présenté au chapitre 11 de *La Structure* qui nous semble avoir toute sa place ici.

Pour Gould les traits impliqués dans la spéciation et la résistance à l'extinction assureraient la pérennité à long terme des lignées évolutives. L'évolutivité serait donc la résultante de la sélection entre espèces et non de la sélection naturelle (la sélection naturelle adapte les organismes à leur environnement local immédiat<sup>92</sup> ce qui paraît en effet contraire au concept d'évolutivité, sauf à considérer qu'elle édifie régulièrement des dispositifs «généralistes» pour faire face aux problèmes rencontrés). Le matériau brut sur lequel s'appuierait la sélection entre espèces pour promouvoir l'évolutivité serait essentiellement des ensembles de traits non adaptatifs (*i.e.*, des «expansions structurales», *cf.* la section 9.2.4).

#### 9.2.2 Chapitre 9 de *La Structure*: L'équilibre ponctué et la confirmation de la théorie macroévolutionniste

La théorie des «équilibres ponctués», initialement le fruit de réflexions de Nils Eldredge puis développée, maturée et popularisée par Gould<sup>93</sup> et Eldredge, est basée sur une lecture «à la lettre des archives fossiles» et soutient qu'à l'échelle des temps géologiques, la grande majorité des espèces apparaissent en un instant (ponctuation) puis persistent sous leur forme initiale (modulo quelques variations mineures) durant leur existence (stase) jusqu'à leur extinction. Concernant la durée de la stase, un travail de Sepkoski (*cf.* (Sepkoski, 1997) cité par Gould) donne des estimations de 4 millions d'années en moyenne pour les espèces fossiles, étant entendu que ce nombre diffère selon les groupes. Ainsi, les vertébrés terrestres ont en général des durées de vie inférieures à 4 millions d'années, quand les invertébrés marins dépassent en moyenne nettement ce chiffre (entre 5 à 10 millions d'années (*cf.* (Raup, 85) et (Stanley, 1985) cités par Gould). Pour ce qui concerne la durée des ponctuations, Gould estime qu'elle est de l'ordre de quelques milliers d'années tout au plus. Par ailleurs, et c'est important, Gould précise clairement (afin de dissiper toute ambiguïté) que les équilibres ponctués n'affirment rien de neuf au sujet de la spéciation. Cette théorie exprime simplement le fait que, dans le «temps profond» (les temps géologiques), les mécanismes classiques de la spéciation au niveau de la microévolution se traduisent sous la forme de ponctuations (naissance d'une espèce) et de stases (vie d'une espèce). Contrairement à ce qui a pu être dit, Gould n'est donc aucunement un saltationniste (comme l'est par exemple Goldschmidt<sup>94</sup>, auteur de la théorie des monstres prometteurs qui, pour résumer, soutenait qu'il était possible (voire fréquent) qu'une spéciation puisse se dérouler sur quelques générations).

L'ensemble de l'argumentation déployée par Gould et Eldredge pour étayer la théorie des équilibres ponctués est très convaincante, celle-ci reposant principalement sur de nombreuses données d'observation. Par ailleurs, les travaux suscités par les équilibres ponctués (certains entrepris pour les réfuter) ont fini, au moins en partie, par en démontrer la réalité.

Les équilibres ponctués se sont révélés être importants dans le domaine de l'évolution, révolutionnaires dans le domaine de la paléontologie, et majeur dans la maturation en cours de la théorie hiérarchique de la sélection :

1. Les équilibres ponctués font de la cladogenèse<sup>95</sup> le mécanisme principal de l'évolution. Ils

---

<sup>92</sup>«Ici et maintenant ».

<sup>93</sup> C'est Gould qui a trouvé son nom à cette théorie.

<sup>94</sup> Dans *La Structure*, Gould consacre une section à Goldschmidt où il lui rend un vibrant et affectueux hommage.

<sup>95</sup> Rappelons que l'on parle ici de «spéciation par cladogenèse» lorsqu'une espèce fille naît d'une espèce qui pour sa part persiste en stase.

minorent donc le rôle et l'importance dans l'évolution du modèle darwinien classique de l'anagenèse au sein des populations<sup>96</sup>. Cette position n'est pas anodine dans la mesure où Simpson – un des principaux artisans de la Synthèse – avait avancé que seulement 10% environ du changement évolutif se produisait par spéciation, les 90 autres pour cent étant le résultat exclusif d'anagenèses (*cf.* La Structure, figure 9-6, page 1087),

2. Les équilibres ponctués ont révolutionné le travail en paléo-évolution. Selon Gould (et on peut lui faire confiance dans la mesure où il fait partie du « sérail »), les paléontologues ont toujours su que la stase existait. Cela étant, jusqu'aux équilibres ponctués, ils se refusaient à toute lecture littérale des archives fossiles au prétexte qu'elles étaient imparfaites<sup>97</sup>. Ils s'étaient par conséquent cantonnés à chercher et à trouver (avec difficultés donc) tout ce qui pouvait attester la nature gradualiste et anagénétique de l'évolution telle qu'elle était défendue par la Synthèse. Les équilibres ponctués ont fait sauter ce verrou et aujourd'hui les travaux sur la stase abondent,
3. Finalement, l'incorporation des équilibres ponctués à la théorie hiérarchique de la sélection s'est révélée majeure pour la maturation de cette nouvelle théorie de l'évolution. Les équilibres ponctués donnent en effet des éléments clairs et solides attestant de l'individualité des espèces, ce qui est une base nécessaire à la genèse et à l'étude des concepts propres à la macroévolution (*i.e.*, indépendants de la microévolution), comme la sélection ou le tri entre espèces par exemple.

### **9.2.3 Chapitre 10 de La Structure: La combinaison de la contrainte et de l'adaptation (de la structure et de la fonction) dans l'ontogenèse et la phylogénie : les contraintes historiques et l'histoire évolutive du développement**

Gould souligne que la théorie de l'évolution est (dans sa version la plus « dure ») totalement fonctionnaliste, *i.e.*, rien ne peut entraver la sélection naturelle dans l'adaptation d'un organisme à son environnement. Cette base fonctionnaliste trouve essentiellement son fondement dans le second principe (*i.e.*, « La sélection naturelle en tant que force créative », *cf.* section 9.1.2.1.2) qui stipule que la variation est le matériau brut sur lequel s'appuie la sélection et que ce matériau est abondant et isotrope. De fait, c'est la sélection naturelle qui dirige l'adaptation. Les évolutionnistes partisans du « structuralisme morphologique » se sont toujours (*i.e.*, dès la publication de L'Origine) violemment opposés à cette conception fonctionnaliste de l'évolution en affirmant que des facteurs internes pouvaient déterminer et orienter le changement évolutif. Cette opposition s'est maintenue jusqu'à nos jours. Elle rend compte – évidemment – de la façon dont Darwin a opposé les facteurs internes (la variation) aux facteurs externes (l'environnement) et des rôles qu'il leur a assigné : les facteurs internes fournissent le matériau brut et ne jouent aucun rôle dans l'orientation de l'évolution quand les facteurs externes – la sélection naturelle – détermine le changement évolutif<sup>98</sup>.

---

<sup>96</sup> L'évolution anagénétique d'une espèce est assimilée à la transformation de la masse entière de l'espèce parentale.

<sup>97</sup> Darwin rejeta explicitement en 1859 toute lecture littérale des archives géologiques au motif de leur imperfection, *cf.* le chapitre IX « Insuffisance des archives géologiques » dans L'Origine (page 333) : « Cependant, je n'aurais jamais, sans doute, soupçonné l'insuffisance et la pauvreté des renseignements que peuvent fournir les couches géologiques les mieux conservées, sans l'importance de l'objection que soulevait contre ma théorie l'absence de chaînons intermédiaires entre les espèces qui ont vécu au commencement et à la fin de chaque formation. ». Précisons qu'il est certain que la vision uniformitariste de la géologie de la terre de son ami Lyell est pour beaucoup dans la position de Darwin relative à l'imperfection supposée (et avérée dans certains cas !) des archives géologiques.

<sup>98</sup> Soit dit autrement le « hasard » d'un côté et la « nécessité » de l'autre.

Les facteurs internes sont souvent qualifiés de «contraintes» par les darwiniens dans la mesure où ils limitent dans certains cas le rôle de la sélection naturelle. Cela étant, Gould montre qu'il existe en réalité deux types de contraintes :

1. *Les contraintes «négatives»*. Ces contraintes entravent la liberté de la sélection naturelle. Ainsi, l'insuffisance de la variation, en empêchant l'accès à certains changements adaptatifs, est un exemple de contrainte de type négatif. Gould souligne que les darwiniens orthodoxes n'ont jamais pensé que ce type de contraintes menaçait réellement l'hégémonie de la sélection naturelle,
2. *Les contraintes «positives»*. Ces contraintes orientent, impulsent et/ou alimentent le changement évolutif. Ainsi, les allométries et les hétérochronies en promouvant la facilité, la rapidité et l'orientation de certains changements évolutifs sont de type positif. Ces contraintes positives, en canalisant certains changements, ne sont pas nécessairement opposées à la sélection naturelle. Au contraire, elles œuvrent souvent de concert avec elle pour produire des changements adaptatifs spectaculaires (*cf.* par exemple les travaux de Jones et Gould (1999) sur l'adaptation de *Gryphaea* via des néoténies<sup>99</sup>). Cela étant, les contraintes positives disputent la toute puissance de la sélection naturelle dans l'orientation du changement évolutif. De fait, elles ont toujours, selon Gould, posé problème aux darwiniens purs et durs.

Gould poursuit et approfondit sa critique du fonctionnalisme darwinien en continuant d'en pointer les limites. Il suggère ainsi (fort raisonnablement) qu'au moins trois facteurs, et non un seul !, sont susceptibles d'intervenir dans les processus d'édification des traits organismiques (*cf.* La Structure page 1474) :

1. Le facteur fonctionnaliste (*i.e.*, adaptations immédiates aux circonstances actuelles *via* la sélection naturelle),
2. Le facteur structuraliste (*i.e.*, traits apparus comme conséquences de l'apparition d'autres traits, ou traits construits par les forces physiques œuvrant sur le matériau biologique (*cf.* les théories de d'Arcy Thompson (1942) ou de Stuart Kauffman (1993) cités par Gould),
3. Le facteur historique (traits correspondant à l'héritage d'une forme ancestrale).

Pour souligner l'importance des contraintes historiques (négatives et positives) dans l'évolution, Gould retrace l'histoire du concept de parallélisme (*i.e.*, la similitude d'un trait chez deux espèces éloignées s'explique, au moins dans une certaine mesure, par le partage de gènes homologues (*i.e.*, hérités d'un ancêtre commun)) et montre en particulier comment on est passé de la convergence au parallélisme pour expliquer les cas d'apparition des yeux chez six *phyla* «d'animaux». Nous ne donnons ci-dessous qu'un très bref aperçu de cette histoire et de cet exemple.

Gould rappelle qu'en 1977 de Salvini-Plawen et Mayr (cité par Gould) soutenaient que «des photorécepteurs d'une forme ou d'une autre sont apparus au cours de l'évolution environ 40 à 60 fois indépendamment dans le règne animal, six *phyla* ayant élaboré des yeux complexes capables de former des images. Les six *phyla* en question sont, en parcourant selon son ordre traditionnel l'arbre phylogénétique du règne animal : les cnidaires (et plus précisément au sein de ce phylum, les cubozoaires), les annélides, les onychophores, les arthropodes, les mollusques et les vertébrés». Gould précise qu'à cette époque, le cas particulier de convergence entre les yeux des céphalopodes et des vertébrés était considéré comme archétypal. En effet, les yeux des céphalopodes et des vertébrés sont d'aspect semblable et fonctionnent de façon similaire. Cela étant, leur mode d'édification est distinct et réalisé à partir de tissus différents (évagination du cerveau chez les vertébrés ; invagination de l'épiderme chez les céphalopodes). Ces deux particularités renforçaient le caractère *a priori* homoplasique de l'ensemble.

---

<sup>99</sup> Rétention de traits juvéniles ayant orienté le changement évolutif par le biais de la canalisation.

Les années 1980 furent marquées par la découverte d'homologies profondes entre des *phyla* ayant divergé depuis plus de 500 millions d'années («explosion Cambrienne»). On a ainsi montré, par exemple, que les gènes du développement *hox* («gènes architectes») sont très conservés chez tous les bilatériens, *i.e.*, des arthropodes aux céphalopodes en passant par les vertébrés. Ces gènes, qui conditionnent certaines des voies génétiques du développement, sont clairement des exemples de contraintes négatives. Mais ils ont aussi très probablement joué un rôle positif dans l'évolution, *i.e.*, ces voies de canalisation génétique homologues proposent de l'intérieur certaines variations à la sélection naturelle. De fait, de nombreux cas de convergence (chers aux darwiniens orthodoxes en ce qu'elles sont la marque de la sélection naturelle) ont récemment été remis en question. L'exemple le plus emblématique est l'apparition des yeux (à cristallin unique) chez les vertébrés et les céphalopodes. En développant les travaux séminaux de Gehring (induction d'yeux surnuméraires via l'expression ectopique du gène *pax-6* (de souris ou de drosophile) sur les antennes, les pattes ou l'aile de la mouche, *cf.* Gehring, 1996) cité par Gould), Tomarev et collaborateurs (*cf.* (Tomarev *et. al.*, 1997) cité par Gould) ont montré l'existence d'un canal interne hérité de l'ancêtre commun des vertébrés et des céphalopodes. Ce canal aurait permis l'édification des yeux chez les vertébrés et les céphalopodes. Ainsi, contrairement à ce qui avait initialement été suggéré, on serait ici dans un cas typique de parallélisme : il y a homoplasie au niveau du résultat, mais ce résultat a été en partie conditionné par l'existence d'une voie de développement homologue. Cet exemple, et d'autres, semblent montrer que les voies qui conduisent à l'apparition des yeux ne sont pas entièrement distinctes chez les animaux.

Aujourd'hui, selon Gould, les exemples de parallélisme sont si nombreux (entre *phyla* proches (e.g., cas des appendices alimentaires des crustacés) mais aussi entre *phyla* éloignés (e.g., cas de l'apparition des yeux chez les céphalopodes et les vertébrés)) qu'il semble sage de reconnaître que le matériau brut fourni à la sélection naturelle n'est pas isotrope. L'existence avérée de canaux préférentiels (qui peuvent être initialement apparus comme des adaptations) fondés sur l'architecture et l'histoire évolutive du développement est un élément plaidant fortement à l'encontre de l'isotropie de la variation.

Gould clôt son argumentaire sur l'importance du facteur historique en développant un point de vue personnel sur la répartition non aléatoire des espèces dans le «morpho-espace». Cette répartition a, semble-t-il, toujours posé un problème aux darwiniens orthodoxes. En effet, selon ces derniers, la sélection naturelle permet *a priori* à n'importe quelle espèce d'atteindre n'importe quel optimum. Dans ces conditions, on peut légitimement s'interroger sur les raisons pour lesquelles les espèces ne sont pas réparties de façon plus homogène dans ce morpho-espace. Pour les darwiniens orthodoxes ce peuplement en essaim du morpho-espace reflète «la discontinuité objectivement vérifiable des niches adaptatives» (*cf.* (Dobzhansky, 1951) cité par Gould). Si Gould ne doute pas qu'un certain nombre de discontinuités du morpho-espace puisse s'expliquer par ce biais, il soutient néanmoins que, dans la plupart des cas, ces discontinuités sont le reflet de contraintes historiques. Pour illustrer sa position, Gould reporte une question posée par Arthur et Farrow (1999) (cité par Gould) «Pourquoi tous les vertébrés terrestres sont-ils tous des «tétrapodes» (hormis les cas de pertes secondaires, comme chez les serpents), tandis qu'aucun d'entre eux ne présente six, huit ou de nombreuses pattes ?». La réponse (étouffée) de Gould à cette question convoque l'ancêtre commun des bilatériens et l'intéressante et fondamentale notion de contingence dans l'histoire de l'évolution des espèces. Pour résumer, Gould avance que si, dans bien des cas, l'espèce à l'origine d'un *phylum* n'est qu'un des *optima* retenus par l'évolution quand d'autres solutions auraient pu être tout à fait acceptables, il n'en demeure pas moins vrai que c'est finalement cette espèce qui conditionne souvent durablement l'histoire de toute la descendance.

