

## Complexité du vivant, sélection naturelle et évolution

Annick LESNE

*Institut des Hautes Études Scientifiques, 35 route de Chartres, 91440, Bures-sur-Yvette, lesne@ihes.fr*

*Adresse permanente : Laboratoire de Physique Théorique de la Matière Condensée, UMR 7600  
Université Pierre et Marie Curie, 4 Place Jussieu, 75252 Paris Cedex 05  
<http://www.lptmc.jussieu.fr/users/lesne>*

Face à la complexité gigantesque des systèmes biologiques, un des problèmes auxquels sont confrontés les scientifiques est d'expliquer pourquoi elle est tellement supérieure à celle des objets inanimés, alors qu'il est aujourd'hui établi que leurs ingrédients élémentaires — les atomes, ions et électrons — sont exactement les mêmes et qu'ils sont régis par les mêmes lois physico-chimiques. Cette complexité a été récemment invoquée comme un argument en faveur d'un "dessein intelligent" à l'œuvre dans la création du monde, selon lequel le monde vivant serait trop complexe pour n'être que le résultat de processus matériels aveugles. Nous allons ici développer l'idée inverse, à savoir que cette complexité peut tout à fait s'expliquer à partir des lois du monde physique, si l'on se place dans le cadre de la théorie de l'évolution par sélection naturelle et des processus d'adaptation associés. Il apparaît ainsi qu'un point essentiel pour comprendre le monde vivant *actuel* est de prendre en compte sa nature historique. La biosphère évolue, allant jusqu'à modifier radicalement les conditions physico-chimiques environnantes (la composition de l'atmosphère, par exemple), les espèces en présence, et leurs interactions coopératives ou compétitives. Décrire la diversité actuelle du vivant et la complexité des organismes vivants observés aujourd'hui amène naturellement à la question de l'apparition de cette complexité, et donc à s'intéresser aussi à des situations intermédiaires, plus archaïques, de complexité très inférieure. Nous devons cependant souligner ici que notre hypothèse de travail, squelette des raisonnements et continuellement soumise à l'épreuve des faits, est que la vie est née spontanément du monde physique, et que l'histoire à expliquer est bien une complexification et une diversification des formes et processus biologiques.

Il n'y a à l'heure actuelle pas de consensus sur la définition de la complexité d'un système, encore moins sur la façon de la quantifier. Elle est souvent confondue avec la notion d'entropie, à tort car l'entropie maximale pour un système complètement désordonné, ne présentant aucune régularité ni organisation, donc de complexité faible voire nulle. Nous pouvons cependant dégager deux caractéristiques essentielles des systèmes complexes adaptatifs que sont les systèmes vivants :

— la *grande combinatoire dans le choix des possibles* ; on peut alors mesurer la complexité par le logarithme du nombre de bifurcations que le système a rencontré dans son développement ou son évolution [Thom 1975] [Nicolis et Prigogine 1989] [Parisi 1994] ;

— le *couplage réciproque entre les niveaux d'organisation* ; en particulier, les structures et propriétés émergentes au niveau macroscopique peuvent rétroagir sur les éléments et modifier leur caractéristiques ou leur comportement, par exemple transformer des éléments stables en éléments bi-stables ou oscillants.

La première caractéristique va demander d'expliquer la diversité de choix qui s'offre aux systèmes vivants tout au long de leur développement et de leurs activités fonctionnelles, qu'on observe aujourd'hui être très supérieure à celle rencontrée par les systèmes inanimés. Comme l'ont déjà discuté plusieurs auteurs [Polanyi 1968] [Ellis 2005], la seconde caractéristique est *à la limite* une différence qualitative que présentent les systèmes vivants et les systèmes artificiels. C'est au fond la même différence qualitative que celle existant entre les *propriétés* d'un système physique et les *fonctions* d'un système biologique ou artificiel. La nuance contenu dans la mention d'une limite (au sens mathématique d'une extrapolation à l'infini) est importante. C'est là que va se résoudre le paradoxe entre la spécificité du vivant et son insertion dans le monde physico-chimique sans entorses au lois qui le régissent ni nécessité d'invoquer des causes d'une autre nature. La limite dont il s'agit ici est de considérer comme abouti (c'est-à-dire stabilisé dans un état où tous les processus et tous les niveaux d'organisation se trouvent articulés de façon cohérente) le

naturelle. Mais c'est là une assertion qui exige d'avantage d'explications et surtout de précisions sur le contenu, explicite ou implicite, des termes employés.

