

Chance et Contingence en Evolution

Thomas Lenormand

CEFE, CNRS Montpellier



CEFE
Montpellier



Contributions

Review

Cell
PRESS

Stochasticity in evolution

Thomas Lenormand¹, Denis Roze² and François Rousset³

¹ Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, 1919 Route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 5, France

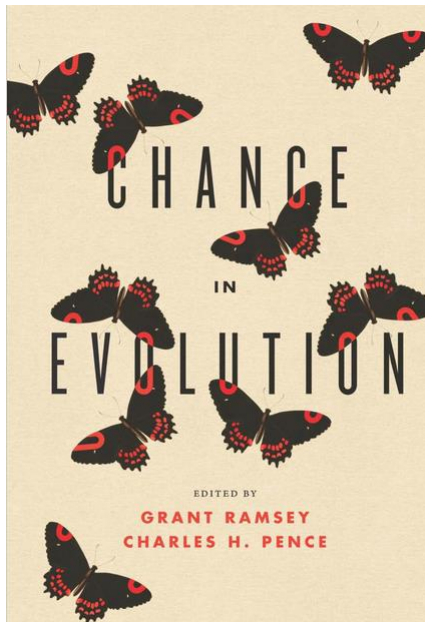
² Station Biologique de Roscoff, CNRS, Adaptation et Diversité en Milieu Marin, 29682 Roscoff, France

³ Université Montpellier 2, CNRS, Institut des Sciences de l'Évolution, 34095 Montpellier, France

The debate over the role of stochasticity is central in evolutionary biology, often summarised by whether or not evolution is predictable or repeatable. Here we distinguish three types of stochasticity: stochasticity of mutation and variation, of individual life histories and

the genetic basis of adaptation and the rate of adaptation). In fact, the importance of 'history' in evolution has been stressed repeatedly [6,7], based on the idea that because it accumulates over time, evolutionary change is necessarily path dependent and nonrepetitive in all details. A similar

Trends in Ecology and Evolution 2009



2016

Parallel Evolution: What Does It (Not) Tell Us and Why Is It (Still) Interesting?

Thomas Lenormand, Luis-Miguel Chevin, and Thomas Bataillon

Cheminement...

Partie 1

- **Positionner le débat par rapport autres disciplines**
- **Et historiquement**

Partie 2

- **Définir « chance » en biologie**
- **4 grands types de situation ou chance joue un rôle important en évolution**

Partie 3

- **Jouer avec les limites conceptuelles**
- **3 exemples**

Cheminement...

Partie 1

- **Positionner le débat par rapport autres disciplines**
- **Et historiquement**

Partie 2

- Définir « chance » en biologie
- 4 grands types de situation ou chance joue un rôle important en évolution

Partie 3

- Jouer avec les limites conceptuelles
- 3 exemples

La question du déterminisme

Michel Vadée

MARX
PENSEUR DU POSSIBLE

Préface de Jacques D'Hondt

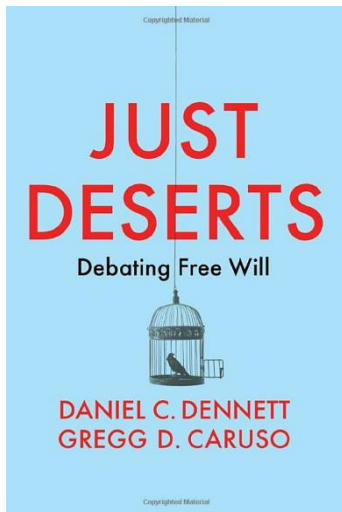
L'Harmattan
OUVERTURE PHILOSOPHIQUE

En philosophie politique

La nécessité des lois économiques

VS.