#### **9.2.4 Chapitre 11 de La Structure: La combinaison de la contrainte et de l'adaptation (de la structure et de la fonction) dans l'ontogenèse et la phylogenèse : les contraintes structurales, les expansions structurales et l'importance fondamentale de**

## L'exaptation dans la macroévolution

Gould poursuit dans ce chapitre sa charge contre le fonctionnalisme darwinien qui tend selon lui à surévaluer les facteurs fonctionnalistes au dépend des facteurs historiques et structuralistes. Après avoir réévalué, on l'a vu dans la section précédente, le rôle de la contrainte historique dans l'orientation du changement adaptatif, il s'attache ici à montrer l'importance des «expansions structurales» qu'il définit comme des traits non adaptatifs apparus initialement en tant que conséquences physiques (structurales) d'autres traits. Il soutient que ces traits naissent fréquemment et que leur rôle dans l'évolution est capital en ce qu'ils représentent une réserve exaptative considérable, *i.e.*, ces traits originellement sans fonction sont parfois cooptés ou récupérés dans le cadre d'un processus fonctionnaliste. Pour soutenir sa thèse, en souligner par la suite l'importance et montrer en quoi elle représente une véritable rupture par rapport à l'orthodoxie darwinienne, Gould retrace l'histoire du «principe de changement de fonction» élaboré par Darwin.

Le changement de fonction est une réponse magistrale de Darwin à l'incapacité manifeste de la sélection naturelle à édifier un trait dès lors que les stades initiaux de ce trait ne procurent aucun avantage du type de ceux conférés par le trait finalement édifié. Darwin n'introduit que de façon très lapidaire son principe de changement de fonction dans la première édition de *L'Origine* (*cf.* *L'Origine*, «Organes très parfaits et très complexes» dans le chapitre 6 «Difficulté de la théorie»). Cependant, sous la pression des pertinentes critiques de Saint George Mivart<sup>100</sup> (1871), Darwin finira par y consacrer un chapitre entier qu'il ajouta aux éditions ultérieures de *L'Origine* (*cf.* *La Structure*). Gould illustre le principe du changement de fonction de la façon suivante : «Je peux comprendre comment fonctionnent les ailes pour permettre le vol ; mais comment l'évolution a-t-elle pu édifier une aile sur le mode gradualiste et adaptationniste de Darwin, dans la mesure où 5% d'aile ne procure manifestement aucun avantage pour voler». La réponse – géniale ! – de Darwin à cette objection a été d'imaginer que les stades initiaux peuvent avoir eu par le passé une fonction différente du stade final et procurer dans le cadre ancestral certains avantages adaptatifs. Dans le cas d'école évoqué précédemment, le paradoxe peut être levé en postulant (avec raison) que la fonction actuelle du trait considéré n'a pas de rapport avec sa fonction originelle. Ainsi, on sait aujourd'hui que les «proto-ailes» des «petits dinosaures coureurs», ancêtres de nos oiseaux actuels, étaient impliquées dans la thermorégulation et non dans le vol (ces informations sont tirées de *La Structure*). Gould souligne que Darwin approfondira sa réponse à l'objection initiale de Mivart en proposant (et étayant) le scénario suivant : *i*) une même fonction peut être accomplie par plus d'un organe et un organe peut accomplir plus d'une fonction, *ii*) la sélection naturelle va s'appuyer sur la redondance pour promouvoir l'évolution<sup>101</sup>. Les processus évolutifs de ce type sont aujourd'hui largement documentés dans l'histoire du vivant, *cf.* par exemple Gould page 1710 : «Ainsi, les os de la mâchoire du reptile ont pu devenir des os de l'oreille interne des mammifères, parce qu'ils jouaient déjà un certain rôle dans la transmission des sons alors qu'ils fonctionnaient prioritairement en tant qu'os d'articulation de la mâchoire chez les ancêtres thérapside des

---

<sup>100</sup> Mivart admettait l'évolution des espèces mais déniait à la sélection naturelle tout rôle prépondérant dans l'évolution. Il lui reconnaissait seulement la faculté d'éliminer les moins aptes.

<sup>101</sup> L'exemple favori utilisé par Darwin pour illustrer ses conceptions est erroné (mais l'idée de base est elle valide), *cf.* *L'Origine* p 204-205 : «La vessie natatoire a semble-t-il été convertie en poumons adaptés à la respiration aérienne. Des transitions de ce genre ont souvent dû être grandement facilitées par la conjonction de deux phénomènes : le même organe desservant simultanément des fonctions différentes, puis se spécialisant en l'une d'elle ; et deux organes tout à fait distincts accomplissant simultanément la même fonction, l'un d'eux se perfectionnant ensuite dans une autre fonction tandis qu'il est suppléé par l'autre.». En réalité ce sont les poumons présents chez des poissons plésiomorphes qui ont donné la vessie natatoire des poissons téléostéens. Gould note que «les poumons des poissons ancestraux peuvent aussi fonctionner comme organes de flottaison tandis que de façon encore plus évidente, les branchies remplissent aussi bien que les poumons leur fonction respiratoire. Les dipneustes actuels gardent les deux systèmes, comme leur nom formel, Dipnoi [autrement dit, «deux respirations»], l'atteste.».

mammifères (principe de deux fonctions accomplies par une même structure). Ils ont ensuite été libre de passer dans l'oreille moyenne, parce que les formes de transition – comme cela est démontré de façon concrète par des fossiles tels que *Diarthrognathus* (ce n'est pas qu'une hypothèse plausible) – possédaient une double articulation de la mâchoire (principe réciproque de deux structures accomplissant une même fonction) : et les os de la vieille articulation carré-articulaire ont alors pour devenir le malleus et l'incus de l'oreille moyenne, parce que la nouvelle articulation dentaire-squamosal était déjà en place et fonctionnelle, ce qui évite d'avoir eu à envisager un improbable intermédiaire dont la mâchoire n'aurait pas eu d'articulation fonctionnelle.»

Note : pour d'autres exemples voir La Structure page 1713-1714, 1716-1717.

Darwin avait donc clairement compris que les raisons historiques de l'apparition d'un trait (*i.e.*, sa base adaptative passée) et son usage présent (*i.e.*, sa base adaptative présente) n'avaient pas nécessairement de lien. Cela étant, il faisait largement l'hypothèse que le trait considéré (le stade final) était originellement un trait (le stade initial) apparu pour des raisons fonctionnalistes. Par ailleurs, s'il admettait que certains traits avaient pu apparaître pour des raisons non adaptatives<sup>102</sup>, il pensait que ces cas étaient rares et de toute façon généralement suivies d'une cooptation adaptative<sup>103</sup> (Gould parle «d'exaptation des stades initiaux», là où on a longtemps parlé de «préadaptation» (terme maladroit s'il en est)). *A contrario*, Gould soutient que de nombreux traits apparaissent pour des raisons non adaptatives, *i.e.*, ces traits apparaissent initialement comme la conséquence de l'apparition de traits activement édifiés par la sélection (*i.e.*, comme résultat d'une adaptation). Il nomme «expansion structurale» ce type de trait (*cf.* également Gould, 1997)). Il fait l'hypothèse qu'ils sont nombreux et qu'une fois créés, ils sont susceptibles d'être exaptés (c'est à dire d'entrer dans une séquence adaptative).

Gould s'emploie alors à prouver que les expansions structurales sont courantes et maintenues suffisamment longtemps pour être exaptées. Concernant le maintien par l'évolution, Gould reconnaît évidemment que des traits fortement inadaptatifs n'ont aucune chance de persister. En revanche, des traits non adaptatifs neutres, ou quasi neutres, peuvent être maintenus soit parce qu'ils sont invisibles par la sélection soit, plus vraisemblablement, parce qu'ils sont des conséquences nécessaires (*i.e.*, des «sous-produits architecturaux») de traits importants pour l'organisme. Gould donne quelques exemples d'expansions structurales impliquées dans un processus adaptatif :

1. Chez les escargots, l'espace ombilicale semble être apparu en tant qu'expansion structurale. Cet espace aurait par la suite été coopté par certaines espèces en tant que chambre d'incubation (protégeant ainsi les œufs de ces espèces),
2. *Megaloceros gigantis* possédait une ramure de taille exceptionnelle. Les apophyses neurales de cet animal sont très développées car elles fournissent une aire d'attachement importante aux muscles chargés de soutenir la tête et le coup. Gould soutient que l'apophyse neurale de *Megaloceros gigantis* a été cooptée dans le cadre des parades sexuelle entraînant la formation d'une bosse proéminente parée de couleur sur le front de cet animal.

Cela étant, c'est en contextualisant la notion d'expansion structurale et d'exaptation dans le cadre de la théorie hiérarchique de la sélection que Gould se montre le plus convaincant. Dans ce

---

<sup>102</sup> L'Origine, «Difficultés de la théorie», page 258 : «Mais il est certain que de nombreuses modifications, entièrement dues aux lois de croissance, et n'offrant de prime abord aucun avantage à une espèce, ont été plus tard mises à profit par les descendants modifiés de cette espèce.»

<sup>103</sup> C'est le cas des sutures du crâne qui, à la naissance, ne sont pas soudés chez les mammifères. Cette absence de soudure facilite la parturition mais elles ne sont en aucun cas apparues pour des raisons fonctionnelles chez les mammifères puisque ce trait est hérité de formes ancestrales qui naissaient à partir d'œuf ! Gould soutient (page 1746) qu'il s'agissait peut-être «d'une conséquence banale de quelques nécessité développementale.»

contexte, Gould soutient avec raison que si un trait apparu pour des raisons adaptatives à un niveau donné est visible à un autre niveau, il représente nécessairement à ce niveau une expansion structurale, c'est à dire un trait apparu pour des raisons non adaptatives. Ce trait rentre alors de fait dans la réserve exaptative du niveau dans lequel il a été injecté. Pour bien se faire comprendre, Gould donne quelques exemples :

1. Une duplication de gènes peut être la conséquence d'une sélection génique (*i.e.*, une augmentation de la représentation de ce gène au sein du génome). Au niveau gène c'est donc une adaptation, mais au niveau organisme, c'est une expansion structurale. La duplication peut avoir pour conséquence l'augmentation de l'expression de ce gène et conférer – par hasard – à l'organisme un avantage sélectif. On se trouve donc dans un cas d'exaptation au niveau organisme d'une expansion structurale qui est une adaptation au niveau gène. Notons que cette expansion peut aussi être exaptée via une néofonctionnalisation d'une des deux copies (*cf.* les *scenarii* envisagés par Ohno (1970) dans le cadre de la duplication de gènes, *scenarii* qui ne sont d'ailleurs pas sans rappeler la redondance «organes/fonctions» pointée par Darwin). Soulignons pour finir sur ce thème, que les interactions entre les niveaux gène et organisme sont à la base d'un nombre quasi illimité de cas d'expansions structurales exaptées ou pas. Gould cite par exemple le rôle majeur joué par les retrotransposons dans l'évolution du génome des mammifères et des mammifères eux-mêmes (*cf.* (Kazazian, 2000)),
2. L'adaptation d'un organisme de forme larvaire planctotrophe à une forme larvaire lécitotrophe (non planctotrophe) va conférer à son espèce un taux de spéciation plus important (exaptation au niveau de l'espèce d'un trait apparu pour des raisons fonctionnelles au niveau organismique, *cf.* la section 9.2.1.1.2.3 pour une discussion à ce (vaste) sujet),
3. Gould reporte une étude de Podos (2001), tout à fait fascinante (mais toujours débattue), relative aux «pinsons de Darwin». Cette étude rappelle que l'adaptation de la taille et de la forme des becs – en réponse aux changements climatiques et à la compétition avec les autres espèces – impose des conséquences automatiques sur «la forme, le style et la gamme du chant qui en résulte». Or, «un bec plus pointu et plus étroit permet davantage de variété et de précision dans le chant qu'un bec plus fort et plus large». Le chant étant un facteur important dans le processus de spéciation chez les oiseaux (en ce qu'il conditionne la reconnaissance des partenaires sexuels et éventuellement un «isolement reproductif»), Podos fait l'hypothèse qu'un changement adaptatif de la forme du bec au niveau organismique peut être exapté au niveau de l'espèce. Il postule ainsi que les espèces à bec fort et large auront une tendance moins prononcée à la spéciation que les espèces à bec plus pointu et étroit.

Gould insiste finalement sur le fait que les différents niveaux de la hiérarchie ne gèrent pas de façon identique l'apparition des expansions structurales. Ainsi, par exemple, il existe (au moins) une différence fondamentale entre les niveaux organisme et espèce:

1. La sélection naturelle, qui agit sur de nombreux organismes dont la durée de vie est courte, maîtrise assez efficacement les expansions structurales résultant d'adaptation au niveau gène, *i.e.*, la sélection naturelle est capable de les contenir, de réprimer leur production anarchique, de les recruter, *etc.*,
2. En revanche, la sélection entre espèces, qui agit sur un petit nombre d'individus espèces dont la durée de vie se compte en millions d'années, a du mal à réprimer les expansions structurales issues du niveau organisme. Gould prétend que cette mauvaise gestion confère aux individus espèces une réserve exaptative beaucoup plus riche que celles des individus organismes. La richesse de cette réserve exaptative lève même, selon Gould, l'apparent paradoxe entre adaptation et évolutivité (perçue comme «flexibilité en vue d'avantages futurs»). Ainsi, la sélection naturelle en adaptant les organismes à un environnement local immédiat n'agit que dans l'urgence et pour le présent. Elle est de fait incapable de créer des traits qui confèreraient

aux organismes une flexibilité dans un lointain futur. C'est la «réserve exaptative» des individus espèces et la sélection entre espèces qui tiennent ce rôle capital.

Note : selon Gould, les darwiniens orthodoxes lèvent le paradoxe de l'évolutivité en soutenant que, dans certains cas, l'adaptation locale va se réaliser au moyen d'une innovation évolutive de type généraliste (en gros «qui peut le plus peut le moins»). Gould soutient que les darwiniens orthodoxes ne croient pas vraiment à ce qu'ils affirment (Gould soutient que ces darwiniens savent pertinemment que la sélection naturelle spécialise bien plus qu'elle ne généralise). Il souligne que les termes (de moins en moins employés) «d'opportunisme de l'évolution», «de préadaptation» et «d'hyperspécialisation» reflètent l'inadéquation du cadre darwinien à comprendre certains phénomènes évolutifs. A ce titre, Gould décrit comment élégamment interpréter «l'hyperspécialisation» dans le cadre de la théorie hiérarchique : «... on peut dire que l'organisme se spécialise adaptativement pour son propre bénéfice immédiat, et que l'espèce souffre d'une conséquence secondaire non adaptative (qui va devenir finalement inadaptative) sous la forme d'une expansion structurale transniveau, représentant l'expression de l'adaptation organismique au niveau de l'espèce.»

### **9.2.5 Chapitre 12 de La Structure: Les étages du temps et la mise en question de l'extrapolationnisme avec un épilogue sur l'interaction entre la théorie générale et l'histoire contingente**

Ce chapitre est une vive et efficace critique de l'extrapolation microévolutive, *i.e.*, la macroévolution considérée comme une extrapolation uniformitariste de la microévolution darwinienne. Gould va soutenir que, pour aux moins trois raisons (les équilibres ponctués, la sélection entre espèces et les extinctions en masse), l'histoire évolutive n'est pas un processus d'accumulation sur le temps long des mécanismes microévolutifs prenant place au sein des populations dans le temps court.

Gould souligne, dans un premier temps, que la réfutation de cet extrapolationnisme peut être déduit de la théorie hiérarchique de la sélection telle qu'elle a été présentée (six niveaux de sélection, mis en avant du rôle clef dans l'évolution des facteurs historiques et structuraux, concept d'expansions structurales (*i.e.*, traits non adaptatifs versés dans la réserve exaptative), importance de la réserve exaptative chez l'individu espèce, *etc.*). Cela étant, Gould choisit ici une forme différente pour mettre en échec la thèse extrapolationniste : il développe dans ce chapitre une théorie appelée «Les différents étages du temps». Cette théorie s'appuie sur une représentation du temps en trois étages (Gould précise qu'il pourrait y en avoir d'autres). Le premier étage du temps est le siège de l'anagenèse au sein des populations. A cet étage, les puissants mécanismes darwiniens dominent. Cela étant, les équilibres ponctués, qui s'opposent à l'anagenèse au sein des populations, circonscrivent le deuxième étage du temps. Ce deuxième étage est le lieu où règne la sélection entre espèces qui détermine les tendances évolutives au sein des clades (*i.e.*, succès différentiel de certains taxa au sein de certains clades). Pour autant, les extinctions de masse, qui représentent le troisième étage du temps, interdisent d'extrapoler les tendances évolutives au sein des clades à partir du second étage seul. Nous ne détaillons pas ici les deux premiers étages de la théorie de Gould dans la mesure où nous les avons déjà abordés. En revanche, nous donnons ci-dessous quelques clefs concernant l'étage des extinctions en masse qui a récemment fait l'objet de découvertes majeures.

