La nécessité du hasard

Alain Pavé

Vers une théorie synthétique de la biodiversité

EDP SCIENCES

Extrait de la publication

Extrait de la publication

La Nécessité du hasard

Extrait de la publication

Extrait de la publication

La Nécessité du hasard

Vers une théorie synthétique de la biodiversité

Alain Pavé

EDP SCIENCES

17, avenue du Hoggar
Parc d'activités de Courtabœuf, BP 112
91944 Les Ulis Cedex A, France

Extrait de la publication

Conception graphique de la couverture : Béatrice Couëdel

Illustration de couverture : Musée des Tissus et des Arts décoratifs
Photo de Pierre Verrier

Imprimé en France

ISBN : 978-2-86883-942-8

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés, réservés pour tous pays. La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinés à une utilisation collective », et d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droits ou ayants cause est illicite » (alinéa 1er de l'article 40). Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du code pénal.

© EDP Sciences 2007

Extrait de la publication

De l'une des discussions juridico-mathématiques des Babyloniens surgit la conjecture suivante : si la loterie est une intensification du hasard, une infusion périodique du chaos dans le cosmos, ne conviendrait-il pas que le hasard intervînt dans toutes les étapes du tirage et non plus dans une seule ?

J.L. Borges, La Loterie de Babylone, in *Fictions*.

Extrait de la publication

Avant-propos

Au début de la rédaction de ce texte, l'objectif était de défendre une nouvelle fois l'idée, déjà évoquée par Darwin et bien d'autres après lui, en particulier Jacques Monod, selon laquelle le hasard, dont, le plus souvent, nous aimerions bien diminuer l'importance, voire l'évacuer, intervient de façon essentielle dans l'évolution des êtres vivants. Puis, en avançant dans la réflexion, il est apparu qu'il en est un principe indispensable et qu'en duo avec la nécessité, dont la sélection naturelle est une des facettes, il joue la tragi-comédie de cette évolution. Il serait donc un élément déterminant, sinon le facteur primordial, à prendre en compte dans ce qu'on appelle aujourd'hui la dynamique de la biodiversité, à savoir la diversification, la disparition ou le maintien des systèmes vivants de notre planète. En progressant encore, il est apparu raisonnable de supposer que des processus propres à ces systèmes engendrent du hasard et qu'ils seraient apparus spontanément et auraient été, eux aussi, sélectionnés au cours du temps. C'est ce que nous appelons des « roulettes biologiques », car, à l'image des dispositifs mécaniques, ils produisent des phénomènes à caractère aléatoire. Il faut donc en tenir compte, y compris dans des aspects très pratiques de manipulation, de gestion ou d'ingénierie des systèmes vivants.

Nous sommes donc passés d'une vision strictement contingente d'un hasard imposé, d'une espèce d'entité externe qui agite le monde de la vie, à une conception qui distingue d'une part les aléas environnementaux perturbant ce monde et, d'autre part, un hasard intrinsèque

Extrait de la publication

engendré par des mécanismes biologiques et écologiques sélectionnés durant l'évolution. Ce dernier hasard est au centre de notre discussion, il est le facteur essentiel de la diversification et de la dispersion des êtres vivants. Or diversification et dispersion constituent une réponse aux aléas environnementaux qui peuvent mettre en danger de nombreuses formes de vie comme le montre l'histoire des grandes extinctions sur notre planète. Le hasard intrinsèque est donc une sorte de réaction au hasard subi, celui des aléas. Le procédé est d'autant plus efficace qu'on trouve des mécanismes, les roulettes biologiques, produisant ce hasard intrinsèque à tous les niveaux d'organisation, du gène à l'écosystème. Aussi, le hasard produit par ces roulettes et générateur de diversité biologique est-il une sorte d'assurance pour la vie.

Ces idées peuvent s'exprimer rapidement, une page suffit… Mais si on souhaite établir une démonstration pour convaincre le lecteur et en explorer les différents aspects, on ne peut s'en contenter. Au bout du compte, le texte obtenu est à la fois une reprise de connaissances bien établies, mais nécessaires pour étayer le raisonnement, et une présentation de résultats récents, voire de questions encore en débat, non moins indispensables pour avancer dans la démonstration. Il y avait peut-être d'autres solutions, mais c'est celle qui s'est imposée progressivement au cours de la rédaction. Elle a eu au moins une utilité pour l'auteur, celle de revisiter une partie de ses connaissances et d'avoir l'impression de progresser dans une vision intégrée de la biologie.