La sélection, quel que soit son mécanisme, ne peut jouer que sur un ensemble diversifié de possibles ; il faut donc commencer par expliquer ce qui engendre de la diversité. Une première source est celle des *fluctuations thermiques* : tout degré de liberté moléculaire est animé d'un mouvement, en pratique aléatoire (c'est là l'idée de *chaos moléculaire* introduite par Boltzmann et aujourd'hui justifiée par des arguments issus de la théorie du chaos), ayant une énergie cinétique moyenne égale à  $kT/2$  où  $k$  est la constante de Boltzmann et  $T$  la température. Mais ces fluctuations thermiques vont en général se moyenniser suivant des lois statistiques et induire des comportements macroscopiques bien déterminés [Laguës et Lesne 2003, Castiglione 2007]. Sans pouvoir entrer ici dans les détails, la conclusion à retenir est qu'il est en fait très compliqué d'échapper aux lois statistiques, typiquement la loi des grands nombres, qui transforment une accumulation d'événements microscopiques aléatoires en une résultante macroscopique parfaitement déterminée, à des fluctuations statistiques près, d'ailleurs négligeables dès que le nombre d'événements élémentaires en jeu est assez grand. Il faut des mécanismes spécifiques et élaborés, typiquement de fortes corrélations, pour conserver de la stochasticité à un niveau mésoscopique ou macroscopique. Par exemple, en cas de corrélations parfaites entre les événements aléatoires, on a un comportement collectif parfaitement cohérent et totalement aléatoire. Il reflète en bloc la stochasticité d'un quelconque des éléments, dont le comportement prescrit intégralement celui de chacun des autres, du fait des corrélations. La somme des différentes variables aléatoires a ici exactement le même caractère aléatoire que l'une d'entre elles, comme le troupeau de moutons de Panurge suivrait les divagations de l'un d'entre eux. On voit là le caractère extrêmement particulier des situations où la stochasticité des événements élémentaires engendre la même stochasticité au niveau global. Bien plus souvent, c'est un mécanisme spécifique et adapté, essentiellement distinct des fluctuations thermiques, qui est à l'œuvre :

- *chaos déterministe* produisant un comportement d'apparence erratique, du fait de la sensibilité de la dynamique aux conditions initiales ;
- *non linéarités* qui amplifient les fluctuations, pouvant produire un comportement global où domine la composante déterministe mais où celle-ci présente de la multi-stabilité ;
- *stabilisation sur un seuil*, donnant une sensibilité accrue au bruit extérieur.

La stochasticité qui résulte de tels mécanismes est alors radicalement différente de celle régnant à l'échelle moléculaire (le bruit thermique). Un nombre croissant d'arguments expérimentaux ou numériques appuient l'idée que ces mécanismes générateurs de stochasticité ont eux aussi été favorisés et améliorés par la sélection naturelle, car ils assurent la génération d'une diversité essentielle à l'adaptation renouvelée des organismes vivants à des conditions environnantes incertaines et changeantes [Pavé 2007].