Pour des raisons historiques, tenant largement aux conceptions uniformitaristes et gradualistes de Lyell et de Darwin, le catastrophisme a longtemps été rejeté comme phénomène susceptible de jouer un rôle majeur dans l'histoire du vivant (rappelons que Darwin a toujours écarté ce type de *scenarii* en posant l'imperfection des archives géologiques, *cf.* le chapitre 9 de L'Origine «Insuffisance des archives géologiques»). Les travaux de Walter Alvarez sur l'extinction en masse K-T (Cretacé-Tertiaire) – provoqué selon toute vraisemblance par l'impact d'un objet céleste sur la terre – ont bouleversé les idées reçues (*cf.* (Alvarez *et. al.*, 1980) cité par Gould<sup>104</sup>). Si l'hypothèse

---

<sup>104</sup> Si Gould semble privilégier cette hypothèse, il est vraisemblable que le «volcanisme du Deccan» ait été impliqué dans cette extinction (libération de quantité gigantesque de gaz et de poussière).

d'Alvarez ne semble pas en mesure de rendre compte des quatre autres extinctions en masse survenues lors de l'éon Phanérozoïque, son travail a été le point de départ de recherches en paléontologie qui ont montré que durant ces périodes paroxystiques les espèces ne s'éteignent pas au hasard. Aux extinctions aléatoires, les paléontologues privilégient aujourd'hui le modèle du «changement de règles» qui spécifie que les espèces (ou les groupes) s'éteignent pour des raisons bien définies liées par exemple aux caractéristiques de leur anatomie, de leur physiologie ou de la structure de leurs populations. Gould souligne que la redistribution de la diversité qui fait suite aux changements de règles conduit à des redéploiement majeurs de l'histoire du vivant qui sont (dans une large mesure) indépendants de la sélection naturelle.

Les exemples illustrant le modèle du changement de règles sont nombreux. Ils montrent que dans bien des cas les avantages d'hier se révèlent être des inconvénients lors d'un changement drastique de règles (et *vice versa* : des «inconvénients» ont pu devenir des atouts). Gould cite quelques exemples :

1. S'il est vrai que la taille des dinosaures leur a permis de dominer les biotes terrestres durant des millions d'années, il est probable que cette taille soit devenue un handicap lors de l'extinction K-T. De même, si la petite taille des mammifères a longtemps représenté un désavantage (en limitant par exemple leur expansion ?), c'est cette caractéristique qui leur a permis de survivre à la même époque,
2. Les plantes se reproduisant au moyen de graine pouvant rester à l'état de dormance dans le sol ont eu tendance à survivre en plus grand nombre lors de l'extinction K-T (*cf.* (Wolfe, 1990) cité par Gould),
3. Les espèces animales se nourrissant de plantes vivantes ont eu des taux d'extinction plus élevés que celles s'alimentant à partir de plantes mortes (*cf.* (Sheehan et Hansen, 1986) cité par Gould).
4. Durant l'épisode d'extinction K-T, la variation des taux d'extinction du plancton océanique a été très importante. Ainsi, «73 pour cent des genres de coccolithophoridés, 85 pour cent de ceux des radiolaires et 92 pour cent de ceux des foraminifères se sont éteints, tandis que les diatomées n'ont perdu que 23 pour cent de leurs genres.». Kitchell, Clark et Combos (1986) ont fait l'hypothèse (validée par la suite par Griffis et Chapman, *cf.* (Griffis & Chapman, 1988) cité par Gould) que, durant l'extinction K-T, les diatomées ont exapté leur capacité à survivre dans des conditions d'obscurité. Ce trait, s'il est selon toute vraisemblance le résultat d'une adaptation dans le cadre de la microévolution (*i.e.*, survie durant les nuits polaires chez les espèces photosynthétiques vivant à des latitudes élevées), s'est révélé un atout majeur lors de l'épisode d'extinction K-T (on fait généralement l'hypothèse, en effet, que les poussières projetées dans l'atmosphère suite à l'impact de la météorite ont provoqué une nuit de quelques mois).

### 9.3 Résumé de la théorie hiérarchique de la sélection<sup>105</sup>

La théorie hiérarchique de la sélection préserve le noyau sélectionniste de la théorie de l'évolution au niveau organisme mais ajoute cinq niveaux de sélection supplémentaires : le gène, la cellule, le dème (*i.e.*, petite population d'organismes appartenant à une même espèce), l'espèce et le clade (*i.e.*, «population d'espèces ayant un ancêtre commun»). Tous les niveaux fonctionnent selon un mode calqué sur celui des organismes et sont *a priori* susceptibles d'interagir les uns avec les autres, que ce soit en synergie ou en opposition.

---

<sup>105</sup> Gould est l'auteur de cette théorie, mais rappelons que, dans une mesure certaine, cette théorie s'est élaborée et s'élabore encore sur un mode collaboratif.

### 9.3.1 Les six niveaux de sélection

Chaque niveau est peuplé d'individus évolutionnistes (les individus gènes, les individus cellules, ..., les individus clades). Les individus évolutionnistes sont des unités de sélection définies par les quatre caractéristiques suivantes :

1. Un individu évolutionniste possède des traits qui lui sont propres, *i.e.*, des traits qui sont irréductibles à ses constituants de niveaux inférieurs (e.g., les organismes dans le cas de l'individu espèce),
2. Des traits propres à l'individu évolutionniste interagissent avec l'environnement dans lequel il évolue,
3. Certains de ces traits sont impliqués dans la prolifération différentielle d'individus de même type (*i.e.*, certains des traits propres à l'individu et interagissant avec l'environnement permettent de produire davantage d'individus (différentiel de naissance positif) qui sont par hasard adaptés aux conditions de l'environnement (différentiel de survie positif)),
4. Au moins une partie des traits précédents est héritable à la descendance.

Un ensemble d'individus évolutionnistes (de même type) forme une collection. Le changement (l'évolution si on préfère) dans les collections s'opère selon différentes modalités (la sélection et la dérive sont les plus connues).

Le niveau organisme figure trivialement le schéma général donné ci-dessus. Ce niveau est le domaine de la microévolution où les individus organismes sont soumis à la sélection naturelle.

### 9.3.2 La hiérarchie n'est pas organisée de «façon fractale»

Les différents niveaux étant peuplés par des individus caractérisés par une même définition, tous les critères utilisés pour définir, par exemple, à un niveau donné *i*) l'individualité et, *ii*) les différentes modalités du changement au sein d'une collection d'individus (l'évolution), sont susceptibles d'avoir des analogues à un autre niveau. Les critères en question, s'ils sont transposables d'un niveau à l'autre, n'ont pas nécessairement les mêmes propriétés ni la même importance. Ainsi, par exemple, Gould défend l'idée que «la dérive spécifique» (qui est l'analogue au niveau espèce de la dérive génétique<sup>106</sup> au niveau organisme) est plus forte que la dérive génétique dans la mesure où le nombre d'espèces composant un clade est beaucoup plus faible que le nombre d'organismes composant une espèce.

### 9.3.3 Les interactions entre les différents niveaux

Dans la théorie hiérarchique de la sélection présentée par Gould, la «communication» entre les différents niveaux se matérialise essentiellement par les «expansions structurales». Gould définit une «expansion structurale» comme un trait initialement non adaptatif apparu en tant que conséquence physique (structurale) d'autres traits. En conséquence, un trait apparu pour des raisons adaptatives à un niveau donné et visible à un autre niveau est une expansion structurale à ce dernier niveau, *i.e.*, si, au niveau où ce trait devient visible, il n'est clairement pas le résultat d'une adaptation, il est cependant susceptible d'être exapté (*i.e.*, il est susceptible d'entrer dans un processus adaptatif).

---

<sup>106</sup> Au niveau d'une population finie d'organismes, la dérive génétique (une des modalités du changement évolutif) est la variation des fréquences alléliques dues aux erreurs d'échantillonnage (*cf.* (Wright, 1931, 1932), (Fisher, 1930), (Haldane, 1932) cités par Gould)). La force de la dérive génétique est proportionnelle à la taille (efficace) de la population. De fait, plus la taille d'une population d'organismes est petite, plus un allèle a de chance de se retrouver fixé dans cette population indépendamment de «la valeur adaptative» qu'il confère aux individus qui le portent.

Les éléments génétiques (comme les transposons) qui se multiplient (ou se sont multipliés) préférentiellement au sein des génomes (en utilisant toute une batterie d'artifices pour augmenter leur représentation au sein de ces génomes) sont le fruit d'une sélection au niveau gène. Au niveau organisme, ce sont des expansions structurales. Ils offrent à la sélection naturelle un matériel sur lequel s'appuyer pour édifier de nombreuses innovations (c'est le cas par exemple des LINE-1 qui sont des rétrotransposons mammaliens majeurs<sup>107</sup>). Cela étant, l'interaction des niveaux gène et organisme ne prend pas nécessairement la forme d'une synergie comme on vient de l'exposer. Dans certains cas en effet, la sélection au niveau organismique doit s'employer à maintenir l'intégrité des organismes en réprimant ou en maîtrisant toute prolifération anarchique des individus gènes.

L'exemple qui suit est moins trivial (il fut originellement formulé par Sewall Wright<sup>108</sup> ; Gould le réinterprète à l'aune de la théorie hiérarchique de la sélection, cf. La Structure pages 770-772 pour plus de détails). Il montre comment une sélection prenant place au niveau du dème, qui est un niveau supérieur à celui des organismes, conduit à une augmentation de l'adaptation de l'espèce en tant que tout :

- La force de la dérive génétique est importante au sein des dèmes (cela est vrai dans la mesure où on fait l'hypothèse que le nombre d'individus composant un dème est faible),
- Cette dérive génétique va créer de la diversité,
- La sélection entre dèmes va s'appuyer sur cette diversité pour faire un tri,
- Cette sélection va conduire à un accroissement de l'adaptation pour l'espèce en tant que tout.

Cet exemple montre, de façon assez édifiante, que la dérive n'est nullement un facteur opposé à l'adaptation (à condition de percevoir que l'adaptation n'a pas lieu au niveau où prend place la dérive). Au contraire, la dérive est ici un moyen de produire de la diversité (au niveau dème) qui sera utilisée comme matériau de base par la sélection entre dèmes pour édifier une adaptation au niveau de l'espèce.

Note : précisons que pour marquer (marteler !) la relative indépendance du niveau gène relativement au niveau organisme, Gould convoque également la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire de Motoo Kimura. Cette théorie suggère que la plupart des mutations sur l'ADN sont neutres. L'ADN subit donc finalement peu de pression sélective en provenance du niveau organismique (même si elles sont pour le moins cruciales !). Pour appuyer cette interprétation, Gould cite Kimura (page 960) (cf. (Kimura, 1991) page 367 cité par Gould): «en contraste radical avec la théorie de l'évolution par la sélection naturelle, la théorie neutraliste de l'évolution affirme que l'écrasante majorité des changements évolutifs au niveau moléculaire résulte de la fixation aléatoire (due à la dérive découlant des erreurs aléatoires d'échantillonnage au sein de populations de dimension finie) de mutants sélectivement neutres (c'est à dire sélectivement équivalent), lorsque les mutations se produisent continuellement». De ce point de vue, au niveau de l'ADN ce ne serait donc pas la sélection naturelle qui règne en maître mais «l'aléatoire».

#### **9.4 Analyse de La Structure à l'aune de la méthode des «Preuves et réfutations»**

**Avertissement** : cette partie est « en construction ». En effet, il y a quelques semaines, au cours de

<sup>107</sup> Cette façon tout à fait élégante de présenter les choses souligne le rôle important joué dans l'évolution par des traits apparus «sans raison» (c'est à dire sans avoir été explicitement sélectionnés à des niveaux donnés). Cette vision des choses tranche nettement avec la vision darwinienne originelle où l'édification de tout trait (ou presque) est (ou a été) un résultat de la sélection naturelle.

<sup>108</sup> Gould dresse dans La Structure un saisissant portrait de la vie scientifique de cet éminent chercheur. Ses idées non conformistes (i.e., rôle capital de la «non adaptation» et de «la sélection entre dèmes» dans l'évolution) lui ont valu un certain ostracisme de la part des pères fondateurs de la Synthèse (règne «du tout adaptatif et du tout organisme»). Après avoir reformulé ses idées originales pour coller à la Synthèse, il a fini (selon Gould) – à la faveur de la genèse de la théorie hiérarchique de la sélection – par revenir à leur contenu originel.

la relecture de mon manuscrit, j'ai été amené à revoir certaines de mes certitudes au sujet de l'œuvre de Lakatos. Je correspond actuellement avec Jean-Marie Laborde (informaticien, mathématicien, chercheur en mathématiques discrètes et initiateur du célèbre projet (au moins en Intelligence Artificielle, puisque c'est dans ce cadre que j'en ai entendu parlé pour la première fois) «Cabri-géomètre») et Nicolas Balacheff (Directeur de recherche au CNRS, Directeur du laboratoire Leibniz, IMAG) afin de réexaminer la notion de «contre-exemple» chez Lakatos.

On peut interpréter et évaluer La Structure en la passant au crible d'une méthodologie de la découverte en mathématique décrite avec précision par Imre Lakatos<sup>109</sup> dans «Preuves et réfutations, Essai sur la logique de la découverte mathématique» (1984). Si cette méthodologie concerne les mathématiques, Lakatos la généralise de fait aux théories scientifiques en posant qu'«Heuristique mathématique et heuristique scientifique sont très semblables, non parce qu'elles sont toutes deux inductives, mais parce que toutes deux se caractérisent par la mise en œuvre de conjectures, de preuves et de réfutations. La différence, importante, réside dans la nature respective des conjectures, des preuves (en sciences des explications) et des contre-exemples.» (page 94).

Dans la section 9.4.1 nous résumons les principales thèses de Lakatos concernant la logique de la découverte en mathématique. Dans la section 9.4.2 nous donnons un aperçu de la méthode des preuves et réfutations. Dans la section 9.4.3 nous analysons La Structure à l'aune de cette méthode et montrons que les révisions et les élargissements proposés par Gould sont majeurs.

### 9.4.1 Généralités

Dans Preuves et réfutations, Lakatos soutient que la découverte en mathématique, et plus généralement que le développement des théories mathématiques non formelles, sont le fruit d'un dialogue entre des conjectures, des preuves et des réfutations. Il montre ainsi que l'énoncé d'une conjecture<sup>110</sup> se modifie (s'améliore, se bonifie) non seulement sous l'effet des réfutations, mais également, ce qui est beaucoup plus original, sous l'effet des preuves (soit dit autrement, on passe généralement de la conjecture initiale à la conjecture finale (le théorème) en améliorant différentes conjectures sous la pression des réfutations (qu'on objecte aux conjectures, ce qui est classique) et des preuves (qu'on tente de faire)). Ce que soutient Lakatos en réalité, c'est que si conjectures, preuves et réfutations sont dignes de ce nom, elles permettent de progresser dans la découverte de la vérité quand bien même elles sont fausses ou incomplètes. Lakatos dénie de fait aux approches euclidiennes (*i.e.*, pourvoir un domaine d'axiomes vrais formulés en des termes clairs) tout rôle majeur dans la découverte en mathématique. Mieux (ou pire, c'est selon !), Lakatos croit profondément que faire de la clarification ou de l'explication de concepts un préalable à tout débat scientifique est une grave erreur (*i.e.*, une entrave à la découverte).

Pour étayer sa thèse, Lakatos retrace la genèse d'une méthodologie, «la méthode des preuves et réfutations» (attribuée au mathématicien Seidel, 1847), qui est aussi une histoire de la rigueur en mathématique pour la période allant du milieu du 18<sup>ième</sup> à la fin du 19<sup>ième</sup> siècle. Lakatos illustre cette méthodologie, et cette histoire, en nous présentant «l'évolution» de la conjecture d'Euler, *i.e.*, «Pour tout polyèdre quelconque :  $S-A+F = 2$ , où S est le nombre de sommets, A le nombre d'arêtes et F le nombre de faces». Il nous montre ainsi comment, sous l'effet des preuves et des réfutations, la conjecture initiale d'Euler trouvera finalement son achèvement dans un énoncé dû à Poincaré,

---

<sup>109</sup> Pour situer Lakatos, précisons simplement qu'il a, en 1969, succédé à Popper à la tête du «département de philosophie et de logique» de la London School of Economics.

