



Remarques sur la causalité biologique

par Evariste Sanchez-Palencia, membre de l'Académie des sciences

Ce texte est la traduction française de la communication de l'auteur au colloque «El sentido de la vida » (Académie de ciencias, artes y letras de Cordoba, 2018), additionné de quelques paragraphes pris de « La pensée dialectique comme cadre des systèmes évolutifs », Actes du Colloque Dialectique, matérialisme et science moderne. Autour de Robert Havemann, Fédération Nationale de La Libre Pensée, 2018).

Cet exposé concerne certaines réflexions sur la causalité dans l'évolution, laquelle implique des éléments constructifs et organisationnels qui dépassent largement la simple survie des plus adaptés.

Le phénomène de prédation constitue un système relativement simple permettant d'avancer dans ce type de compréhension. S'il y a des prédateurs et des proies, il est clair que les proies peuvent vivre sans les prédateurs, état que l'on peut considérer comme optimal pour les proies, certainement pas pour les prédateurs. La présence simultanée des deux implique un avantage démographique (c'est en effet de démographie dont il s'agit) pour les prédateurs, et un désavantage pour les proies ; or, si les proies désavantagées venaient à disparaître, ce serait ensuite le tour des prédateurs de mourir de faim ! Cela est intéressant : du point de vue des prédateurs, l'avantage immédiat de la consommation de proies, si celle-ci est excessive, devient désavantage médiat (on doit s'abstenir de tuer la poule aux œufs d'or). Mais pour les proies, la présence de prédateurs est toujours démographiquement préjudiciable. Quelle chose peut-on essayer d'optimiser ou adapter ? Le temps, avec des échéances diverses, s'invite dans le problème, qui ne dépend nullement d'une « survie des plus adaptés ». Une relation de type symbiotique est bien plus facile à comprendre, car on peut toujours considérer que le paquet formé par les deux espèces est plus adapté que chacune des deux séparément. Peut-être que ce qu'on essaie d'optimiser est le total, le vivant, mais, tout compte fait, pourquoi on n'a pas optimisé les espèces, pour en arriver à une, la plus adaptée, optimisée par l'évolution ? Que voyons-nous à la place ? Un florilège d'espèces, dont certaines en effet disparaissent, alors que d'autres se diversifient, cependant que leur ensemble change continuellement.

La théorie mathématique des systèmes dynamiques (ou systèmes d'équations différentielles ordinaires) ne concerne pas l'optimisation d'une propriété, mais la répétition systématique de certains types de comportement. Elle met en œuvre fondamentalement les concepts de stabilité et d'attracteur, ce qui permet dans certains cas



de comprendre la construction de systèmes complexes stables, lesquels ne sont pas nécessairement statiques, présentant souvent des comportements périodiques (ou même apériodiques).

Avant d'aborder le système prédateur-proie je ferai une courte digression sur les systèmes dynamiques, en commentant un exemple connu, bien que de nature différente. Le système solaire est un système dynamique, régi par les équations de la gravitation universelle (attraction mutuelle de toutes les particules matérielles). Cela concerne, comme tout le monde sait, aussi bien la chute d'une pomme que le mouvement des planètes autour du soleil. Bien entendu, le mouvement effectif dépend à chaque cas d'un certain nombre de paramètres (masses des divers corps) et de la configuration initiale du système (positions et vitesses des divers corps à un certain instant, dit initial); ensuite, le mouvement est parfaitement déterminé. Si l'on abandonne une pomme avec une vitesse initiale nulle, elle tombe verticalement par terre ; si on la lance avec une certaine vitesse initiale horizontale, elle tombe aussi, en décrivant une parabole, qui sera d'autant plus tendue que la vitesse initiale sera plus grande. Que se passe-t-il si la vitesse horizontale est très élevée ? La trajectoire sera très tendue, et comme la terre est sphérique et non plane, la pomme s'éloigne du sol au lieu de s'en approcher. La pomme se met à voyager par l'espace ; l'attraction de la terre change de direction avec la position de la pomme et la parabole se transforme en une ellipse. La pomme est en orbite, elle est devenue un satellite de la terre ! Les orbites des satellites, ou de planètes autour du soleil sont des ellipses plus ou moins allongées ; celle de la terre est presque circulaire, alors que les orbites des comètes sont très allongées. Une comète loin du soleil est attirée par lui et tombe sur le soleil, mais, à cause de la direction de sa vitesse, elle rate son coup, passe par derrière, elle commence à monter en perdant de la vitesse et se retrouve à nouveau à sa position initiale après une révolution. Dû à la forme très allongée de son orbite, une comète est tout le temps très loin du soleil, périodiquement elle tombe sur le soleil, rate le coup et recommence... Toute cette diversité semble assez compliquée, et en fait elle l'est : l'humanité a dû attendre Galilée, Newton et bien d'autres pour comprendre tous ces mécanismes. Avant on avait de mythes ; en particulier, le soleil se déplaçait dans le ciel dans son char, qu'il devait conduire avec maîtrise pour éclairer la terre pendant le jour tout en respectant le repos nocturne. Ce n'est nullement facile ! Un jour, son fils, Phaéton, prend les rênes du char de son père, mais son inexpérience l'envoie par une route chaotique, faillant mettre le feu à la terre. Nous voyons, sur cet exemple, comment la connaissance scientifique remplace des interprétations de type finaliste (conduire pour éclairer la terre) par des explications de type causal (les positions et vitesses initiales déterminent tout le mouvement ultérieur).