Le hasard des volontés humaine et des évènement historiques



En philosophie morale

Le déterminisme des décisions

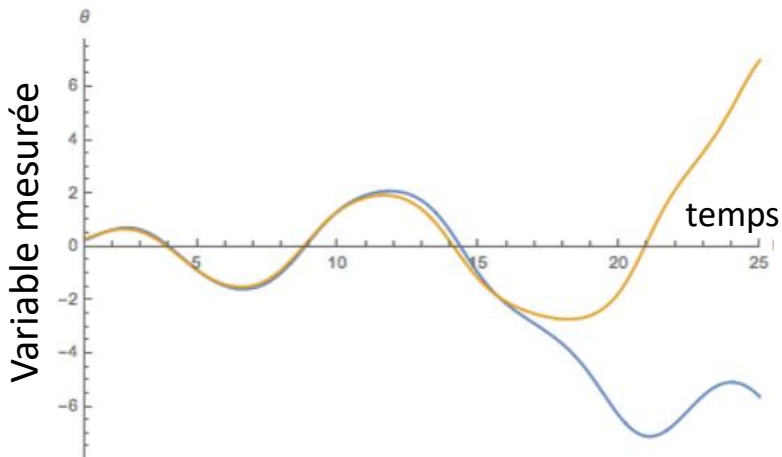
VS.

Le libre arbitre

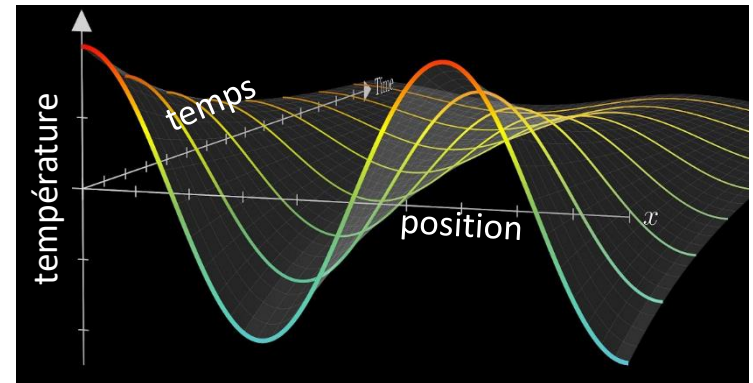
La question du déterminisme

En physique

Un processus déterministe peut facilement apparaître aléatoire
« chaos déterministe »

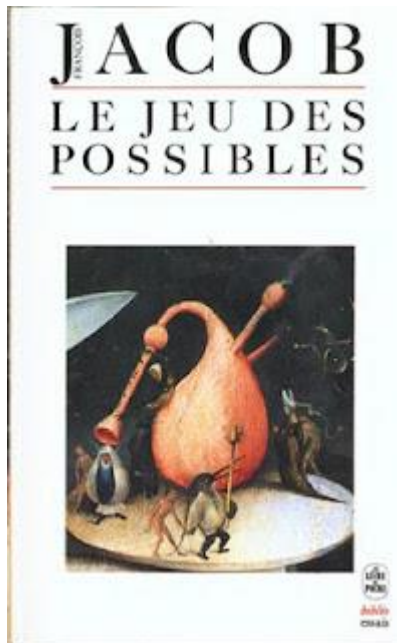


Un processus aléatoire peut facilement apparaître déterministe



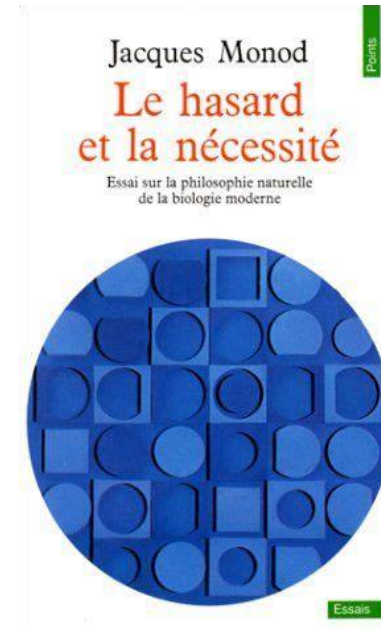
A l'échelle macroscopique, difficile de conclure...