<sup>110</sup> Précisons que pour Lakatos, la conjecture «initiale» n'est nullement le fruit d'une induction. Ce dernier soutient en effet que l'induction, en sciences comme en mathématique, n'existe pas. Pour étayer son point de vue, Lakatos montre (*cf.* pages 86-88) qu'on ne pose généralement pas une conjecture en partant d'un ensemble d'entités satisfaisant ou réfutant une propriété (c'est sans doute vrai si on réduit l'induction au processus décrit par Lakatos dans son ouvrage (mais on peut fort bien considérer que l'induction ne se réduit pas à ce que présente Lakatos)).

tout en ayant été formulée différemment par de nombreux mathématiciens. Lakatos détaille particulièrement le travail de Cauchy sur la conjecture d'Euler. Cauchy, auteur d'une «révolution de la rigueur»<sup>111</sup>, a en effet systématisé dans son travail l'application d'un programme de type euclidien (*i.e.*, prouver tout ce qui n'a pas encore été prouvé ou tout ce qui n'est pas parfaitement établi). Lakatos affirme que l'application immodérée de cette méthodologie euclidienne par Cauchy a été un frein (à l'époque tout au moins) à la découverte de la forme achevée de la conjecture d'Euler. Dans la tradition euclidienne en effet, les conjectures et les preuves sont strictement séparées. Face à la réfutation d'un théorème par un contre-exemple, Cauchy améliore le «théorème» en restreignant son domaine d'application sans généralement toucher à la preuve (ce faisant Cauchy converge vers la certitude, mais passe clairement à côté de la complétude). Le problème de fond pour Lakatos est qu'il n'y a pas ici une véritable interaction entre les preuves et les réfutations.

Soulignons que parallèlement à sa thèse première, Lakatos soutient dans *Preuves et réfutations* que la méthodologie euclidienne a imposé un certain style de présentation en mathématique. Ce style se caractérise essentiellement par une liste conséquente d'axiomes, de lemmes et de définitions suivie d'un ou de plusieurs théorèmes accompagnés de preuves. Lakatos met en évidence que les définitions, souvent forgées dans le cours d'une preuve de travail, perdent une grosse part de leur sens hors de ce contexte (d'où l'impression de «parachutage» qu'on ressent parfois à la lecture de certaines définitions). A ce «style déductiviste», il préfère un style «heuristique» qui énonce un théorème en y faisant figurer l'histoire de ses principales «vicissitudes» (par exemple sous la forme hégélienne du «Thèse, Antithèse, Synthèse»).

Il va sans dire que de nombreux mathématiciens ne souscrivent aucunement aux thèses de Lakatos. Pour ma part, je ne retiendrai ici de son œuvre que ce qui ne fait pas débat : la «méthode des preuves et réfutations» est une réalité (*i.e.*, elle a une histoire et a fait progresser la rigueur en mathématique) et est clairement applicable à des champs scientifiques non formalisés ou cherchant à le devenir.

## 9.4.2 La méthode des preuves et réfutations

La «méthode des preuves et réfutations» est précédée de la «méthode de preuve<sup>112</sup> et réfutations» consistant en trois règles (*cf.* page 63 et 165) :

Règle 1 : En présence d'une conjecture mettre en chantier sa preuve (une expérience mentale grossière ou une argumentation, décomposant la conjecture primitive en sous-conjectures ou encore en lemmes) comme sa réfutation. Examiner la preuve avec précaution pour préparer une liste de lemmes non triviaux (la preuve-analytique) ; trouver des contre-exemples à la fois à la conjecture (aspect global) et aux lemmes suspects (aspects local).

Règle 2 : En présence d'un contre-exemple global (contre-exemple à la conjecture primitive) identifier le lemme «coupable» par lequel le contre-exemple global est aussi un contre-exemple «local»; ce lemme coupable peut d'abord être resté «caché» ou avoir été mal identifié. Ecarter la conjecture primitive, ajouter à la preuve-analytique un lemme convenable, réfuté par le contre-exemple, et remplacer la conjecture écartée par une version améliorée en lui incorporant ce lemme sous forme de condition. Ne pas accepter qu'une réfutation soit écartée comme un monstre. Essayer d'explicitier les lemmes cachés.

---

<sup>111</sup> Cette révolution a principalement consisté dans le rétablissement de l'arithmétique comme théorie dominante. Cela étant, Cauchy a également revisité le processus de preuve, et c'est ce qui intéresse ici Lakatos. Ainsi, par exemple, avant «la révolution de Cauchy», lorsqu'un «théorème» était réfuté par un contre-exemple, on avait tendance *i)* à ignorer ce contre-exemple en le traitant de «monstre» ou *ii)* à essayer de le «rectifier» afin de le faire rentrer dans le champ d'application du «théorème».

<sup>112</sup> Sans «s».

Règle 3 : En présence d'un contre-exemple local, vérifier s'il n'est pas non plus global. Si oui, appliquer la Règle 2.

La méthode des preuves<sup>113</sup> et réfutations ajoute une quatrième règle aux trois précédentes (cf. page 73 et 165) :

Règle 4 : En présence d'un contre-exemple local et non global, essayer d'améliorer la preuve analytique en remplaçant le lemme réfuté par un autre qui ne le soit pas.

Il est assez clair qu'un contre-exemple «global et non local» réduit sans cesse le domaine de validité de la conjecture. *A contrario* on peut remarquer qu'un contre-exemple local et non global peut être l'occasion d'augmenter le contenu du théorème. La règle 4 peut en outre être interprétée de deux façons. La première interprétation, dite «faible», consiste à améliorer la conjecture en remplaçant le lemme faux par un lemme légèrement modifié. La seconde interprétation, dite «forte» ou «radicale», suggère de remplacer le lemme «fautif», voire l'ensemble des lemmes de la preuve, pour accéder à une preuve plus profonde. Cette particularité explique les raisons pour lesquelles, sous l'effet de la preuve, la conjecture initiale – dite naïve – et les concepts qu'elle mettait en œuvre – également dits naïfs – se transforment en des «objets» qui ne sont pas ceux qu'ils dénotaient à l'origine (à titre d'exemple, la «théorie des solides», le domaine naïf sur lequel régnait la conjecture d'Euler va disparaître et faire place à «la topologie algébrique» quand la conjecture est énoncée et prouvée par Poincaré<sup>114</sup>).

### 9.4.3 La Structure analysée à l'aune de la «méthode des preuves et réfutations»

Dans un premier temps, Gould pose la conjecture caractérisant la Synthèse:

Conjecture initiale : l'évolution est le résultat de la sélection naturelle.

Gould formalise ensuite la notion de sélection naturelle et décompose la conjecture initiale en une série de trois sous-conjectures.

Sous-conjecture 1 : La sélection naturelle agit sur les organismes,

Sous-conjecture 2 : La sélection naturelle est une force créative, *i.e.*, les variations des organismes sont isotropes ; la sélection naturelle utilise ce matériau brut pour adapter les organismes à leur environnement.

Sous-conjecture 3 : La sélection naturelle est responsable non seulement de la microévolution mais également de la macroévolution.

Gould va faire «évoluer» cette conjecture initiale sous la pression de preuves et de réfutations.

1. Gould se base sur des travaux récents (qui font suite à la découverte des gènes *hox* et à leur rôle dans l'ontogenèse des animaux) pour réfuter l'assertion selon laquelle «des photorécepteurs d'une forme ou d'une autre sont apparus au cours de l'évolution environ 40 à 60 fois indépendamment dans le règne animal, six phyla ayant élaboré des yeux complexes capables de former des images» (cf. (Salvini-Plawen & Mayr, 1977) cité par Gould). Gould soutient à raison que ce qu'on a pris durant des décennies pour de la convergence (*i.e.*, pour une preuve de la sélection naturelle) est en fait du parallélisme, c'est à dire la marque d'homologies (contraintes historiques) orientant le changement évolutif par le biais de canalisation

---

<sup>113</sup> Avec un «s».

<sup>114</sup> Poincaré a «traduit» (quel raccourci honteux ! je m'en excuse) la conjecture d'Euler dans les termes «parfaitement connus» de l'algèbre linéaire comme suit : «Si les espaces de circuits et ceux des bords coïncident, le nombre de dimensions de l'espace des 0-chaînes moins le nombre de dimensions de l'espace des 1-chaînes plus le nombre de dimensions de l'espace des 2-chaînes est égal à 2» (cf. page 147). Cette assertion a fait alors l'objet d'une preuve à l'aide de méthodes d'algèbre linéaire.

(contraintes structurales). Le parallélisme réfute l'isotropie de la variation. La «sous-conjecture 2» doit donc être rectifiée.

2. Les variations ne sont pas isotropes (cela étant elles demeurent bien évidemment (!) non orientées dans le sens du changement évolutif). Le matériau offert à la sélection naturelle dépend aussi de contraintes historiques et structurales. Ces contraintes participent à l'orientation du changement évolutif. Ce dernier est donc une combinaison de facteurs fonctionnels (la sélection naturelle), historiques (homologies) et structuraux (e.g., des canalisations comme les contraintes allométriques, *etc.*). Soulignons que ce changement, majeur sur certains plans (il ne s'agit pas en effet ici de minorer les travaux capitaux «d'évo-dévo»!)<sup>115</sup>, ne déstabilisent pas profondément la conjecture initiale.
3. Gould éprouve ensuite la «sous-conjecture 3». Il centre son attention sur le phénomène des tendances évolutives au sein des clades (*i.e.*, la prolifération de certains taxa au détriment d'autres taxa au sein des clades). Il soutient que ces tendances ne sont généralement pas explicables par l'effet de la sélection naturelle (comme par exemple l'augmentation de la complexification des sutures chez les ammonites qui ne semble pas corrélée avec l'augmentation de la résistance à l'écrasement de la coquille). Gould va alors s'attacher à montrer que *i*) la prolifération de certains taxa au sein de certains clades s'explique par le différentiel des naissances et de survie plus élevé de certaines espèces de ces taxa, *ii*) les espèces possèdent des traits irréductibles au niveau organisme et impliqués dans les phénomènes de spéciation et de résistance à l'extinction. Ces nouvelles hypothèses questionnent finalement la «sous-conjecture 1» qui fait des organismes le seul objet de sélection. Les sous-conjectures 1 et 3 doivent donc être rectifiées.
4. Plutôt que de rectifier sommairement les deux sous-conjectures prises en défaut, Gould remanie profondément la théorie et lui substitue une théorie hiérarchique composée de six niveaux de sélection (gène, cellule, organisme, dème, espèce, clade). Le niveau organisme sera le lieu où la sélection naturelle agit sur des organismes. La nouvelle conjecture initiale devient donc «L'évolution est le résultat des phénomènes décrits par la théorie hiérarchique de la sélection».

La nouvelle conjecture est beaucoup plus profonde et beaucoup plus riche que la conjecture «naïve» initiale. Il s'est produit un saut «qualitatif». La conjecture naïve fait désormais partie intégrante d'un ensemble beaucoup plus vaste qui la subsume (même si, il est vrai, elle ne disparaît pas comme dans « la théorie des solides » dans le cas de la conjecture d'Euler).

Cette conclusion nous semble aller à l'encontre d'un article de Massimo Pigliucci (2007)<sup>116</sup> – «Do

---

<sup>115</sup> Pour montrer de façon saisissante combien l'évo-dévo a totalement bouleversé la vision traditionnelle qu'on se faisait de l'évolution au temps de l'apogée de la Synthèse, Gould reporte les conceptions de Mayr au sujet de ce qu'on appelle maintenant les «homologies profondes». Selon Gould (*cf.* La Structure pages 1494-1495), «Dans le plus grand document récapitulatif de la Synthèse moderne, par exemple, Mayr (1963, p. 609) formule le problème de façon très directe et révélatrice [...] En fait dit-il, plus de 500 millions d'années d'évolution indépendante ont dû faire disparaître toute homologie de grande ampleur au niveau des gènes des différents phyla dès lors que la sélection est l'agent primordial du changement favorable. L'évolution adaptative, sur de pareilles durées, a dû façonner et refaçonner chaque locus génétique, et même chaque position nucléotidique, cela de façon excessivement répétée, de manière à répondre aux exigences sélectives changeantes d'environnements continuellement différents. Avec un tel degré de séparation entre les clades, toute similitude phénotypique dans l'architecture adaptative fondamentale, acquise indépendamment par évolution, a dû nécessairement résulter de l'action de la sélection naturelle, capable de façonner indépendamment les mêmes traits (phénomène de convergence), et elle n'a pas pu correspondre à la mise en jeu de mêmes séquences génétiques conservées ou à des processus développementaux qui seraient les mêmes (phénomène de parallélisme) : « Aux premiers temps du mendélisme, on s'est évertué à chercher des gènes homologues qui auraient pu rendre compte de telles ressemblances. Une grande partie des connaissances acquises sur le fonctionnement des gènes montrent que la recherche de gènes homologues est tout à fait vaine, en dehors des organismes étroitement apparentés. »».

<sup>116</sup> Massimo Pigliucci est un des co-organisateurs du «18th Altenberg Workshop in Theoretical Biology»

we need an extended evolutionary synthesis») – soulignant que la «nouvelle Synthèse», si elle voit le jour, ne constituera pas un «paradigm shift à la Kuhn<sup>117</sup>» (cf. (Kuhn, 1970) cité par Pigliucci). Pour étayer son assertion, Pigliucci défend la thèse selon laquelle la biologie n'étant plus une «proto-science», elle peut étendre le champ des connaissances et de ses connaissances sans désormais connaître de «saut». Cette perspective me semble excessive. Le cadre dressé par Lakatos permet clairement de distinguer «petite extension ou révision mineure» de «grande extension ou révision majeure» à condition toutefois de ne pas se méprendre sur le sens de ces mots. Ainsi, si la réfutation de la sous-conjecture-2 par l'évo-dévo entraîne une modification mineure au niveau de la théorie, il est clair que ce qu'elle nous a révélé (nous révèle encore et nous révélera) est une révolution ! Il y a là par conséquent deux niveaux distincts qu'il ne faut pas confondre. N'étant ni philosophe, ni historien des sciences ni épistémologue, je ne m'engagerai pas plus avant sur ce terrain, sauf à préciser que si Darwin ignorait tout de l'évo-dévo, son «arbre de la vie» la contenait (d'où probablement cette révision mineure sur le plan de la théorie elle-même mais majeure sur le plan du «comment se réalisent les transformations phylogénétiques»).

## 9.5 Quelques commentaires en guise de conclusion

La vision qu'a donné Gould de la Synthèse en a agacé (voire exaspéré) plus d'un, essentiellement parce qu'elle a été jugée partielle voire partiale. Cela étant, les zélotes de cette Synthèse n'ont pas été très objectifs vis à vis de Gould. A cet égard, les propositions qu'il n'a cessé de faire ont très souvent été qualifiées «de faits bien connus et établis depuis longtemps». Ainsi, par exemple, quand Gould a pour la première fois parlé de sélection entre espèces, «on» lui a immédiatement objecté que «Darwin lui-même» (*sic*) avait envisagé la sélection entre groupes voilà 150 ans ! Je pense que ces positions ne sont pas justes pour au moins cinq raisons :

1. Il est évident que le travail de clarification de concepts entrepris par Gould a été salutaire<sup>118</sup>,
2. Gould n'a cessé de répéter que, dans les sciences de l'histoire naturelle, on ne peut juger de l'importance d'un phénomène (une fois qu'on en a prouvé l'existence !) qu'en en évaluant avec précision son intensité et sa fréquence relative. Ce credo plaide totalement pour Gould. Ainsi, ce n'est pas parce que Darwin a par exemple envisagé la sélection entre groupes qu'il en a fait un point essentiel de sa théorie de l'évolution. De même, si R.A Fisher (un des fondateurs de la génétique théorique des populations) a reconnu que la sélection entre espèces était en principe possible, Gould rappelle qu'il lui a dénié tout rôle (même mineur !) dans l'évolution (cf. Fisher 1958, p. 50, *The Genetical Theory of Natural Selection*, cité par Gould page 899),
3. Il est tout à l'honneur de Gould que d'avoir su remettre avec brio sur le devant de la scène scientifique des concepts et des notions que l'on considérait certes avec attention (comme les caractères non adaptatifs) mais dont le rôle dans l'évolution avait été profondément minoré (en regard de la toute puissance de la sélection naturelle) par La Synthèse,
4. On doit reconnaître (si on est de bonne foi) que le travail de Gould sur la stase et la ponctuation représente une avancée majeure dans la théorie de l'évolution. Gould est fort convaincant quand il rappelle qu'au temps où la Synthèse régnait en maître, l'unique

---

(intitulé «Toward an Extended Evolutionary Synthesis») qui s'est tenu au «Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research» du 10 au 13 juillet 2008, où un certain nombre de personnalités scientifiques<sup>116</sup> ont exposé les raisons pour lesquelles il semblait raisonnable d'étendre (ou pas) la Synthèse).