En revenant au système prédateur-proie, il y en a des modèles mathématiques entrant dans le cadre de la théorie des systèmes dynamiques (et de ce qu'on appelle la dynamique des populations). Que nous apprennent ces modèles ?

On considère deux populations $x(t)$ et $y(t)$ de prédateurs et de proies respectivement, quantités qui varient avec le temps t . On admet que les proies x (on peut imaginer des lapins) ont leurs propres subsistances (capacité nutritive de leur habitat), qui leur procurent une population d'équilibre P . Les prédateurs (renards, par exemple) se nourrissent de proies x (et n'ont pas d'autres ressources). Il y a alors une diversité de comportements



possibles, dépendant des valeurs des paramètres décrivant le fonctionnement du système, ce qui rappelle dans une certaine mesure les divers cas possibles du mouvement des pommes et des comètes.

Le paramètre principal est la vulnérabilité v des proies par rapport aux prédateurs. Si v est très petit, le phénomène de prédation n'est pas viable ; le système se dirige vers un équilibre (l'attracteur) qui est simplement $x=P$ (la population d'équilibre des proies) et $y=0$ (les prédateurs disparaissent). Cela se comprend facilement : si pour attraper un lièvre je consomme plus d'énergie que celle que j'obtiens en le mangeant, il est clair que je ne peux pas me nourrir de lièvres. Il y a donc un seuil de viabilité de v . lorsque v est légèrement supérieur à cette valeur, il y a un équilibre stable (un attracteur) avec x proche de P (légèrement inférieur) et y petit. Si l'on augmente la valeur de v (plus grande vulnérabilité, ou ce qui revient au même, plus grande efficacité de la prédation), le point d'équilibre se déplace, x diminue et y augmente (la population de prédateurs qui peut vivre de ces proies augmente, au détriment de la population d'équilibre des proies), ce qui semble naturel : *l'accroissement de la vulnérabilité est un inconvénient pour les proies et un avantage pour les prédateurs*. Mais l'on comprend facilement que, en augmentant la vulnérabilité v , les choses ne peuvent pas continuer comme cela indéfiniment, car la population de proies, dont tout dépend, diminuerait dangereusement. Et en fait il en est ainsi : *à partir d'une certaine valeur de v , l'augmentation de la vulnérabilité est préjudiciable pour les proies et aussi pour les prédateurs*, ce que la sagesse populaire exprime par « l'avarice rompt le sac », ou « mordre la main qui donne à manger » ou encore « tuer la poule aux œufs d'or ». Il s'agit d'un phénomène non linéaire, les résultats ne sont pas proportionnels aux causes, ce qui vide de sa substance l'utilité même de l'augmentation de la vulnérabilité, mais attention ! Nous savons précisément que les explications scientifiques ne sont pas finalistes, mais causales. *Le phénomène de prédation n'a rien à voir avec l'intentionnalité des prédateurs, qui n'intervient nullement (comme le mouvement des comètes n'est pas intentionnel)*. C'est pourquoi cela a parfaitement un sens, en tant que question scientifique, de se demander ce qui se passe en augmentant encore la vulnérabilité. A lieu alors ce qu'on appelle une bifurcation de Hopf (son nom est bifurcation de Poincaré-Andronov-Hopf).