Si l'on peut être convaincu que le hasard joue un rôle important, sinon essentiel, dans l'évolution et le fonctionnement de beaucoup de systèmes vivants, et si des processus biologiques et écologiques engendrent ce hasard, il reste à formuler des hypothèses sur ces roulettes biologiques. C'est ce que nous avons tenté de faire dans un chapitre dévolu à la modélisation. À cette fin, nous avons supposé qu'à l'image des systèmes mécaniques engendrant des résultats distribués au hasard, les processus biologiques impliqués sont des « systèmes dynamiques » au sens des mathématiciens. Dans certaines conditions, ces systèmes exhibent des comportements chaotiques ; on peut alors se demander dans quelles mesures ce chaos ressemble à du hasard. Cette hypothèse est raisonnable, si on examine les modèles classiques de la biochimie, de la biologie ou de l'écologie. C'est ainsi qu'on a pu montrer que des variables chaotiques peuvent avoir des propriétés analogues à celles qui sont connues pour les variables aléatoires. Cette observation montre que des

Extrait de la publication

mécanismes parfaitement déterministes de type biologique peuvent engendrer des résultats ayant de fortes similarités à ceux produits par des processus stochastiques. Au cours de l'évolution, il est alors loisible de penser que de tels mécanismes soient apparus et aient été sélectionnés. Cependant, les organismes sont des « machines vivantes », exhibant de fines régulations qui semblent laisser peu de place au hasard, sauf peut-être pour faire face à certains imprévus, comme l'ingestion d'agents infectieux inconnus qui seront détectés et combattus par des systèmes immunitaires faisant large place à des combinatoires. Pour eux, la nécessité du fonctionnement « de tous les jours » limiterait le rôle du hasard et sa production à seulement quelques fonctions, encore que l'on en découvre de plus en plus. On constate aussi qu'aux autres niveaux d'organisation, le hasard et les mécanismes qui le produisent jouent un rôle important ; ils apparaissent même prépondérants, voire nécessaires pour le maintien de la vie elle-même.

Enfin, la « question de la biodiversité » est beaucoup plus vaste que le domaine couvert par cet ouvrage. L'objectif n'était pas d'en envisager toutes les facettes, notamment humaines (sociales, culturelles ou économiques). Depuis quelques années d'excellents ouvrages leur sont consacrés. Il s'agit ici de faire le point sur les aspects biologiques et écologiques, du gène à l'écosystème, afin de tracer les grandes lignes d'une théorie « biologique » de la biodiversité et d'en tirer des conséquences pratiques. En effet, il est de la responsabilité première des scientifiques d'essayer de construire des édifices théoriques et de ne pas se limiter à des « listes à la Prévert » de résultats ponctuels. Cette voie est la plus efficace pour élaborer des règles et des techniques utiles, notamment pour l'ingénierie et la gestion des systèmes vivants. Ainsi pour nombre d'entre eux, notamment les systèmes écologiques, il semble que la prise en compte du hasard et des mécanismes qui l'engendrent permet de mieux expliquer leur fonctionnement spontané, alors qu'on ne prête pas une attention suffisante pour les décrypter et en tirer des conséquences pratiques. C'est ce que nous avons essayé de faire ici[1].

1. J.-C. Mounolou a cité ce travail en « avant-première » lors de la réunion inaugurale des sessions de l'année 2005 de l'Académie d'agriculture de France qui marquait également le début de son mandat de président de cette Académie. Une version résumée a été publiée à l'époque sous l'intitulé : « Hasard, nécessité et biodiversité : une assurance pour la vie » sur le site web http://www.academie-agriculture.fr/ (publications/notes de conjoncture), janvier 2005.