<sup>117</sup> Kuhn est l'auteur de travaux importants sur les phénomènes de stabilité, de crise et de révision des paradigmes scientifiques (e.g., passage du monde Newtonien au monde de la relativité).

<sup>118</sup> Gould s'est livré à un véritable «programme pascalien» (définir les termes obscurs, n'employer dans les définitions que des termes parfaitement connus ou définis au préalable, *etc.*).

objectif des paléontologues était de traquer l'évolution et les chaînons manquants, alors que sur le terrain plutôt que l'évolution c'est la stase qui sautait aux yeux (*i.e.*, la stabilité morphologique de la majeure partie des espèces sur des millions d'années). En allant contre la pensée établie, en parlant de stabilité dans un monde où il fallait parler d'évolution, en posant la perfection («relative») plutôt que l'imperfection («totale») des archives géologiques (*i.e.*, en entreprenant une lecture littérale des archives géologiques, certes comme Cuvier, mais après sa proscription par Darwin) Gould a véritablement été un révolutionnaire,

5. Finalement, la relecture de *La Structure au moyen du crible* conceptuel forgé par Lakatos nous paraît suggérer que la théorie hiérarchique de la sélection est une révision et un élargissement majeur de la théorie de l'évolution (ce qui, bien évidemment, n'atteste aucunement de sa véracité !).

## 10 Annexe 3 : Commentaires sur L'Origine

Je donne dans cette annexe le résumé que fait Darwin de la sélection naturelle dans L'Origine. Je fais également cinq commentaires au sujet de l'œuvre de Darwin. Ces commentaires ne prétendent nullement à l'originalité (le nombre et la qualité des exégèses de l'œuvre du savant britannique surpassent en effet de très loin mes connaissances à ce sujet). Ils reflètent simplement certaines précisions que je tenais à faire sur L'Origine en général et sur Darwin en particulier.

### 10.1 Résumé de la sélection naturelle par Darwin

L'Origine, chapitre «La sélection naturelle», «Résumé du chapitre», pages 178-179 :

«Si, au milieu des conditions changeantes de l'existence, les êtres organisés présentent des différences individuelles dans presque toutes les parties de leur structure, et ce point n'est pas contestable ; s'il se produit, entre les espèces, en raison de la progression géométrique de l'augmentation des individus, une lutte sérieuse pour l'existence à un certain âge, à une certaine saison, ou pendant une période quelconque de leur vie, et ce point n'est certainement pas contestable ; alors en tenant compte de l'infinie complexité des rapports mutuels de tous les êtres organisés et de leurs rapports avec les conditions de leur existence, ce qui cause une diversité infinie et avantageuse des structures, des constitutions et des habitudes, il serait très extraordinaire qu'il ne se soit jamais produit des variations utiles à la prospérité de chaque individu, de la même façon qu'il s'est produit tant de variations utiles à l'homme<sup>119</sup>. Mais si des variations utiles à un être organisé quelconque se présentent quelque fois, assurément les individus qui en sont l'objet ont la meilleure chance de l'emporter dans la lutte pour l'existence ; puis en vertu du principe si puissant de l'hérédité, ces individus tendent à laisser des descendants ayant le même caractère qu'eux. J'ai donné le nom de *sélection naturelle* à ce principe de préservation.»

### 10.2 Quelques commentaires

Dans L'Origine Darwin soutient deux thèses : «la sélection naturelle» et «l'origine commune des espèces». Nous rappelons ci-dessous l'importance, la radicalité et la nouveauté de ces deux thèses.

Premier commentaire : c'est la distinction entre variation (*i.e.*, production du matériau brut) et l'utilisation de la variation (*i.e.*, l'utilisation de ce matériau brut) par la sélection naturelle qui est la proposition majeure de Darwin. D'ailleurs, tant que ce dernier a écarté de ses considérations les causes de la variation (*i.e.*, tant qu'il la constate sans chercher à l'expliquer), il s'est montré très convaincant. En revanche, ses tentatives de concevoir une théorie de l'hérédité se sont révélées catastrophiques (c'est en particulier le cas de sa théorie de la pangenèse, *cf.* «Darwin, Darwinisme, Evolutionnisme», Becquemont (1992)).

Second commentaire : dans la mesure où l'environnement change de façon contingente au cours du temps, Darwin souligne implicitement que l'histoire de la vie est dominé par le hasard. C'est le côté le plus révolutionnaire de sa théorie.

Troisième commentaire : quand Darwin écrit son œuvre, il existe au moins une grande théorie de la transformation des espèces. Elle est due à (Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet, chevalier de) Lamarck. Darwin avait, semble-t-il, peu d'estime pour l'œuvre du savant français. Gould cite ainsi une lettre de Darwin à Lyell (*cf.* La Structure page 280) au sujet de la théorie de Lamarck :

«En dernier lieu, vous vous référez de façon répétée à ma théorie en disant qu'elle représente une version modifiée de la doctrine de Lamarck sur le développement et le progrès. Si c'est là votre

---

<sup>119</sup> Allusion à la sélection artificielle réalisée par les éleveurs.

opinion arrêtée, je n'y peux rien, mais quant à moi, cela ne m'apparaît pas ainsi. Platon, Buffon, mon grand-père avant Lamarck, et d'autres auteurs, ont proposé l'idée évidente selon laquelle les espèces, si elles n'ont pas été créées séparément, ont dû provenir d'autres espèces, et je ne vois pas qu'il y ait plus que cela en commun entre L'Origine des espèces et Lamarck. Je crois que cette façon de présenter l'évolution nuit gravement à sa bonne compréhension, dans la mesure où cela laisse entendre qu'il existe un progrès nécessaire et où cela relie étroitement les conceptions de Wallace<sup>120</sup> et les miennes à ce que je considère, après deux lectures attentives, comme *un livre inepte*<sup>121</sup>, duquel (je me rappelle bien ma surprise) je n'ai rien tiré.»

Darwin est peut-être excessif, mais l'analyse que fait Gould de l'œuvre de Jean-Baptiste Lamarck (en particulier de «Philosophie zoologique, ou exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux», 1809) permet de mieux comprendre le courroux du savant britannique. Lamarck pensait (*cf.* La Structure) que la transformation des être vivants était régie par deux forces. La première (la principale) définissait une échelle de complexité croissante, les être vivants se répartissant sur cette échelle dont le sommet était l'homme. La seconde, mineure, qui venait parfois légèrement contrecarrer la première force, est celle de l'adaptation des espèces au milieu environnant (*via* «l'hérédité des caractères acquis»). On comprend mieux la réaction de Darwin à la remarque de son ami et mentor.

Quatrième commentaire (suite du troisième commentaire) : on affirme souvent que Darwin est un produit de son époque. Cela est, en un sens, totalement vrai. Ainsi, si on se base sur le résumé d'une célèbre lettre adressée par Darwin à Asa Gray (botaniste), on voit clairement apparaître ses différentes sources d'inspiration. Darwin y présente, comme suit, sa théorie de l'évolution (*cf.* La Structure pages 323 et 324) :

1. «La capacité d'action de la sélection artificielle et ses résultats.»
2. «La capacité d'action encore plus grande de la sélection naturelle travaillant sur tous les caractères à la fois au long de vastes durées.»
3. «L'action de la sélection naturelle au niveau des organismes, découlant du principe de Malthus selon lequel toutes les espèces produisent beaucoup plus de descendants qu'il ne peut en survivre.»
4. Description de la façon dont fonctionne la sélection naturelle dans la nature.
5. Défense du gradualisme, en tant que solution aux problèmes rencontrés dès qu'on accepte l'évolution en tant que fait.
6. Explication du principe de divergence.

Le point (1) confirme le rôle important qu'a joué l'analogie entre «sélection artificielle et sélection naturelle»<sup>122</sup> dans l'œuvre de Darwin. Daniel Becquemont (1992) montre que Darwin était à ce

---

<sup>120</sup> Gould ne fait guère de cadeau à Wallace tout au long de La Structure. Si la bienveillance de Darwin à l'égard de Wallace est très compréhensible – Darwin est redevable à Wallace d'avoir accepté «l'arrangement subtil» qui acta l'antériorité des travaux de Darwin sur la sélection naturelle ainsi que la découverte indépendante de ce «principe» par Wallace –, Gould considère pour sa part (souvent pour de bonnes raisons) que Wallace n'a jamais eu la profondeur de Darwin. Cela étant, sa «détestation» de Wallace est quelque peu excessive me semble-t-il (*cf.* par exemple La Structure page 352 à propos de l'article de Wallace écrit à Ternate et envoyé à Darwin en 1858 : «Tout compte fait, les accès de paludisme à Ternate étaient sans doute moins susceptibles de conduire à de profondes réflexions que des années de longs allers-retours sur l'allée ensablée de Down.»). Pour une appréciation plus juste de l'œuvre de Wallace (en particulier de son magistral article de 1855 «De la loi qui a contrôlé l'introduction de nouvelles espèces»), voir «Dans la lumière et les ombres, Darwin et le bouleversement du monde» de Jean-Claude Ameisen (2008).

<sup>121</sup> C'est moi qui souligne.

<sup>122</sup> Gould relate (dans un de ses essais à Natural History, *cf.* (Gould, 1988)) qu'en 1813, William Charles Wells (médecin et scientifique écossais) évoqua pour la première fois (en quelques lignes seulement mais

point conscient de baser une partie de son œuvre sur de pures analogies qu'il s'est un moment documenté sur la légitimité de leur utilisation en sciences.

Le point (3) reprend *stricto sensu* un principe dû à Thomas Robert Malthus (la population croit de façon géométrique quand la production (les ressources) croit de façon arithmétique)<sup>123</sup>.

Le point (5) dénote l'influence de Lyell dans l'œuvre de Darwin. Il peut être considéré comme une transposition à la nature de la théorie<sup>124</sup> uniformitariste de la «géologie de la terre» de Lyell qui soutient que les lois et l'intensité des lois qui façonnent actuellement «l'évolution» de la terre sont les mêmes que celles qui s'exercent sur elle depuis son origine (le rapport avec l'œuvre de Darwin est immédiat dans la mesure où ce dernier a toujours soutenu que l'histoire des espèces est principalement<sup>125</sup> le résultat de la sélection naturelle à l'œuvre depuis toujours avec la même intensité).

Cela étant, si Darwin est bien un produit de son époque, il est tout aussi légitime de reconnaître qu'il a très largement contribué à produire son époque ! Je ne vois que les textes religieux<sup>126</sup> tels que la Bible, les Evangiles, le Coran, *etc.* pour avoir donné lieu à autant d'exégèses et de commentaires !

Cinquième commentaire : Darwin explique que la beauté, l'ordre et l'harmonie qui règnent dans la nature ne sont pas la conséquence de la bienveillance d'un Dieu tout puissant mais «simplement» et exclusivement le résultat de «la lutte pour la vie» des organismes individuels (pour une mise en perspective magistrale de ce point, *cf.* La Structure page 169 : «Darwin comme promoteur d'une révolution philosophique»). Dans le même temps, Darwin s'emploie à démontrer l'existence d'organes *a priori* «non harmonieux» (et donc sans sens aucun dans un contexte créationniste) tels que les «organes rudimentaires, atrophiés et avortés» (*cf.* par exemple la section éponyme page 507-513 de L'Origine<sup>127</sup>). Ce qui pourrait paraître à première vue contradictoire permet en fait à Darwin de réfuter tout créationnisme en apportant des preuves suggérant «l'origine commune des espèces» (qui est l'autre thèse soutenue par Darwin dans L'Origine).

Pour résumer cette dualité, Darwin suggère que dans la nature *i*) la perfection est l'œuvre de la sélection naturelle et que *ii*) les imperfections sont la conséquence de l'origine commune.

---

bien avant Charles Robert Darwin et Alfred Russel Wallace) le principe de la sélection naturelle en recourant à une analogie avec les méthodes de sélection utilisées par les éleveurs.

<sup>123</sup> Darwin cite explicitement Malthus dans la première édition de L'Origine (*cf.* page 587 «Auteurs cités par Darwin dans la première édition de L'Origine»). En ce qui concerne les influences des théories d'Adam Smith (*i.e.*, la condition pour qu'une société atteigne un équilibre harmonieux est de laisser les individus œuvrer pour leur propre intérêt, ou bien encore, la compétition sans frein entre les individus conduit au meilleur ordre social), Gould cite dans La Structure un travail du physicien et historien des sciences Silvan S. Schweber (1977, cité par Gould) montrant qu'en mai 1840 Darwin lut certains des passages de l'ouvrage de Smith «Principles of Political Economy» (1830).

<sup>124</sup> Fausse !

<sup>125</sup> Darwin admettait une certaine dose de Lamarckisme (dans son acception «hérédités des caractères acquis»).

<sup>126</sup> Le point commun de ces textes n'est-il pas «l'origine de la vie» ?

<sup>127</sup> La conclusion de ce paragraphe est (*cf.* L'Origine page 513) : «Nous pouvons donc conclure que, d'après la doctrine de la descendance avec modifications, l'existence d'organes que leur état rudimentaire et imparfait rend inutiles, loin de constituer une difficulté embarrassante, comme cela est assurément le cas dans l'hypothèse ordinaire de la création, devait au contraire être prévue comme une conséquence des principes que nous avons développés.».

## 11 Annexe 4 : Le «No Free Lunch Theorem» (NFL)

On présente ici le «No Free Lunch Theorem» dont le principal champ d'action est le domaine de l'Optimisation Combinatoire. Dans la première section on introduit ce domaine ainsi que ses liens avec la micro et la macroévolution. Dans les sections suivantes nous présentons le NFL et sa preuve de façon relativement informelle<sup>128</sup>.

### 11.1 Optimisation combinatoire et NFL

Dans le cadre macroévolutionniste qu'on a décrit, la sélection entre espèces est l'analogie de la sélection naturelle et, par conséquent, les tendances évolutives sont l'analogie de l'adaptation. Si, à ce jour, on commence à disposer de «théories mathématiques de l'adaptation» (cf. par exemple la revue de H. Allen Orr (2005) à ce sujet), ce n'est pas le cas en ce qui concerne les tendances évolutives au niveau de la macroévolution. Du coup, par manque d'outils adaptés, il est souvent difficile d'attester de la réalité de ces «tendances». Il est par conséquent crucial de concevoir et de développer de tels outils. Pour cela, on peut s'appuyer (au moins en partie, et en partie seulement, car à chaque niveau possède une altérité propre qui n'a pas de correspondance à un autre niveau) sur les théories de l'adaptation ayant cours aujourd'hui.

La notion de «paysage adaptatif» est très souvent utilisée pour figurer les processus d'adaptation (cette image, datant des années (19)30, est due à Sewall Wright). Un paysage adaptatif («fitness landscape») représente un ensemble de «pics» séparés par des «vallées». Dans ce contexte, l'adaptation d'une espèce la conduit d'une position initiale dans l'espace considéré, en général une vallée, à un «pic adaptatif» représentant un optimum local de ce paysage. Ainsi formulée, l'adaptation devient un classique problème d'optimisation combinatoire, *i.e.*, l'adaptation est assimilée à un algorithme dont l'objectif est de chercher un «bon» optimum local dans un vaste espace de recherche (plus précisément, de trouver par exemple un bon maximum à une fonction de coût).

L'optimisation fait l'objet de nombreux travaux en Recherche Opérationnelle et en Informatique, particulièrement en Apprentissage Automatique. La plupart des problèmes (intéressants) d'optimisation combinatoire sont NP-difficiles, ce qui signifie grosso-modo qu'il n'existe pas d'algorithmes capables de trouver en un temps raisonnable la meilleure solution (*i.e.*, l'optimum)<sup>129</sup>. Pour autant de nombreuses méthodes, appelées métaheuristiques, ont été développées pour exhiber des solutions s'approchant au plus près de l'optimum. Parmi elles, on peut citer le recuit simulé, les algorithmes génétiques, la méthode tabou, *etc.* (cf. (Hao *et al.*, 1999) pour une revue sur ce sujet et (Brézellec & Soldano, 1998) pour une application de la méthode tabou à des problèmes d'Apprentissage Automatique). Une des idées fortes communes à toutes les métaheuristiques est qu'il faut passer par des vallées (*i.e.*, de moins bonnes solutions) pour avoir une chance d'atteindre un pic (dans le cas contraire on reste «coincé» sur un pic et on s'interdit de «visiter» plus amplement le paysage adaptatif considéré). Bien avant les travaux sur les métaheuristiques, Sewall Wright a été le premier à modéliser intuitivement cette caractéristique fondamentale (cf. (Wright, 1931) et (Wright, 1932) cités par Gould dans *La Structure*). Il a ainsi exposé initialement son concept de dérive génétique (*i.e.*, «changements stochastiques dans la fréquence des gènes en raison d'erreurs d'échantillonnage») comme un moyen permettant à de «petits dèmes» issus d'un «dème fondateur» de passer d'un pic à une vallée puis de remonter vers

---

<sup>128</sup> Une des preuves du NFL est donnée dans l'annexe 5.