La question du déterminisme



1981

« Le bricolage de l'évolution »
Le rôle de l'histoire

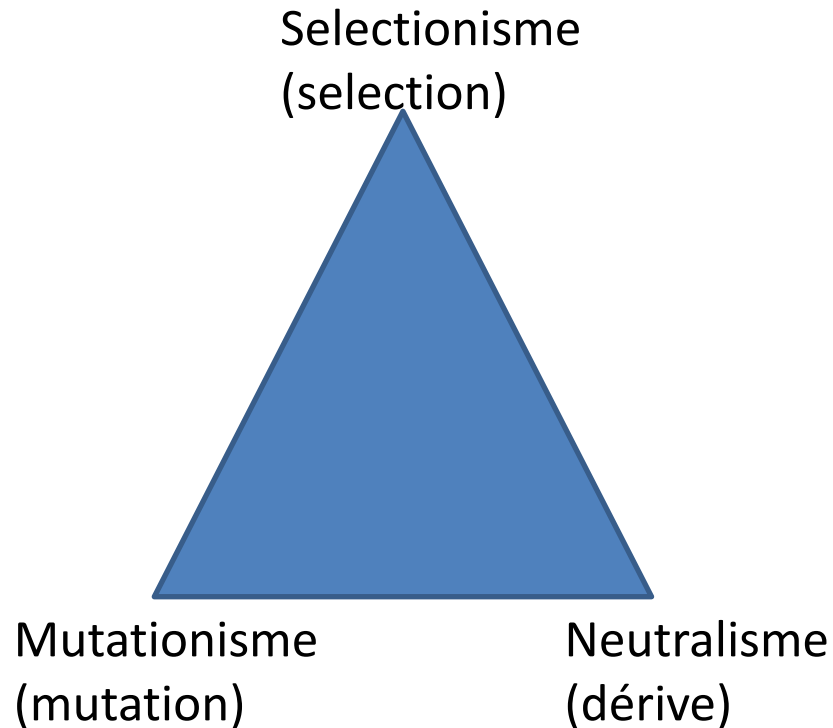


1970

Principe double:
Ordre (selection) et chaos (mutation)

Les termes du débat

Les « forces »
évolutive de
la synthèse
moderne



Les termes du débat

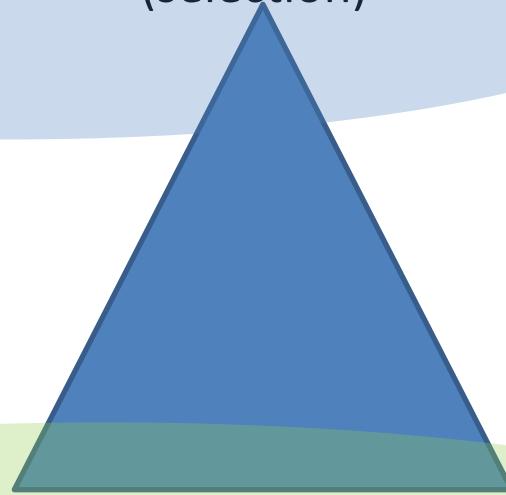
La nécessité

Selectionisme
(selection)

Le hasard

Mutationisme
(mutation)

Neutralisme
(dérive)



Le triangle des controverses

1850 – 1930

Darwin ('omnifarious' variation)
Weismann (pan-selectionisme)
Weldon and **Pearson** (biométriciens)
Fisher (micromutationisme)

Eimer ('orthogenesis')