Extrait de la publication

Extrait de la publication

Sommaire

Avant-propos 7

1. Le hasard en question 15
I. Introduction 15
II. Différentes utilisations du mot « hasard » en sciences 18
Encadré 1. Génération de nombres pseudo-aléatoires 24

2. Le hasard dans les systèmes vivants 31
I. Le hasard et la nécessité 32
II. Mécanismes connus de diversification génétique 36
Encadré 2. Brassage du génome : représentation schématique des principaux mécanismes connus 42
III. La cellule et l'organisme : un hasard limité 49
Encadré 3. Compétition et coopération 53
IV. Lignées, populations et espèces : au hasard des rencontres, des accouplements et des perturbations 58
Encadré 4. Populations, métapopulations, espèces 59
V. L'évolution et ses théories : au hasard des modifications génétiques 62
VI. Le hasard écologique : vivre et subsister ensemble, faire face aux risques environnementaux 67
Encadré 5. Exclusion compétitive 68
Encadré 6. La coévolution 77
Encadré 7. Frugivorie et dissémination des graines : l'exploitation de *Cecropia obtusa* par la chauve-souris *Artibeus jamaicensis* 80

VII. Hasard, chaos et complexité 92
VIII. Hasard et niveaux d'organisation du vivant 99
Encadré 8. *Comment les systèmes vivants s'organisent-ils ?* 100
IX. Conclusion..... 103

3. Des enseignements pour la gestion des systèmes vivants 109
I. Les organismes 110
II. Les populations et les écosystèmes 111
III. La biodiversité 112
IV. L'information et le patrimoine génétiques 113
V. La conservation des ressources génétiques..... 114
VI. Les modifications génétiques : hybridation et sélection..... 114
VII. Les manipulations génétiques : insertion de gènes 116
VIII. Le clonage 118
IX. Les molécules actives d'origine biologique 119
X. Les limites et les conséquences de l'intervention de l'Homme sur les systèmes vivants..... 121
XI. Les technologies bio-inspirées et biomimétiques 122

4. L'apport des modèles et de la modélisation : quelques exemples 123
I. Génétique et calcul des probabilités : lois élémentaires, évolution dans le temps de la constitution génétique d'une population..... 124
II. Du chaos au hasard : les roulettes biologiques – exemple à partir du modèle logistique en temps discret..... 129
III. Le modèle logistique en temps continu et l'évolution de la biodiversité 137
IV. Vers un schéma général de la modélisation des systèmes vivants et de leurs diversités 146

Annexe
À propos de l'évaluation de la biodiversité : exemple de la Guyane française..... 149
I. Une grande diversité..... 150
II. La diversité spécifique et son évaluation : données, certitudes et incertitudes 151

Extrait de la publication

III. La biodiversité à grande échelle physique 159
IV. Observations multiéchelles et multiniveaux :
du gène à l'écosystème..... 159
V. Un terrain très favorable pour les recherches
sur la biodiversité et sa dynamique..... 161

Glossaire 167

Références bibliographiques 175

Remerciements 185

Extrait de la publication

CHAPITRE

1

Le hasard en question

… que se él fuera de su consejo al tiempo de la general criación del mundo, i de lo que en él se encierra, i se hallá con el, se huvieran producido i formado algunas cosas mejor que fueran hechas, i otras ni se hicieran, u se emmendaran i corrigieran.

Alphonse X le Sage, Roi de Castille et de Léon, 1221-1284[1].

I Introduction

Quand on s'intéresse à la biologie et à l'écologie, il est étonnant de constater le rôle tenu par le hasard dans beaucoup de phénomènes vitaux, souvent dans une subtile alliance avec des déterminismes bien solides.

1. Version originale donnée par Jim Murray dans l'un de ses ouvrages (2001) ; traduit en français moderne courant, cela donne à peu près : « *Si le Dieu Tout-Puissant m'avait consulté avant de planifier sa création, je lui aurais recommandé quelque chose de plus simple.* » Elle aurait été émise lorsque ce souverain remarquablement curieux et cultivé fut initié au système de Ptolémée. Cette idée semble intéressante, d'autant plus que ce livre procède du contraire : ce monde marche peut-être parce qu'il est sinon compliqué du moins complexe… On peut aussi penser que c'est non pas au monde, mais au modèle de Ptolémée auquel Alphonse X fait allusion, qui n'est pas facile à comprendre et c'est toute la qualité de Nicolas Copernic d'avoir élaboré une représentation plus simple et conforme au réel. Cette référence historique est tirée de Koestler (1968).