<sup>129</sup> La classe des problèmes pouvant être résolus en temps polynomial par un algorithme non déterministe est appelée classe NP. Un problème P est NP-difficile si pour tout problème P' de NP, P' se réduit polynomialement en P. Un problème NP-complet est un problème NP-difficile qui appartient à la classe NP (cf. (Cook, 1971)).

un autre pic à la suite d'une phase d'adaptation.

Note : L'exaptation est, me semble-t-il, un autre moyen de sortir d'un optimum local en offrant une solution de départ «satisfaisante» (par hasard) à un nouveau problème. Dans ce cas, on ne parcourt pas un paysage adaptatif figé : c'est le paysage qui change !

Si on considère que l'adaptation est une métaheuristique (possédant des caractéristiques propres qu'il convient de déterminer (cf. par exemple le travail de Gillespie (1984) reporté par Orr dans (Orr, 2005)), elle s'insère de fait dans le cadre conceptuel de l'Optimisation Combinatoire et est par conséquent soumis de plein droit à toute une série de résultats généraux.

Parmi ces résultats, un théorème dû à David Wolpert (cf. (Wolpert & Macready, 1997) ainsi que (Wolpert, 1992, 1996ab)) connu sous le nom de «No Free Lunch Theorem» spécifie un ensemble de conditions sous lesquelles aucun algorithme d'optimisation ne peut être considéré comme plus performant qu'un autre. De façon brutale mais judicieuse, Wolpert affirme dans (Wolpert & Macready, 1997) que «For all we know, the strategy of breeding only the *least fit* members of a population may have done a better job at finding the extrema of the cost function faced by biological organisms. The experiment has just not been done. The breed-the-worst strategy will in general result in worse recent *generations*, but using that strategy implies nothing about the quality of *population* over the long term». On peut montrer que le «No Free Lunch theorem» s'applique en particulier lorsque «tout futur est également possible» (également au sens de équiprobable) (cf. le travail de R. Rao et collaborateurs (1995) sur la probabilité/l'improbabilité de l'existence de monde ou «tout futur est également possible»).

Ce résultat a beaucoup été commenté (stérile pour les uns, intéressant pour les autres) et a donné lieu à d'autres résultats<sup>130</sup>. En ce qui me concerne (et dans la mesure où ce mémoire n'est pas le lieu idéal pour faire la synthèse de l'abondante littérature suscitée par le travail séminal de Wolpert), il me semble qu'on peut considérer le NFL comme un cadre de travail marginal constituant cependant, si on y prête un peu attention, une sorte d'interface entre deux cadres conceptuels majeurs en Apprentissage: le cadre classique tel qu'il est par exemple instancié par Vapnik<sup>131</sup> (cf. (Vapnik, 1999)) et celui de «concept drift» («changement de concept», cf. (Schlimmer & Granger, 1986) pour le premier travail reconnu en Apprentissage Automatique sur ce thème)) qui subsume le cadre de Vapnik :

- Le cadre défini par Vapnik, appelé Apprentissage Statistique, a pour objet d'études l'identification de dépendances fonctionnelles à partir d'échantillons de données. Dans ce cadre, on suppose qu'il existe un lien entre le passé (*i.e.*, entre les observations passées) et le futur (*i.e.*, ce qu'on va observer). Sous cette hypothèse il est tout à fait légitime de s'appuyer sur le passé pour prédire le futur,
- Dans le cadre du concept drift (cf. (Widmer & Kubat, 1996) pour une présentation générale)<sup>132</sup>, on suppose que le concept en cours d'apprentissage est susceptible de changer

---

<sup>130</sup> Le NFL est vrai si le «monde considéré est c.u.p» («closed under permutation), cf. (Droste *et. al.*, 2002) par exemple. Le NFL est faux si l'espace considéré est infini et non dénombrable, cf. (Auger & Teytaud, 2007). Ce dernier article étant très technique, j'ai envoyé un mail à Olivier Teytaud pour obtenir certains éclaircissements. Je profite de cette occasion pour le remercier vivement de ses précisions («La conclusion de la partie théorique du papier est que dans le continu, on ne peut pas faire autant de choses que dans le discret, et en particulier quelle que soit la distribution de fonctions que l'on se donne (sauf des cas bien pathologiques, par exemple des fonctions plates, pas très intéressantes à optimiser), il existe un algorithme qui est optimal pour cette distribution de problèmes, et que cet algorithme n'est pas équivalent à la recherche aléatoire»).

<sup>131</sup> J'ai pris ce cadre comme référence, mais les hypothèses faites dans ce cadre (et ce sont ces hypothèses qui m'intéressent ici) sont communes à de nombreux autres travaux.

<sup>132</sup> Ce travail inclut l'intéressante notion de «contextes récurrents» qui vient compléter l'idée de changement de concept.

(c'est le cas par exemple des prédictions météorologiques). La fréquence et l'intensité des changements peuvent varier, et dans le pire des cas, «tout futur peut être également possible». Dans ces conditions, les observations passées n'ont plus nécessairement de rapport avec les observations futures. L'objectif est alors de déterminer quand le concept change («drift tracking»), puis de faire à nouveau l'hypothèse classique selon laquelle, au moins durant un certain temps, le passé aura un rapport avec le futur («cadre Vapnik»).

Dans notre contexte, *i.e.*, l'étude de la macroévolution, le cadre NFL est particulièrement intéressant. En effet, si on sait parfaitement que l'assertion NFL «tout futur est également possible» n'est pas satisfaite au niveau microévolutif (*i.e.*, l'environnement est considéré «constant» d'une génération à une autre ; les organismes sont des individus évolutionnistes), cela est beaucoup moins évident quand on étudie la macroévolution. D'une part, on ne sait pas vraiment si les espèces peuvent être considérées comme des unités de sélection (*i.e.*, les espèces possèdent-elles des traits impliqués dans la prolifération différentielle d'espèces ? Ces traits sont-ils héréditaires au moins dans une certaine mesure ?). D'autre part, la macroévolution ayant pour objet des phénomènes se déroulant sur le long terme (de l'ordre de quelques millions d'années) et le très long terme, on peut se demander si sur de si longues périodes une hypothèse de type NFL n'est pas au moins aussi crédible qu'une autre. A ce titre, on sait parfaitement aujourd'hui que les extinctions en masse sont plus nombreuses qu'on ne l'imaginait autrefois. Les changements radicaux et imprédictibles qui surviennent lors de ces épisodes brefs et intenses suggèrent qu'on est alors proche d'un monde sous hypothèse NFL. De fait, réfuter ou confirmer l'existence des «tendances macroévolutives» nécessite de définir un cadre formel permettant de situer tout modèle relativement au NFL.

## 11.2 Le NFL en Apprentissage Automatique

Le NFL «fait sens» dans différentes disciplines (Apprentissage Automatique, Optimisation Combinatoire, *etc.*). On a ici choisi de l'illustrer dans le cas de l'Apprentissage Automatique à partir d'instances positives et négatives. Dans ce cadre, un algorithme (d'apprentissage) est confronté à un ensemble d'instances positives (ou exemples) et négatives (ou contre-exemples) d'un concept à apprendre (cet ensemble d'instances est appelé ensemble d'apprentissage). Ainsi, par exemple, si on cherche à apprendre le concept de «jonction exon/intron», on va fournir des exemples et des contre-exemples de «jonctions exon/intron». A partir de l'ensemble d'apprentissage, l'algorithme va générer un résultat (représentant le fruit de son apprentissage) qui est, au moins dans une certaine mesure, en accord avec l'ensemble d'apprentissage (si le résultat de l'apprentissage est globalement en désaccord avec l'ensemble d'apprentissage, on peut se poser des questions sur la procédure d'apprentissage). Pour estimer la «valeur» de l'apprentissage (*i.e.*, est-il «bon» ou «mauvais»?), on soumet généralement le résultat de l'algorithme à un ensemble d'instances (*a priori* différent de l'ensemble d'apprentissage) dont on connaît les labels (cet ensemble est appelé ensemble test). Une procédure de décision, basée essentiellement sur le résultat de l'apprentissage, associe alors un label à chacune des instances de l'ensemble test. On compare les prédictions faites par la procédure de décision aux labels des instances tests. Différents critères permettent de représenter «numériquement» la «performance» des prédictions. Ici, on va choisir le critère de la «précision en généralisation» qui figure le pourcentage de bonnes prédictions sur l'ensemble test. Soulignons que dans le cadre de la précision en généralisation, les instances d'apprentissage n'appartiennent pas à l'ensemble test.

Pour comparer «honnêtement» la précision en généralisation de différents algorithmes, on sent bien qu'il n'est pas raisonnable de faire une comparaison sur la foi d'un seul ensemble test. Dans l'idéal, étant donné un ensemble d'apprentissage, on souhaiterait comparer la précision en généralisation des différents algorithmes sur tous les ensembles tests possibles.

Supposons que le cardinal de l'ensemble de toutes les instances tests possibles soit égal à  $n$ . Appelons  $i_1, i_2, \dots, i_n$  ces instances. Si, dans le monde considéré, tous les cas de figure sont admissibles, ces instances peuvent être labelées soit comme exemple soit comme contre-exemple du concept à apprendre. De fait, potentiellement, il existe  $N = 2^n$  «problèmes», appelés  $P_1, P_2, \dots$ ,

$P_N$ , qui correspondent aux  $2^n$  façons de labéler les différentes instances tests. Dans le cas où le nombre d'instances tests vaut 3, les 8 problèmes ( $2^3$ ) sont les suivants (par convention, on dira qu'une instance positive est représentée par 1 et une instance négative par 0) :

	$i_1$	$i_2$	$i_3$
$P_1$	0	0	0
$P_2$	0	0	1
$P_3$	0	1	0
$P_4$	0	1	1
$P_5$	1	0	0
$P_6$	1	0	1
$P_7$	1	1	0
$P_8$	1	1	1

Soit un ensemble d'apprentissage (distinct de l'ensemble test) et un algorithme d'apprentissage A. A partir de cet ensemble d'apprentissage, A va générer un résultat qui va lui permettre de labéler les instances tests. Cette suite de label va nécessairement correspondre à un des problèmes  $P_i$ . Faisons l'hypothèse que  $i$  soit égal à 1. Dans ces conditions, la précision en généralisation de A sera de 100% si le problème traité est  $P_1$ , 66.66% si c'est  $P_2$ , 66.66% si c'est  $P_3$ , 33.33% si c'est  $P_4$ , 66.66% si c'est  $P_5$ , 33.33% si c'est  $P_6$ , 33.33% si c'est  $P_7$  et 0% si c'est  $P_8$ . Si on considère que tous les problèmes «se valent», on obtiendra une précision en généralisation moyenne de 50%. Si on suppose maintenant que, à partir du même ensemble d'apprentissage, un algorithme B «génère»  $P_2$ , la précision en généralisation de B sera de 66.66% si le problème traité est  $P_1$ , 100% si c'est  $P_2$ , 33.33% si c'est  $P_3$ , 66.66% si c'est  $P_4$ , 33.33% si c'est  $P_5$ , 66.66% si c'est  $P_6$ , 0% si c'est  $P_7$  et 33.33% si c'est  $P_8$ . Encore une fois, si on considère que tous les problèmes se valent, on obtiendra une précision en généralisation moyenne de 50%. On peut bien évidemment démontrer que, lorsque tous les problèmes sont possibles et qu'ils se valent tous (qu'on a résumé en «si tout futur est également possible»), la moyenne des précisions en généralisation de tout algorithme vaut 50, soit dit autrement, qu'aucun algorithme d'apprentissage n'est meilleur qu'un autre.

En revanche, si on considère que certains problèmes sont plus fréquents (ou importants) que d'autres, le NLF ne tient plus. Supposons par exemple que le problème 1 soit 8 fois plus fréquents que les 7 autres. Dans ces conditions, la moyenne des précisions en généralisation de A sera  $(8*100 + 66.66 + 66.66 + 33.33 + 66.66 + 33.33 + 33.33 + 0)/15$  soit 73.33. Cette même moyenne sera de 57.77 pour B (*i.e.*,  $8*66.66 + 100 + 33.33 + 66.66 + 33.33 + 66.66 + 0 + 33.33)/15$ ).

### 11.3 Idée de la preuve

Comme on peut le remarquer, quelque soit le cardinal  $n$  de l'ensemble test, le nombre de problèmes possible est toujours pair, *i.e.*,  $2^n$ . Par ailleurs, comme on peut le constater en étudiant le tableau ci-dessus, si tout les problèmes sont possibles, chaque problème  $P_i$  possède – par construction – son «complémentaire» (sa négation). Ainsi, par exemple, le complémentaire de  $P_1$  (resp.  $P_8$ ) est  $P_8$  (resp.  $P_1$ ), et le «complémentaire de  $P_2$  (resp.  $P_7$ ) est  $P_7$  (resp.  $P_2$ ). Si, en outre, tous les problèmes sont également probables, tout «bénéfice» (resp. toute «perte») obtenu sur un problème est «perdu» (resp. «compensé») sur le complémentaire. De fait, la précision en généralisation de tout algorithme est identique.

## 12 Annexe 5 <sup>133</sup> : Preuves des propositions (Brézellec & Soldano, 2009)

Le modèle que nous étudions possède deux variables («population» et «environnement») pouvant prendre chacune deux modalités (loi uniforme dans  $[0,1]$ , «non loi uniforme dans  $[0,1]$ »). Ceci définit 4 possibilités que nous allons étudier sous l'angle du No Free Lunch Theorem.

Dans un premier temps nous commençons par donner une abstraction de notre modèle et nous précisons ce qui fera l'objet de l'étude. Dans un second temps nous passons à l'énoncé des propositions puis aux preuves de ces propositions, non sans avoir au préalable précisé la signification d'un certain nombre de termes au moyen de définitions<sup>134</sup>.

### 12.1 Abstraction du modèle

L'algorithme sous-jacent au modèle peut être résumé comme suit :

1. Génération de la population initiale,
2. Perturbation,
3. Extinction des espèces,
4. Repeuplement,
5. Retour au point 2.

Ce que nous allons étudier ici se situe entre le point 4 et le point 2 de l'algorithme.

### 12.2 Définitions et premières propositions

Nous énonçons et démontrons ici quelques propositions générales qui ne sont que des «redémonstration» du No Free Lunch Theorem.

Soit  $P$  une population de  $n$  individus  $i_1, i_2, \dots, i_n$ . Un problème est constitué de deux sous-ensembles de  $P$ , appelés  $Pb0$  et  $Pb1$ , dont l'intersection est vide et l'union égale à  $P$ , *i.e.*, la paire  $(Pb0, Pb1)$  est une partition de  $P$ . Dans notre contexte  $Pb0$  (resp.  $Pb1$ ) figure l'ensemble des individus de  $P$  qui vont s'éteindre suite à une perturbation de l'environnement (resp. qui vont survivre à cette perturbation). Le complémentaire d'un problème défini par la paire  $(Pb0, Pb1)$  est le problème défini par la paire  $(Pb1, Pb0)$ .

**Proposition 0** : si tous les problèmes sont possibles et si la probabilité d'un problème et de son complémentaire sont égales, alors la précision en généralisation de tout algorithme d'apprentissage est égale à 50. (une des expressions du NFL Theorem)

Preuve de la proposition 0 :

La précision en généralisation de tout algorithme d'apprentissage s'écrit comme suit :

$$\sum_{i=1}^N p_i a_i \text{ où,}$$

$p_i$  est la probabilité d'apparition du problème  $P_i$ ,  $a_i$  est la précision en généralisation sur  $P_i$  de l'algorithme d'apprentissage considéré,  $N$  est le nombre de problèmes. On suppose par ailleurs que

---

<sup>133</sup> Durant mes «années Apprentissage» j'écrivais mes articles sous Latex. J'ai fini par adopter word quand je suis passé à la Bioinfo. C'est dans les parties un peu techniques comme celle-ci qu'on le regrette vraiment.