Des mécanismes de sélection se rencontrent couramment en physique : sélection de la vitesse de propagation d'un front, sélection de la période d'un comportement oscillant, sélection de la longueur d'onde d'une instabilité, sélection de la pente d'un tas de sable. Dans tous ces exemples, il s'agit d'une sélection dynamique, basée sur un différentiel de stabilité qui assure la persistance à long terme de la solution la plus robuste et la disparition progressive de toutes les autres. Bien sûr, cette *sélection dynamique* est également à l'œuvre dans les organismes vivants. Mais il s'ajoute un mode de sélection spécifique, lié à la faculté de multiplication de ces organismes ; couramment appelée *sélection naturelle*, elle est fondée sur un différentiel des taux de croissance des populations. Elle va d'ailleurs opérer à différents termes : une espèce prolifique dominant à court terme peut présenter à long terme un défaut de viabilité. Cette sélection naturelle, en soi, n'induit aucune innovation ; mais elle va changer, parfois radicalement, les populations des différentes variantes présentes dans la population, jusqu'à pouvoir faire émerger comme étant le phénotype dominant, typique de l'espèce et mieux adapté aux conditions environnantes, un phénotype initialement très minoritaire et inobservable à l'échelle de la population [Walsh 2001]. À ce mécanisme d'adaptation par sélection naturelle s'ajoute celui d'*évolution neutre* [Kimura 1983], ainsi que celui d'*exaptation*, en résumé l'utilisation fonctionnelle, en quelque sorte détournée, de caractéristiques initialement développées et sélectionnées pour un autre usage [Gould et Vrba 1982].

Le point central de notre propos est que la variabilité des structures et des processus à l'œuvre dans les organismes vivants, élaguée par sélection naturelle pour ne garder que les solutions les plus viables, va non

leur *co-adaptation*. Nous en voyons aujourd'hui le résultat stabilisé. Deux illustrations particulièrement remarquables de co-évolution stabilisée, omniprésentes dans tous les systèmes vivants, sont

— les différents *codes biologiques*. On résume dans le terme de code l'existence d'une relation contingente du point de vue physico-chimique (Monod [1970] parle de gratuité) entre deux entités, par exemple un codon et un acide aminé dans le code génétique. On peut également citer des codes plus complexes et donc moins bien établis, comme les différents codes neuraux ou les codes épigénétiques (code des histones ou code chromatinien) [Lesne 2006];

— les *entités allostériques*, véritables objets chimériques permettant de relier fonctionnellement des voies indépendantes du point de vue physico-chimiques. C'est là un exemple de bricolage moléculaire mentionné par Jacob [1981]. Citons par exemple les tRNA (Crick les avait d'ailleurs appelés *adaptors*, et on pense effectivement à l'image des adaptateurs et transformateurs permettant de connecter des circuits électriques incompatibles) permettant d'associer physiquement un (anti)codon et l'acide aminé correspondant, les nombreuses enzymes allostériques permettant typiquement de coupler une voie de signalisation et une voie métabolique, les neurones mécano-sensibles transformant une stimulation mécanique en signal électrique, ou les couplages entre les propriétés chimiques et les propriétés topologiques ou mécaniques de la fibre de chromatine [Lesne and Victor 2006].

La sélection naturelle peut ainsi induire de multiples co-évolutions et co-adaptations, amenant par exemple les paramètres du système à se stabiliser conjointement sur des valeurs très spécifiques, correspondant à une coïncidence hautement improbable si ces paramètres étaient des grandeurs indépendantes, comme c'est généralement le cas dans les systèmes physique naturels. On observe en particulier ce que Thom [1975] avait appelé *la stabilisation des seuils*, idée reformulée par Kauffman [1993] sous les termes de *life at the edge of chaos*. En d'autres termes, la dynamique globale du système va l'amener dans un régime correspondant à une situation particulière, typiquement un point de bifurcation ou une situation de stabilité marginale, pour la dynamique d'un sous-système. Une illustration très convaincante en a été donnée par l'analyse très détaillée des cellules ciliées de l'oreille interne, qu'un schéma de rétroaction approprié au niveau des courants et canaux ioniques force à fonctionner au voisinage immédiat d'un point de bifurcation; du point de vue adaptatif, la fonction de réponse dans ce domaine assure en effet une détection fiable des signaux sur un gamme d'amplitudes beaucoup plus grande [Camalet et al. 2001].