Extrait de la publication

La présence souvent soupçonnée de régimes chaotiques ou intermittents, quelquefois assimilés à du hasard, est aussi une surprise. En effet, une vision sans doute naïve laisserait supposer que pour assurer un bon fonctionnement, le hasard, l'erratique, le chaotique doivent être bannis, ainsi qu'on essaie de le faire dans les systèmes technologiques[2]. Cette constatation débouche sur plusieurs questions : pourquoi l'évolution, qui par ailleurs a produit tant de résultats étonnants, n'a-t-elle pas abouti à la sélection de systèmes vivants purement déterministes ? De fait, le hasard semble jouer un rôle essentiel, mais lequel ? Alors les processus engendrant du hasard n'auraient-ils pas été sélectionnés ? Dans le couple formé par le hasard et la nécessité, le hasard ne serait-il pas aussi nécessaire ?

Les systèmes vivants changent au cours du temps, quelle que soit l'échelle où l'on se place, de celle de l'évolution des êtres vivants, jusqu'au temps de la vie des organismes et à celui des processus cellulaires. Ces systèmes sont aussi de différentes dimensions, de celle, microscopique, des cellules à celle, planétaire, de la biosphère, en passant par les tailles petites ou moyennes (géographiques) des populations et des écosystèmes. Les échelles de temps et d'espace qui caractérisent ces systèmes sont en gros corrélées : aux processus les plus rapides correspondent les tailles les plus petites, aux plus lents les dimensions les plus grandes. **Or, le hasard joue dans l'espace et dans le temps, à toutes ces échelles, par des successions d'évènements et des distributions spatiales aux allures plus ou moins aléatoires.** C'est particulièrement vrai dans les niveaux d'organisation supérieurs à celui des organismes, c'est-à-dire dans ceux de la population à l'écosystème, voire de la biosphère dans son ensemble. Curieusement encore, la prise en compte par les biologistes des dimensions spatiales et temporelles dans l'étude du vivant est relativement récente. Cela mérite quelques précisions.

---

2. Cependant, la sensibilité aux conditions initiales, qui caractérise les systèmes chaotiques, permet quand même des prévisions à court terme et même de modifier à moindre coût la dynamique d'un tel système. En effet, comme nous pouvons le voir plus loin (cf. figure 2.7), deux trajectoires voisines au départ ne divergent pas immédiatement. Ainsi, si l'on dispose d'un bon modèle, il est possible de prévoir l'état du système chaotique au bout d'un intervalle pas trop long. C'est ce que tentent de faire les météorologues. Dans le cas de systèmes technologiques à comportements chaotiques, on peut aussi calculer l'impulsion à donner pour arriver au bout d'un moment au voisinage d'une valeur choisie à l'avance et donc contrôler un tel système sur des intervalles de temps courts. On imagine sans peine l'algorithme de contrôle.

Extrait de la publication

Le temps est la première dimension considérée. Les modèles démographiques de Malthus et de Verhulst datent l'un de la fin du XVIIIe siècle et l'autre du milieu du XIXe. Les processus de ramification ont vu le jour à la fin de ce même XIXe siècle. Cependant, la dynamique des populations n'émerge véritablement que dans les années 1920-1930 avec la redécouverte du modèle logistique par Pearl, les modèles de Lotka-Volterra, puis grâce à l'apport de l'école soviétique sur les systèmes dynamiques (Gause, 1935, Kostitzin, 1937). En outre, les premiers modèles démographiques en temps discrets sont publiés dans la revue *Biometrika* (Leslie, 1945)[3]. On retiendra enfin deux contributions majeures, celle de Georges Teissier et de Jacques Monod. Teissier est d'abord connu pour ses travaux sur la croissance des organismes et sur la théorie synthétique de l'évolution. Dans les années 1930, il fait aussi éditer beaucoup des travaux contemporains d'écologie théorique, notamment ceux de l'école soviétique. Quant à Monod, il propose dans sa thèse, soutenue en 1942, un modèle de la dynamique de populations bactériennes qui s'est révélé d'une grande utilité théorique et pratique. L'élaboration et la vérification expérimentale de ce modèle constituent le premier véritable exposé méthodologique sur la modélisation en biologie. Enfin, il intègre le temps long, celui de l'évolution, dans son ouvrage ultérieur *Le Hasard et la Nécessité*, en 1970, sur lequel nous reviendrons.