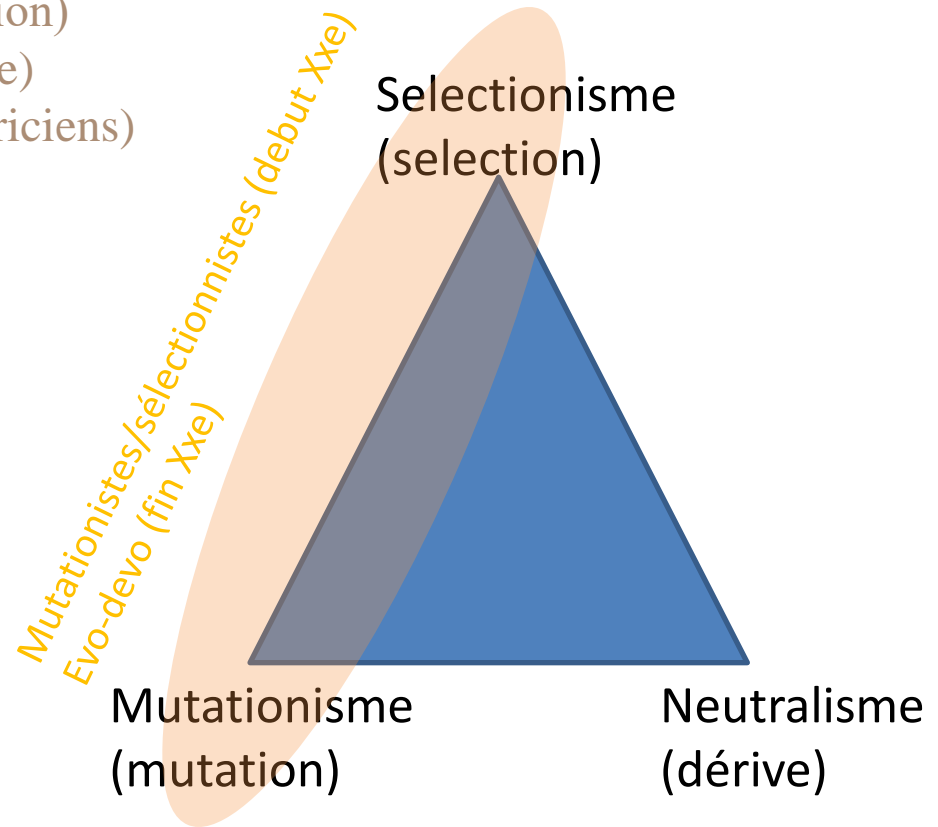
Bateson ('discontinuous evolution')

Punnett ('saltationisme')

de Vries ('mutation theory')

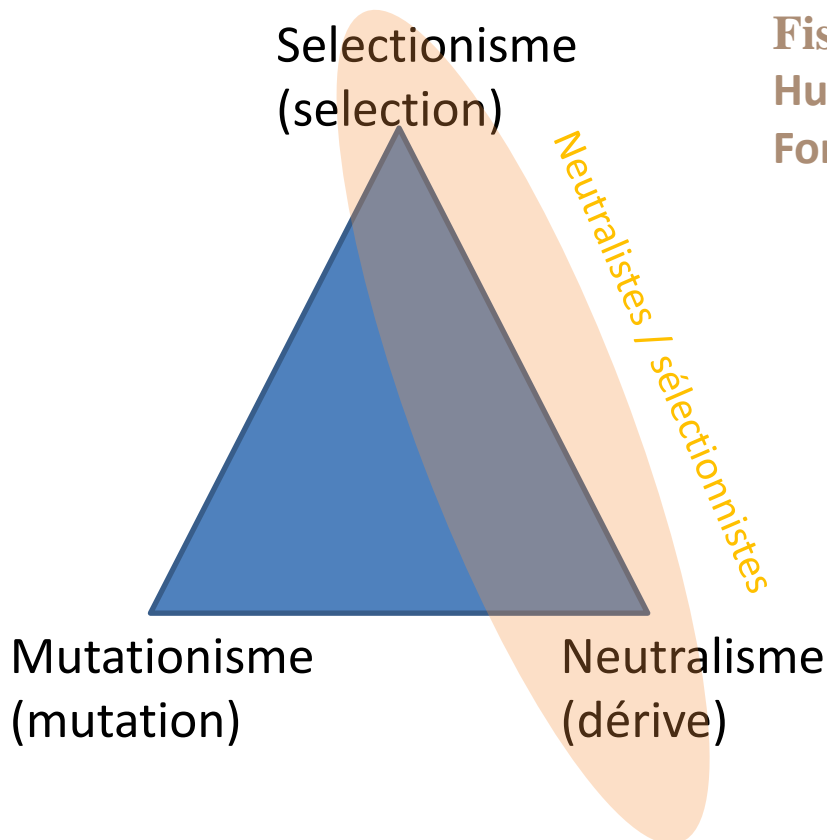
Morgan ('limiting variation')