Le point d'équilibre concerne des valeurs de plus en plus petites des populations de prédateurs et de proies, mais il n'est plus stable, il n'est plus un attracteur. L'attracteur (le processus vers lequel tend le système) est alors un cycle périodique, qui rappelle précisément les orbites des comètes, qui gravitent autour du soleil sans tomber sur lui. La structure du cycle, que l'on comprend facilement, est la suivante : En partant d'une situation initiale où il y a peu de prédateurs et une population de proies proche à celle son équilibre avec les subsistances de son habitat, comme la vulnérabilité est grande, les prédateurs prolifèrent à merveille, alors que la population des proies périclité ; lorsque celle-ci est suffisamment petite, les prédateurs ne peuvent plus vivre d'elle, et leur population se met à diminuer à son tour : on arrive ainsi à deux populations petites ; les proies sont alors peu consommées par les rares prédateurs, et comme leur population est très inférieure à celle d'équilibre avec leurs subsistances, elle se met à augmenter, arrivant ainsi à nouveau à la configuration initiale. Et ce processus périodique est un attracteur ; on peut partir de valeurs arbitraires des deux populations et le système se met à osciller périodiquement comme on vient de décrire.



Voilà donc comment la théorie des systèmes dynamiques permet, pas seulement de décrire le comportement du système prédateur-proie, mais également ses diverses configurations possibles : « parcimonieuse » si la vulnérabilité est petite ou « avide » si elle est grande, sans faire intervenir le moindre finalisme ni intentionnalité. Il y a lieu de reconsidérer des fables telles que « La cigale et la fourmi » de La Fontaine d'un nouveau point de vue. On doit avoir présent à l'esprit que les agents considérés par la dynamique des populations et les systèmes dynamiques ne sont pas les individus, mais les populations de chaque espèce. Mais *le point fondamental est la prise en compte simultanée des deux agents, dont l'interaction conduit à l'attracteur, qui peut être, comme nous avons vu, un état d'équilibre ou une oscillation périodique permanente*, parfaitement déterminée. Dans les deux cas, l'affaire ne se solde pas par le triomphe des uns ou des autres, *il n'y a pas de plus ou moins adaptés, c'est une société qui fonctionne, ou un système écologique cohérent, avec ses plus et ses moins, qui peut être un équilibre ou une palpitation permanente...*

Voici une citation du grand biologiste Richard Lewontin (né en 1929) : « La compréhension simple et incorrecte du darwinisme, qui, *par la griffe et par la dent* est le théâtre d'une lutte continue pour la survie entre les prédateurs et leurs victimes passe complètement à côté de de l'aspect productif des êtres vivants ». Richard Lewontin, dans son livre « La triple hélice, Les gènes, l'organisme, l'environnement », militait pour une vision dynamique et fréquemment constructive de l'évolution, et ne doutait pas à faire intervenir des équations différentielles, dont les solutions dépendent de la situation de départ.

Ce type de résultats peut sembler un peu mystérieux, voire peu crédible, si l'on n'est pas habitué. C'est pourquoi cela me semble utile de montrer explicitement le fonctionnement d'une expérience de laboratoire faisant intervenir un mécanisme proche de la prédation, une sorte de demi-prédation, sur laquelle je reviendrai, bien plus compréhensible que les considérations qui précèdent

Il s'agit d'un exemple de processus évolutif simple où l'on voit le rôle constructif du vivant et de la non-linéarité. Il s'agit d'une expérience relativement récente, conduite à divers endroits et notamment à Grenoble, sur la croissance des bactéries *Escherichia coli*.

Les bactéries sont des procaryotes, le concept d'espèce n'est pas le même que chez les organismes multicellulaires. Il y a une grande diversité de souches d'*Escherichia coli*, qui diffèrent entre elles par bien des propriétés, notamment leur capacité à assimiler les ressources et par conséquent les taux de croissance correspondants. Si l'on fait une culture de plusieurs souches sur un même substrat, on observe en général que l'une des souches a un taux de croissance plus élevé que les autres pour ce substrat, si bien que, au bout d'un certain temps, la colonie est formée exclusivement par cette souche, les autres ayant disparu. C'est du darwinisme élémentaire : la souche à taux de croissance le plus élevée est la mieux adaptée aux ressources disponibles et déplace les autres. On peut vérifier que ce résultat est indépendant des proportions initiales des populations des diverses souches ; sans entrer dans les détails, c'est dû à la croissance exponentielle, qui finit par l'emporter sur les proportions initiales. En faisant des cultures isolées avec chacune des souches sur le



même substrat on vérifie que, effectivement, la souche survivante avait un taux de croissance plus élevé que les autres. OK, tout est bien compris.