<sup>134</sup> Lakatos soulignerait que nous sommes ici face à une approche «déductiviste». Nous espérons cependant que le texte principal éclaire, motive et justifie la terminologie et les définitions qui précèdent les preuves, évitant ainsi la désagréable impression de «parachutage» qui parasite souvent le prologue de toute preuve insérer dans un cadre «déductiviste».

$$\sum_{i=1}^N p_i = 1.$$

Si tous les problèmes sont possibles, l'ensemble des problèmes considérés est l'ensemble des «bipartitions» de P. La cardinalité N de cet ensemble est  $2^n$ , *i.e.*,  $N = 2^n$ . En outre, puisque tous les problèmes sont possibles, tout problème  $P_i$  possède son complémentaire qu'on notera  $P_{ic}$ . Si  $p_i$  est la probabilité d'apparition  $P_i$  et  $a_i$  la précision en généralisation sur  $P_i$  de l'algorithme d'apprentissage considéré, alors on a :

$$\sum_{i=1}^N p_i a_i = \sum_{i=1}^{N/2} p_i a_i + p_{ic} a_{ic}$$

Si par ailleurs  $p_i$  est égale à  $p_{ic}$ , on a :

$$\sum_{i=1}^{N/2} p_i a_i + p_{ic} a_{ic} = \sum_{i=1}^{N/2} p_i (a_i + a_{ic}).$$

Quel que soit l'algorithme d'apprentissage, la somme de la précision en généralisation sur un problème et sur son complémentaire (*i.e.*,  $a_i + a_{ic}$ ) vaut 100 (toute perte (resp. tout gain) sur un problème est compensé par un gain (resp. une perte) sur son complémentaire). On a donc :

$$\sum_{i=1}^{N/2} p_i (a_i + a_{ic}) = \sum_{i=1}^{N/2} 100 p_i = 100 \sum_{i=1}^{N/2} p_i$$

Comme  $\sum_{i=1}^N p_i = 1$  et que  $p_i = p_{ic}$ , on a  $\sum_{i=1}^{N/2} p_i = 1/2$  ( $\sum_{i=1}^N p_i = 1 \Leftrightarrow \sum_{i=1}^{N/2} p_i + p_{ic} = 1 \Leftrightarrow \sum_{i=1}^{N/2} 2 * p_i \Leftrightarrow 2 * \sum_{i=1}^{N/2} p_i = 1 \Leftrightarrow \sum_{i=1}^{N/2} p_i = 1/2$ )

Sous les hypothèses retenues, la précision en généralisation de tout algorithme d'apprentissage est donc la suivante :

$$\sum_{i=1}^N p_i a_i = 100/2 = 50.$$

CQFD.

**Corollaire 0.1:** si tous les problèmes sont possibles et s'ils sont équiprobables, la précision en généralisation de tout algorithme d'apprentissage est égale à 50. (une des expressions du NFL Theorem)

Preuve du corollaire 0.1 :

Les hypothèses faites dans ce corollaire représentent un cas particulier des hypothèses faites à la proposition 0. En effet, si tous les problèmes sont équiprobables, alors en particulier  $p_i = p_{ic}$ .

CQFD.

Autre preuve du corollaire 0.1 :

La précision en généralisation de tout algorithme d'apprentissage s'écrit comme suit :

$$\sum_{i=1}^N p_i a_i \text{ où,}$$

$p_i$  est la probabilité d'apparition du problème  $P_i$ ,  $a_i$  est la précision en généralisation sur  $P_i$  de l'algorithme d'apprentissage considéré, N est le nombre de problème. On suppose par ailleurs que  $\sum_{i=1}^N p_i = 1$ .

Si tous les problèmes sont possibles, l'ensemble des problèmes considérés est l'ensemble des «bipartitions» de P. La cardinalité N de cet ensemble est  $2^n$ , *i.e.*,  $N = 2^n$ . En outre, puisque tous les problèmes sont possibles, tout problème  $P_i$  possède son complémentaire qu'on notera  $P_{ic}$ . Si  $p_i$  est la probabilité d'apparition  $P_i$  et  $a_i$  la précision en généralisation sur  $P_i$  de l'algorithme d'apprentissage considéré, alors on a :

$$\sum_{i=1}^N p_i a_i = \sum_{i=1}^{N/2} p_i a_i + p_{ic} a_{ic}$$

Si tous les problèmes sont équiprobables, on a  $p_i = p_{ic} = 1/N$ . Par conséquent :

$$\sum_{i=1}^{N/2} p_i a_i + p_{ic} a_{ic} = \sum_{i=1}^{N/2} 1/N (a_i + a_{ic}) = 1/N \sum_{i=1}^{N/2} (a_i + a_{ic})$$

Quel que soit l'algorithme d'apprentissage, la somme de la précision en généralisation sur un problème et sur son complémentaire (*i.e.*,  $a_i + a_{ic}$ ) vaut 100. On a donc :

$$1/N \sum_{i=1}^{N/2} 100 = 1/N * 100 * N/2 = 50$$

CQFD.

### 12.3 Population et environnement suivent la loi uniforme dans [0, 1]

Nous étudions ici le cas où  $f = 1$ , *i.e.*, d'une itération à la suivante, la fitness de tous les individus est tirée selon la loi uniforme [0, 1], et où, *ii*) les tensions dans l'environnement sont également tirées selon la loi uniforme dans [0, 1] (ce qui, *a priori*, est éloigné de la réalité).

**Lemme 1 :** soit P une population de n individus  $i_1, i_2, \dots, i_n$  de fitness respectives  $f_1, f_2, \dots, f_n$ . Soit s une tension dans l'environnement. Si les  $f_i$  sont tirées selon la loi uniforme dans [0, 1] et si s est tiré d'une densité de probabilité telle que  $p(s)$  est égale à  $p(1-s)$  alors la précision en généralisation de tout algorithme d'apprentissage vaut 50. (une expression originale du NFL Theorem)

Preuve du lemme 1 :

Sous les hypothèses faites précédemment, tous les problèmes sont réalisables. L'ensemble des problèmes qu'on considère est par conséquent l'ensemble des «bipartitions» de P. La cardinalité N de cet ensemble est  $2^n$ .

La probabilité d'apparition d'un problème dépend du nombre d'individus dont la fitness est strictement supérieure à valeur s du seuil (ou, ce qui est équivalent, dépend du nombre d'individus dont la fitness est inférieure ou égale à ce seuil). De fait, les problèmes possédant un nombre identique d'individus de fitness strictement supérieure à s ont des probabilités d'apparition identique. On peut par conséquent définir des classes d'équivalence de problèmes, chaque classe caractérisant les problèmes ayant la même probabilité d'apparition. Ces différentes classes d'équivalence sont les suivantes :

1. Le problème correspondant à l'extinction de tous les individus,
2. Les problèmes correspondant à l'extinction d'un individu et à la survie de tous les autres. Il existe  $C_1^N$  problèmes de ce type,
3. Les problèmes correspondant à l'extinction de deux individus et à la survie de tous les autres. Il existe  $C_2^N$  problèmes de ce type,
4. ...
5. Les problèmes correspondant à l'extinction de i individus et à la survie de tous les autres. Il existe  $C_i^N$  problèmes de ce type,
6. ...
7. Le problème correspondant à l'extinction d'aucun individu.

Chaque classe d'équivalence est noté  $c_i$ , où i dénote le nombre d'individus qui s'éteignent. Le nombre de problèmes associées à  $c_i$  est égal à  $C_i^N$  (notons que  $\sum_{i=0}^n C_i^N = 2^n$ ).

Si  $p(s)$  est la probabilité de s, alors la probabilité  $p_i$  de chacun des problèmes appartenant à la classe d'équivalence  $c_i$  est la suivante :

$$p_i = \int_0^1 p(s) s^i (1-s)^{n-i} ds = \int_0^{1/2} p(s) s^i (1-s)^{n-i} ds + \int_{1/2}^1 p(s) s^i (1-s)^{n-i} ds$$

Si on effectue le changement de variable  $s = 1-u$  (soit  $u = 1-s$ ) alors  $\int_{1/2}^1 p(s) s^i (1-s)^{n-i} ds$  est égale à  $\int_0^{1/2} p(1-s) s^{n-i} (1-s)^i ds$ . En effet :  $\int_{1/2}^1 p(s) s^i (1-s)^{n-i} ds = - \int_{1/2}^0 p(1-u) (1-u)^i u^{n-i} du = \int_0^{1/2} p(1-u) (1-u)^i u^{n-i} du$ .

$$\text{On a donc } p_i = \int_0^{1/2} p(s) s^i (1-s)^{n-i} ds + \int_0^{1/2} p(1-s) s^{n-i} (1-s)^i ds$$

La probabilité d'apparition des problèmes appartenant à la classe  $c_{n-i}$  est égale à  $p_{n-i}$ . Or si  $p(s)$  est égale à  $p(1-s)$ ,  $p_{n-i} = p_i$ . En effet,  $p_{n-i} = \int_0^1 p(s) s^{n-i} (1-s)^i ds = \int_0^{1/2} p(s) s^{n-i} (1-s)^i ds + \int_0^{1/2} p(1-s) s^i (1-s)^{n-i} ds$

$s)^{n-i}$  ds et si  $p(s) = p(1-s)$  alors  $p_i = p_{n-i}$ .

Si un problème appartient à la classe  $c_i$  son complémentaire appartient à la classe  $c_{n-i}$  ce qui signifie que sous nos hypothèses un problème et son complémentaire ont la même probabilité d'apparition. La proposition 0 nous permet de conclure que sous les conditions spécifiées (*i.e.*, P est une population de n individus  $i_1, i_2, \dots, i_n$  de fitness respectives  $f_1, f_2, \dots, f_n$  et s une tension dans l'environnement ; les  $f_i$  sont tirées selon la loi uniforme dans  $[0, 1]$  ; s est issue d'une densité de probabilité telle que  $p(s)$  est égale à  $p(1-s)$ ), la précision en généralisation de tout algorithme vaut 50.

**Proposition 1** : soit P une population de n individus  $i_1, i_2, \dots, i_n$  de fitness respectives  $f_1, f_2, \dots, f_n$ . Soit s une tension dans l'environnement. Si s et les  $f_i$  sont tirées selon la loi uniforme dans  $[0, 1]$  alors la précision en généralisation de tout algorithme d'apprentissage vaut 50.

Preuve de la proposition 1 :

Les hypothèses faites dans cette proposition représentent un cas particulier des hypothèses faites au lemme 1. En effet, si s est tiré de la loi uniforme dans  $[0,1]$ , alors en particulier  $p(s) = p(1-s)$ .

CQFD.

Autre preuve de la proposition 1 :

Reprendre la preuve du lemme 1 jusqu'à :  $p_i = \int_0^1 p(s) s^i (1-s)^{n-i} ds$ .

$p(s)$  étant tirée selon la loi uniforme dans  $[0, 1]$ ,  $\int_0^1 p(s) ds = \int_0^1 C ds = 1$ , où C est une constante de valeur 1. On a donc  $p_i = \int_0^1 p(s) s^i (1-s)^{n-i} ds = \int_0^1 s^i (1-s)^{n-i} ds$ <sup>135</sup> =  $\int_0^{1/2} s^i (1-s)^{n-i} ds + \int_{1/2}^1 s^i (1-s)^{n-i} ds$ .

Si on effectue le changement de variable  $s = 1-u$  (soit  $u = 1-s$ ) alors  $\int_{1/2}^1 s^i (1-s)^{n-i} ds$  est égale à  $\int_0^{1/2} s^{n-i} (1-s)^i ds$ . En effet :  $\int_{1/2}^1 s^i (1-s)^{n-i} ds = - \int_{1/2}^0 (1-u)^i u^{n-i} du = \int_0^{1/2} (1-u)^i u^{n-i} du$ .

On a donc  $p_i = \int_0^{1/2} s^i (1-s)^{n-i} ds + \int_0^{1/2} s^{n-i} (1-s)^i ds$ .

De fait  $p_i = p_{n-i}$  ( $p_{n-i} = \int_0^{1/2} s^{n-i} (1-s)^i ds + \int_0^{1/2} s^i (1-s)^{n-i} ds$ ).

Si un problème appartient à la classe  $c_i$  son complémentaire appartient à la classe  $c_{n-i}$  ce qui signifie que sous nos hypothèses un problème et son complémentaire ont la même probabilité d'apparition. La proposition 0 nous permet de conclure que sous les conditions spécifiées (*i.e.*, P est une population de n individus  $i_1, i_2, \dots, i_n$  de fitness respectives  $f_1, f_2, \dots, f_n$  et s une tension dans l'environnement ; s et les  $f_i$  sont tirées selon la loi uniforme dans  $[0, 1]$ ), la précision en généralisation de tout algorithme vaut 50.

## 12.4 La population suit une loi uniforme dans $[0, 1]$ mais pas l'environnement

Nous étudions ici le cas où *i) f* = 1, *i.e.*, d'une itération à la suivante, la fitness de tous les individus est tirée selon la loi uniforme  $[0, 1]$ , et où, *ii)* les tensions dans l'environnement sont, *a priori*, fidèle à la «réalité» (*i.e.*, beaucoup de tensions de faibles intensités et peu de tensions de fortes intensité).

**Proposition 2** : soit P une population de n individus  $i_1, i_2, \dots, i_n$  de fitness respectives  $f_1, f_2, \dots, f_n$ . Soit s une tension dans l'environnement. Si les  $f_i$  sont tirées selon la loi uniforme dans  $[0, 1]$  et si s est tiré selon la loi uniforme dans  $[0, 1/2]$  alors la précision en généralisation de tout algorithme d'apprentissage ne vaut pas nécessairement 50.

Preuve de la proposition 2 :

Pour établir la proposition 2, nous allons montrer que la précision en généralisation de l'algorithme

<sup>135</sup> Notons que  $p_i = \int_0^1 s^i (1-s)^{n-i} ds$  est l'expression de la loi Beta(i+1, n-i+1).

$A_1$ , prédisant que tout individu va survivre, est supérieure à 50. Contrairement aux schémas de preuves utilisés jusque là, nous allons ici considérer le cas moyen :

En moyenne, sous les hypothèses spécifiées dans l'énoncé de la proposition 2 (*i.e.*, les  $f_i$  sont tirées selon la loi uniforme dans  $[0, 1]$ ), une population de  $n$  individus va comprendre  $n/2$  individus de fitness supérieure à  $1/2$ , et  $n/2$  individus de fitness inférieure à  $n/2$ . En moyenne, la précision en généralisation de l'algorithme  $A_1$  sera donc *a minima* supérieure ou égale à 50 puisque  $s$  est tiré selon la loi uniforme dans  $[0, 1/2]$ .

CQFD.

Autre preuve de la proposition 2 :

On peut changer l'énoncé de la proposition, tout en restant fidèle à l'esprit du contexte (*i.e.*, les tensions de faibles intensités sont nombreuses et les tensions de fortes intensités peu nombreuses) en faisant l'hypothèse que  $s$  est tirée selon la loi uniforme dans  $[0, 1/4]$ . En moyenne, sous les hypothèses spécifiées (*i.e.*, les  $f_i$  sont tirées selon la loi uniforme dans  $[0, 1]$ ), une population de  $n$  individus va comprendre  $n*3/4$  individus de fitness supérieure à  $1/4$ , et  $n/4$  individus de fitness inférieure à  $1/4$ . En moyenne, la précision en généralisation de l'algorithme  $A_1$  sera donc *a minima* supérieure ou égale à 75 puisque  $s$  est tiré selon la loi uniforme dans  $[0, 1/4]$ .

CQFD.

## 12.5 L'environnement suit une loi uniforme dans $[0, 1]$ mais pas la population

Jusqu'à présent, on a toujours supposé que, d'une itération à l'autre, la fitness de tous les individus est tirée selon la loi uniforme  $[0, 1]$ , ce qui dans notre modèle correspond au cas où  $f = 1$ . Nous allons maintenant faire l'hypothèse que  $f = 0$ , *i.e.*, les individus gardent, d'une itération à l'autre, la même fitness.

Ce que nous allons montrer, c'est que cette contrainte (liée au modèle) supprime les symétries sur lesquelles s'appuient généralement les «mondes NFL» (*i.e.*, à tout problème correspond son complémentaire). Pour réaliser ces démonstrations, nous allons montrer que lorsque  $f = 0$  *i*) tous les problèmes ne sont pas possibles et que *ii*) les problèmes possibles ne peuvent être complémentés. Plus précisément, nous allons montrer qu'au sein des problèmes possibles (qui ne représentent qu'une infime fraction de l'espace total), un problème n'a jamais de complémentaire (à une exception près), ce qui «détruit» les symétries sur lesquelles s'appuie en générale les «mondes NFL».

Nous commencerons ici par supposer que les tensions de l'environnement sont tirées selon la loi uniforme dans  $[0, 1]$  (ce qui, *a priori*, rappelons-le, est éloigné de la réalité).