La prise en compte de l'espace est plus récente, sans doute parce que l'on est resté longtemps démuni pour analyser et modéliser les distributions spatiales aussi bien que les processus à l'origine de ces distributions[4].

---

3. Plus tard, il a été démontré que ces modèles étaient en fait les modèles moyens de processus stochastiques, les processus de ramification, ou de Galton-Watson (Lebreton, 1981). Nous avons aussi mis en évidence les relations avec la théorie des langages de Lindenmayer utilisée pour représenter les formes et surtout les processus morphogénétiques (Pavé, 1979). On en trouvera l'exposé didactique dans Pavé (1994).

4. On ignore encore trop souvent que les distributions spatiales, et plus généralement les formes que nous observons, que ce soient celles d'organismes ou celles de paysages, ou encore de répartition de la végétation sur les continents, et même celle des continents eux-mêmes, résultent de processus temporels. Ces formes changent dans le temps à des vitesses variables. Comme le disait Bergson : « Toute forme a son origine dans le mouvement qui la trace. La forme n'est que le mouvement enregistré » (cité fort justement par Y. Souchon *et al.*, en 2002, à propos de la forme des cours d'eau). Mais selon l'échelle d'observation, le niveau d'organisation considéré et la nature des processus, on pourra négliger ou non ces changements. Par exemple, si on regarde la couverture végétale des continents qui varie de l'échelle décennale à l'échelle millénaire, on pourra négliger la dérive des continents. Cela n'est plus vrai si l'on fait de la paléoécologie à l'échelle du million d'années.

Certes, la répartition des êtres vivants dans l'espace géographique est l'objet de la biogéographie, née au début des années 1950. La géostatistique est alors en partie développée pour ce type d'analyse. Dans cet arsenal, on trouve des méthodes de représentations (analyse des données) et des tests, par exemple pour vérifier le type de répartition spatiale. Le modèle du hasard est le plus souvent la distribution uniforme dans l'espace. On signalera aussi des approches d'océanographie biologique, par exemple l'adaptation du modèle théorique de Fisher à la dynamique de populations halieutiques. Mais dans tous les cas et jusqu'à récemment, on peine à prendre en compte l'espace physique et surtout à associer espace et temps, à spatialiser les processus et les dynamiques biologiques et écologiques, à coupler les processus géo-physico-chimiques, qu'ils soient déterministes ou stochastiques.

Mais revenons au hasard. Avant de discuter de l'utilisation de ce mot dans les sciences du vivant et de la réalité qu'il recouvre, il est souhaitable de rappeler son statut dans d'autres disciplines. Ce n'est pas par souci d'érudition, mais parce que la façon de le voir dans les autres champs disciplinaires peut susciter des idées nouvelles pour les sciences de la vie.

II Différentes utilisations du mot « hasard » en sciences

Le « hasard » qualifie des phénomènes qu'on ne peut prévoir *a priori*. Par exemple, lorsqu'on lance un dé, le numéro qui sortira n'est pas connu à l'avance si le lancé est correct et le dé bien équilibré. De même certains phénomènes naturels apparaissent imprévisibles : foudre, chute de météorites, pluies anormalement abondantes… Au fond, le hasard fait partie de notre vie quotidienne et nous avons pris l'habitude de vivre avec. Dans un ouvrage intitulé *Les Probabilités et la vie* paru en 1943, Émile Borel en a parlé très concrètement (entendre par « vie », notre vie de tous les jours et non pas la vie au sens biologique).

Mais examinons son utilisation dans les sciences. On distingue cinq grandes acceptions :

– le « hasard » du physicien des particules qui intervient, par exemple, dans l'interprétation de la relation d'incertitude d'Heisenberg ;

Extrait de la publication