Sauf que, dans certains cas (c'est l'expérience évoquée ci-dessus), en commençant avec un certain nombre de souches, dix, prenons par exemple, l'expérience ne se passe pas comme ci-dessus, à la fin il reste deux souches au lieu d'une. Désignons ces deux souches par A et B, les autres étant nommées 1,2,...8. Plus remarquable, les proportions finales de A et B sont bien déterminées, quelles que soient les proportions initiales. On pourrait penser que, tout simplement, les A et les B ont le même taux de croissance pour ce substrat, mais l'on vérifie facilement que cette tentative d'explication est fautive : en faisant des cultures isolées on voit que la souche A a un taux de croissance plus élevé que toutes les autres, B, 1, 2... 8. Que s'est-il passé ? On a l'impression que la souche B refuse de partir avec les inadaptés, auxquelles elle appartient, comme si elle s'accrochait à la A, mieux adaptée !

Une étude des mécanismes de type physiologique en jeu montre que la souche B dispose d'une capacité pour se nourrir non seulement du substrat proposé à toutes les souches, mais aussi de substances qui apparaissent dans les déchets produits par A. Cela donne un avantage aux B, mais qui est d'une nature très différente des valeurs numériques des taux naturels de croissance des uns et des autres. En effet, cet avantage ne se manifeste qu'en présence des A (c'est pour cela qu'il n'apparaissait pas dans les tests de croissance isolée) et dépend fortement de la proportion entre les A et les B : plus il y a de A par rapport aux B, plus cet avantage des B sur tous les autres sera grand. Il est par ailleurs clair que les B tirent avantage des A, lesquels à leur tour ne subissent pas de préjudice de la part des B ; voilà pourquoi je parlais d'une « demie-prédation » (on dit « commensalisme »).

On comprend alors que les 1, 2,...8 disparaissent à terme, mais qu'en est-il des A et B ? On voit bien que, s'il y a beaucoup de B par rapport aux A, l'avantage des B dont on vient de parler sera petit, et donc incapable de surmonter l'effet du taux de croissance des A plus grand que celui des B, si bien que la proportion des B par rapport aux A diminuera. Au contraire, s'il y a peu de B par rapport aux A, l'avantage tiré par les B sera grand et surmontera (cela dépend des valeurs effectives des taux de croissance) la différence des taux de croissance, ce qui conduira à une croissance de la proportion des B. Le tour est joué : il y aura une certaine proportion des A et des B donnant un équilibre entre les deux souches. Qui plus est, cet équilibre sera stable, puisque nous venons de voir que si la proportion des B par rapport aux A est plus petite, cette proportion augmentera, et vice-versa. Finalement, c'est assez facile à comprendre, mais il est utile de bien saisir le résultat et d'en tirer les conséquences.

-- Les deux souches A et B restent à la fin, mais pas d'une façon isolée, leur proportion est bien déterminée. C'est une sorte de paquet des A et des B qui l'emporte finalement sur les 1, 2,...8 et sur tout autre dosage des A et des B. Voilà un exemple des « aspects constructifs » de l'évolution et de l'aspect productif des êtres vivants évoqué par Lewontin.

-- L'avantage des B dû à leur capacité à se nourrir des déchets des A ne peut être quantifié qu'en faisant intervenir le rapport des deux populations A et B. C'est donc une fonction et non pas un nombre comme les taux



de croissance naturels des souches isolées. Quelque chose de qualitativement différent est intervenue par rapport à la simple compétition des souches.

La méthode dialectique est le cadre général des phénomènes d'évolution dans le temps. Ceux-ci font souvent intervenir plusieurs agents en interaction, dont les contradictions (opposition de tendances) jouent un rôle important sur le processus subséquent, raison pour laquelle la dialectique est parfois désignée comme « théorie de la contradiction » ou « théorie de la complexité ». La méthode dialectique, à laquelle la théorie des systèmes dynamiques donne une base, est le cadre privilégié pour la compréhension de nombre de phénomènes biologiques et sociologiques.

Bibliographie

- Le Gac M, Plucain J, Hindré T, Lenski RE, Schneider DR, May M, Leonard W. Lineages during a long-term experiment with *Escherichia coli*. Nonlinear aspects of competition between three species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012; 109(24): 9487–9492012
- Levins R. & Lewontin R. *The dialectical biologist*, Harvard Univ Press 1985.
- Lewontin, R. C. *La triple hélice. Les gènes, l'organisme, l'environnement*. Seuil, Paris 2003.
- Sanchez-Palencia, E. *Promenade dialectique dans les sciences*, Hermann, Paris 2