*Remarque :* dans toutes les preuves de cette section et de la section suivante, on fait l'hypothèse que la phase de repeuplement n'a concerné aucun individu, ce qui correspond au cas où la tension en cour n'a causé aucune extinction. On suppose par conséquent ici que la fitness de tous les individus est conservée d'une itération à une autre (rappelons que le repeuplement impose en effet la génération aléatoire (par exemple) de la fitness des individus qui remplacent les individus disparus). Ceci est une limite claire. Cela étant, l'algorithme considéré ici conduit par essence à des populations dont les individus ont des fitness élevées, plus élevées par exemple que les «petites perturbations» propres aux tensions les plus fréquentes. Cette approximation simplifie considérablement les preuves (qui pourraient moralement, me semble-t-il, être achevées sans elle).

**Lemme 3.1 :** soit  $P$  une population de  $n$  individus  $i_1, i_2, \dots, i_n$  de fitness respectives  $f_1, f_2, \dots, f_n$ . Soit  $s$  une tension dans l'environnement. Si  $s$  est tiré selon la loi uniforme dans  $[0, 1]$  alors le nombre de problèmes possibles est  $n+1$ .

Preuve lemme 3.1:

On va supposer, sans perte de généralité vis à vis de l'énoncé du lemme 3.1, que les  $f_i$  associées aux individus  $i$  sont ordonnées de façon croissante.

Dans la mesure où  $s$  est tiré selon la loi uniforme dans  $[0, 1]$ , les  $n+1$  problèmes possibles sont les suivants :

- Le premier problème,  $P_0$ , correspond au problème où  $s$  est strictement inférieur à  $f_1$ . Dans ce cas, tous les individus survivent,
- Le second problème,  $P_1$ , correspond au problème où  $s$  est supérieur ou égal à  $f_1$  et strictement inférieur à  $f_2$ . Dans ce cas, l'individu  $i_1$  s'éteint, les autres survivent,
- ...,
- Le dernier problème,  $P_n$ , correspond au problème où  $s$  est strictement supérieur à  $f_n$ . Dans ce cas, tous les individus s'éteignent.

Le nombre de problèmes possibles est donc  $n+1$ .

CQFD.

**Lemme 3.2 :** soit  $P$  une population de  $n$  individus  $i_1, i_2, \dots, i_n$  de fitness respectives  $f_1, f_2, \dots, f_n$ . Soit  $s$  une tension dans l'environnement. Si  $s$  est tiré selon la loi uniforme dans  $[0, 1]$  alors l'ensemble des problèmes possibles, dont la cardinalité s'élève à  $n+1$ , ne contient que deux problèmes complémentaires.

Preuve du lemme 3.2 :

Les deux problèmes en questions sont, trivialement, les problèmes correspondant à la survie et à l'extinction de tous les individus.

CQFD.

**Proposition 3 :** soit  $P$  une population de  $n$  individus  $i_1, i_2, \dots, i_n$  de fitness respectives  $f_1, f_2, \dots, f_n$ . Soit  $s$  une tension dans l'environnement. Si  $s$  est tiré selon la loi uniforme dans  $[0, 1]$  alors la précision en généralisation de tout algorithme ne vaut pas nécessairement 50.

Preuve de la proposition 3 :

Le lemme 3.2 établit que les symétries qui constituent en général le socle du NFL ne sont pas valides dans ce nouveau contexte. Cela étant, l'absence de symétrie n'est pas une condition suffisante pour soutenir qu'on n'est pas face à un monde NFL. Il nous faut par conséquent ici montrer, au moins sur un exemple (dans un contexte) que l'absence de symétrie suffit à définir un monde dans lequel la précision en généralisation de tous les algorithmes n'est pas 50.

Pour ce faire, nous allons calculer, sous l'hypothèse où  $s$  est tiré selon la loi uniforme dans  $[0, 1]$ , la probabilité d'apparition de chacun des problèmes possibles, puis calculer la précision en généralisation de  $A_1$  sur un exemple.

$p(s)$  étant tirée selon la loi uniforme dans  $[0, 1]$ ,  $\int_0^1 p(s) ds = \int_0^1 C ds = 1$ , où  $C$  est une constante de valeur 1.

Les probabilités d'apparition de tous les problèmes possibles sont les suivantes :

- La probabilité de  $P_0$  est  $f_1$ ,
- La probabilité de  $P_1$  est  $f_2 - f_1$ ,
- La probabilité de  $P_2$  est  $f_3 - f_2$ ,
- ...,
- La probabilité de  $P_{n-1}$  est  $f_n - f_{n-1}$ ,
- La probabilité de  $P_n$  est  $1 - f_n$ .

Soit  $A_1$  l'algorithme prédisant que tous les individus vont survivre. La précision en généralisation de cet algorithme est la suivante :

$\sum_{i=0}^n p_i a_i$ , où  $p_i$  et  $a_i$  sont respectivement la probabilité et la précision en généralisation du problème  $P_i$ . Dans ces conditions, on a donc :

$$\sum_{i=0}^n p_i a_i = (f_1 * n/n + (f_2 - f_1) * (n-1)/n + (f_3 - f_2) * (n-2)/n + \dots + (f_n - f_{n-1}) * 1/n + (1 - f_n) * 0/n) * 100$$

$$\sum_{i=0}^n p_i a_i = (f_1 + f_2 + f_3 + \dots + f_n) * 1/n * 100$$

La précision en généralisation de  $A_1$  est différente de 50 si et seulement si l'expression « $f_1 + f_2 + f_3 + \dots + f_n$ » est différente de  $n/2$  (ce qui, *a priori* en général, n'a pas de raison de ne pas être !). Pour achever la preuve, nous allons exhiber un exemple où c'est le cas :

Soit une population constituée de 3 individus,  $i_1$ ,  $i_2$  et  $i_3$ , de fitness respectives  $f_1 = 1/5$ ,  $f_2 = 2/5$ , et  $f_3 = 4/5$ . La précision en généralisation de cet algorithme sur tous les problèmes possibles est  $(7/15)*100$  soit 46.66.

Notons que l'algorithme  $A_0$  (prédisant que les individus s'éteignent tous) possède la précision en généralisation suivante :

$$\sum_{i=0}^n p_i a_i = (f_1 * 0/n + (f_2 - f_1) * 1/n + (f_3 - f_2) * 2/n + \dots + (f_n - f_{n-1}) * (n-1)/n + (1 - f_n) * n/n) * 100$$

$$\sum_{i=0}^n p_i a_i = (-f_1 - f_2 - f_3 - \dots - f_{n-1} - f_n + n) * 1/n * 100$$

Dans le cas particulier précédent, cette précision vaut  $(8/15)*100$  soit 53.33.

CQFD.

## 12.6 Ni l'environnement ni la population ne suivent la loi uniforme dans [0, 1]

Nous traitons ici le cas où nous sommes *a priori* le plus éloigné d'un monde NFL. Comme on l'a rappelé précédemment, un monde NFL est en effet généralement (mais pas nécessairement) caractérisé par des symétries au niveau des problèmes possibles, *i.e.*, à tout problème correspond son complémentaire, et par des symétries au niveau des probabilités associées aux problèmes possibles, *i.e.*, un problème et son complémentaire ont la même probabilité d'apparition. Ce qui est déjà vrai précédemment l'est *a fortiori* ici (*i.e.*,  $f = 0$  et  $s$  est tiré d'une loi uniforme dans  $[0, 1/2]$ ).

**Proposition 4** : soit  $P$  une population de  $n$  individus  $i_1, i_2, \dots, i_n$  de fitness respectives  $f_1, f_2, \dots, f_n$ . Soit  $s$  une tension dans l'environnement. Si  $s$  est tiré selon la loi uniforme dans  $[0, 1/2]$  alors la précision en généralisation de tout algorithme ne vaut pas nécessairement 50.

Preuve de la proposition 4 :

Sans surprise, la preuve de cette proposition est basée sur un ensemble de résultats déjà établis par ailleurs. Nous nous contenterons par conséquent ici d'exhiber un contexte et un algorithme dans lesquels le NFL n'est pas valide.

$p(s)$  étant tirée selon la loi uniforme dans  $[0, 1/2]$ ,  $\int_0^{1/2} p(s) ds = \int_0^{1/2} C ds = 1$ , où  $C$  est une constante de valeur 2.

La précision en généralisation de l'algorithme  $A_1$  est la suivante (on suppose que les  $f_i$  sont inférieures ou égales à  $1/2$  pour  $i$  allant de 1 à  $n$  et strictement supérieures pour  $i$  plus grand que  $n$ ) :

$$\sum_{i=0}^n p_i a_i = (2*f_1 * n/n + 2*(f_2 - f_1) * (n-1)/n + 2*(f_3 - f_2) * (n-2)/n + \dots + 2*(f_n - f_{n-1}) * 1/n + 2*(1/2 - f_n) * 0/n) * 100$$

$$\sum_{i=0}^n p_i a_i = 2*(f_1 + f_2 + f_3 + \dots + f_n) * 1/n * 100$$

Soit une population constituée de 3 individus,  $i_1$ ,  $i_2$  et  $i_3$ , de fitness respectives  $f_1 = 1/5$ ,  $f_2 = 2/5$ , et  $f_3 = 4/5$ . La précision en généralisation de cet algorithme sur tous les problèmes possibles est  $2*(1/5+2/5)*1/2*100$  soit 60.

Notons que l'algorithme  $A_0$  (prédisant que les individus s'éteignent tous) possède la précision en généralisation suivante (on suppose que les  $f_i$  sont inférieures ou égales à  $\frac{1}{2}$  pour  $i$  allant de 1 à  $n$  et strictement supérieures pour  $i$  plus grand que  $n$ ) :

$$\sum_{i=0}^n p_i a_i = (2 * f_1 * 0/n + 2 * (f_2 - f_1) * 1/n + 2 * (f_3 - f_2) * 2/n + \dots + 2 * (f_n - f_{n-1}) * (n-1)/n + 2 * (1/2 - f_n) * n/n) * 100$$

$$\sum_{i=0}^n p_i a_i = 2 * (-f_1 - f_2 - f_3 - \dots - f_{n-1} - f_n + n/2) * 1/n * 100$$

Dans le cas particulier précédent, cette précision vaut  $2 * (-1/5 - 2/5 + 2/2) * 100$  soit 40.

CQFD.

## 13 Annexe 6 : publications et encadrement d'étudiants

### Publications internationales avec comités de lecture (journaux et conférences<sup>136</sup>) :

Brézellec, P., Soldano, H. 1993. SAMIA : a bottom-up learning method using a simulated annealing algorithm. In *Proceedings of the European conference on Machine Learning (ECML)*, volume 667 of Lecture notes in Artificial Intelligence, pages 297-309. Springer-verlag.

Brézellec, P., Soldano, H. 1993. Elena : A bottom-up learning method. In *Proceedings of the International Conference on Machine Learning (ICML)*, pages 9-16. Morgan Kaufmann.

Brézellec, P., Soldano, H. 1994. Improvement of the exploration of the search space of a top-down algorithm : Theoretical and experimental results. In *Proc. of the European Conference on Artificial Intelligence (ECAI)*, pages 458-462, Amsterdam, The Netherlands. Wiley and Sons.

Champesme, M., Brézellec, P., Soldano, H. 1995 . Empirically conservative search space reductions. In L. De Raedt, editor, *Inductive Logic Programming (ILP)*, pages 387-402. DEPTCW.

Castaing, J., Brézellec, P. 1996. On line chinese character recognition by means of symbolic learning. *International Conference on Chinese Computing (ICCC)* : 308-316.

Ventos, V., Brézellec, P. 1997. Least Common Subsumption as a connective. *International Workshop on Description Logics*.

Ventos, V., Brézellec, P., Coupey, P., Soldano, H. 1997. LCS operation in C-CLASSICδε : formal properties and applications. *International Symposium on Knowledge Retrieval, Use and Storage for efficiency (KRUSE)* : 124-135.

Ventos, V., Brézellec, P., Bouthinon, D., Soldano, H. 1998. Learning concepts in C-CLASSICδε. *International Workshop on Description Logics (DL)* : 50-54.

Brézellec, P., Soldano, H. 1998. Tabata : a learning algorithm performing a bidirectional search in a reduced search space using a tabu strategy. In *Eur. Conf. In Art. Int., ECAI-98*, pages 420-424, Brighton, England. Wiley and Sons.

Ventos, V., Brézellec, P., Soldano, H. 2001. Explicitly using default knowledge in concept learning : An extended description logics plus strict and default rules. In M. Truszczy T. Eiter, W. Faber, editor, *International Conference on Logic Programming and Nonmonotonic Reasoning*, LPNMR,

---

<sup>136</sup> En informatique, les conférences internationales sont souvent l'équivalent des journaux (c'était le cas à l'époque où je publiais en informatique ; cela a peut-être changé aujourd'hui).

number 2173 in Lecture Notes in Artificial Intelligence, pages 173-185, Vienna, Austria.  
Springer.

Didier, G., Brézellec, P., Remy, E., Hénaut, A. 2002. GeneANOVA - gene expression analysis of variance. *Bioinformatics* 18(3) : 490-1.

Mohseni-Zadeh, S., Louis, A., Brézellec, P., Risler, J-L. 2004. PHYTOPROT: a database of clusters of plant proteins. *Nucleic Acids Res.* 32(Database issue) : D351-3.

Mohseni-Zadeh, S., Brézellec, P., Risler, J-L. 2004. Cluster-C, an algorithm for the large-scale clustering of protein sequences based on the extraction of maximal cliques. *Comput Biol Chem.* 28(3) : 211-8.

Brézellec, P., Hoebeke, M., Hiet, M-S., Pasek, S., Ferat, J-L. 2006. DomainSieve: a protein domain-based screen that led to the identification of dam-associated genes with potential link to DNA maintenance. *Bioinformatics* 22(16): 1935-1941.

Pasek, S., Risler, J-L., Brézellec, P. 2006. Gene fusion/fission is a major contributor to evolution of multi-domain bacterial proteins. *Bioinformatics* 22(12): 1418-1423.

Pasek S, Risler J-L., Brézellec P. 2006. The role of domain redundancy in genetic robustness against null mutations. *J Mol Biol.* 15;362(2):184-91.

### **Publications nationales avec comités de lecture :**

Castaing, J., Brézellec, P. 1996. Apprentissage symbolique : une application à la reconnaissance de l'écriture chinoise manuscrite. *Journées Francophones d'Apprentissage (JFA)*.

Castaing, J., Brézellec, P., Soldano, H. 1996. Une Methode Symbolique pour la Reconnaissance de l'écriture Manuelle en Ligne. *Reconnaissance des Formes et Intelligence Artificielle (RFIA)*.

Brézellec, P. 1996. Il était une fois un «vilain petit canard» qui un jour s'aperçut que jamais «il ne raserait gratis»<sup>137</sup>. *Journées Françaises d'Apprentissage*.

Brézellec, P., Didier, G. 2001. GIZMO : un algorithme de grille cherchant des clusters homogènes. *Conférence Francophone d'Apprentissage*: 101-116.

Pasek, S., Brézellec, P., Risler, J-L. 2005. Evolution des protéines multidomaines bactériennes. *Journées Ouvertes de Biologie Informatique Mathématique (JOBIM)*.

---

<sup>137</sup> J'avais traduit No Free Lunch par «jamais on ne rasera gratis».

Brézellec, P., Hoebeke, M., Hiet, M-S, Pasek, S., Ferat, J-L. 2006. Using bioinformatics to get new insights into E. coli DNA maintenance. *Journées Ouvertes de Biologie Informatique Mathématique (JOBIM)*.

Pasek, S., Risler, J-L., Brézellec, P. 2006. The role of “domain redundancy” in genetic robustness against null mutations. *Journées Ouvertes de Biologie Informatique Mathématique (JOBIM)*.

Pasek, S., Ferat, J-L., Hoebeke, M., Brezellec, P. 2007. Certains gènes (ou parties de gènes) transférés horizontalement participent rapidement à l'évolution modulaire des protéines d'un hôte. *Journées Ouvertes de Biologie Informatique Mathématique (JOBIM)*.

### **Encadrements d'étudiants :**

Encadrement de la thèse de Véronique Ventos (1997) : C-Classic<sub>de</sub> Une logique de descriptions pour la définition et l'apprentissage de concepts avec défauts et exceptions.

Encadrement de la thèse de Sophie Pasek (2007) : Le domaine protéique, une unité d'homologie pertinente en génomique comparative.

Co-encadrement (avec Jean-Luc Férat) du M2 de Marie-Sophie Hiet (2006).

Co-encadrement (avec Jean-Luc Férat) du M2 de Marc Bras (2009).