Ces évolutions et adaptations s'incrinvent dans un processus historique d'évolution de la biosphère car elles sont souvent induites par des modifications de l'environnement et des écosystèmes, elles-mêmes engendrées par l'évolution des espèces qui les constituent. On voit ici apparaître une sorte de spirale évolutive : chaque évolution en appelle d'autres, et les co-adaptations qui se mettent graduellement en place au long de ce processus correspondant à un accroissement répété de la complexité des organismes. Comme nous l'avions annoncé en introduction, c'est ainsi le caractère historique du monde vivant qui le rend irréductible au monde physique inanimé. Ce point n'épuise cependant pas le débat, et nous renvoyons par exemple à [Polanyi 1968] [Simon 1969] [Anderson 1972] et plus récemment à [Ellis 2005] pour d'autres éclairages sur la spécificité du vivant. Il est intéressant pour conclure de remarquer que cette importance de l'histoire, autrement dit l'impact sur les observations actuelles de la trajectoire particulière suivie par les systèmes parmi l'ensemble des possibles, se rencontre aussi en physique lorsqu'on se place à l'échelle de l'Univers dans son ensemble : la répartition de la matière, la formation de planètes (dont la nôtre), la valeur même de ce qu'on appelle en physique les constantes fondamentales (par exemple la constante de la gravitation universelle ou la constante de Planck) sont elles aussi le résultat d'une évolution adaptative.

## Références

- [1] Anderson, P.W. (1972) More is different, *Science* **177**, 393-396.
- [2] Camalet, S., Duke, T., Julicher, F., et Prost, J. (2000) Auditory sensitivity provided by self-tuned critical oscillations of hair cells, **97**, 3183-3188.
- [3] Castiglione, P., Falcioni, M., Lesne, A., et Vulpiani, A. (2007) *Chaos and coarse-graining in statistical mechanics*, Cambridge University Press, sous presse.
- [4] Ellis, G.F.R. (2005) Physics, complexity and causality, *Nature* **435**, 743.
- [5] Gould, S.J. et Vrba, E. (1982) Exaptation – a missing term in the science of form, *Paleobiology* **8**, 4-15.

- [7] Kauffman, S.A. (1993) *The Origins of order : self-organization and selection in evolution*, Oxford University Press.
- [8] Kimura, M. (1983) *The neutral theory of molecular evolution*, Cambridge University Press.
- [9] Laguës, M. et Lesne, A. (2003) *Invariances d'échelle*, Belin, Paris.
- [10] Lesne, A. (2006b) The chromatin regulatory code : beyond an histone code, *Eur. Phys. J. E* **19**, 375-377.
- [11] Lesne, A. and Victor, J.M. (2006) Chromatin fiber functional organization : some plausible models, *Eur. Phys. J. E* **19**, 279-290.
- [12] Monod, J. (1970) *Le hasard et la nécessité*, Le Seuil, Paris.
- [13] Nicolis, G. et Prigogine, I. (1989) *Exploring complexity*, Freeman, New York.
- [14] Parisi, G.(1994) Complexity in biology, eprint arXiv cond-mat/9412018.
- [15] Pavé, A. (2007) Necessity of chance : biological roulettes and biodiversity, *Comptes Rendus Biologie* **330**, 189-198.
- [16] Polanyi, M. (1968) Life's irreducible structure, *Science* **160**, 1308-1312.
- [17] Simon, H.A. (1969) *The sciences of the artificial*, MIT Press, Cambridge MA.
- [18] Thom, R. (1975) *Structural stability and morphogenesis*, Benjamin, Reading Mass.
- [19] Walsh, D.M. (2001) Causes of adaptation and the unity of science, *PhilSci Archive*, <http://philsci-archive.pitt.edu/archive/00000396>.