Haldane ("variation not available in all direction")



Le triangle des controverses

1930 - 1970

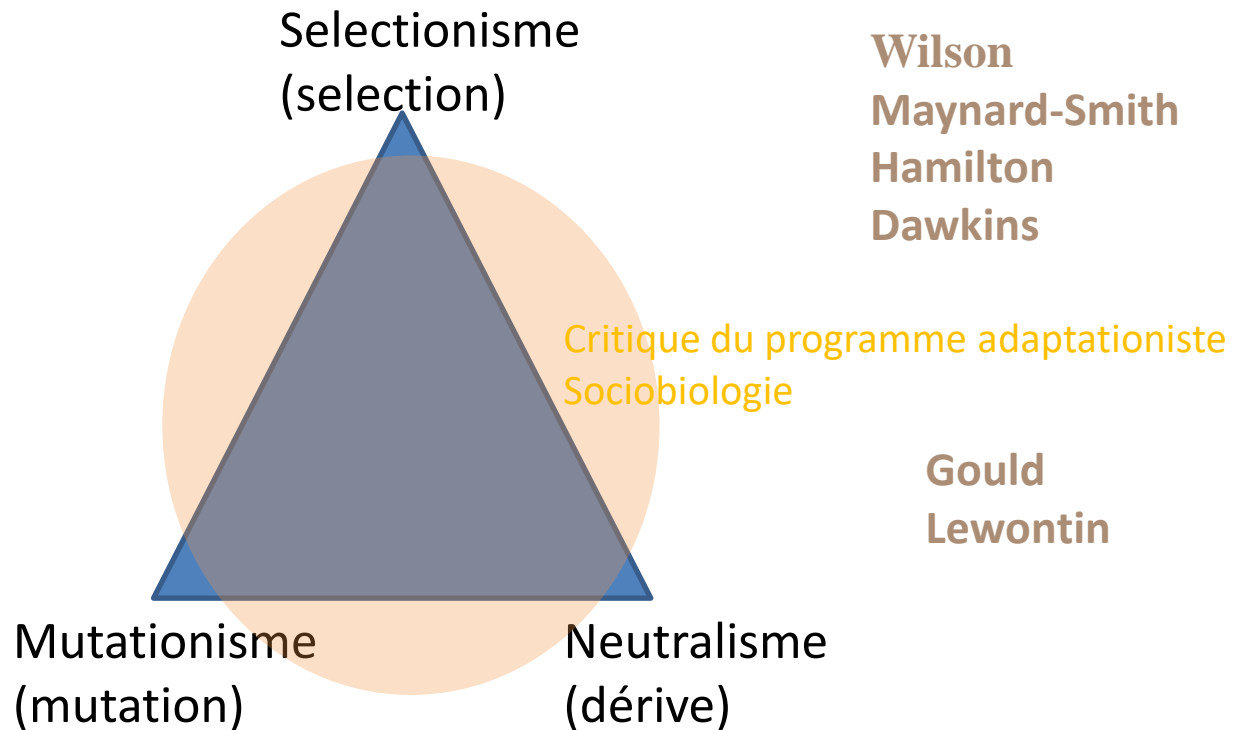


Fisher (sélection en grande pop)
Huxley (synthèse moderne)
Ford (écologie génétique)

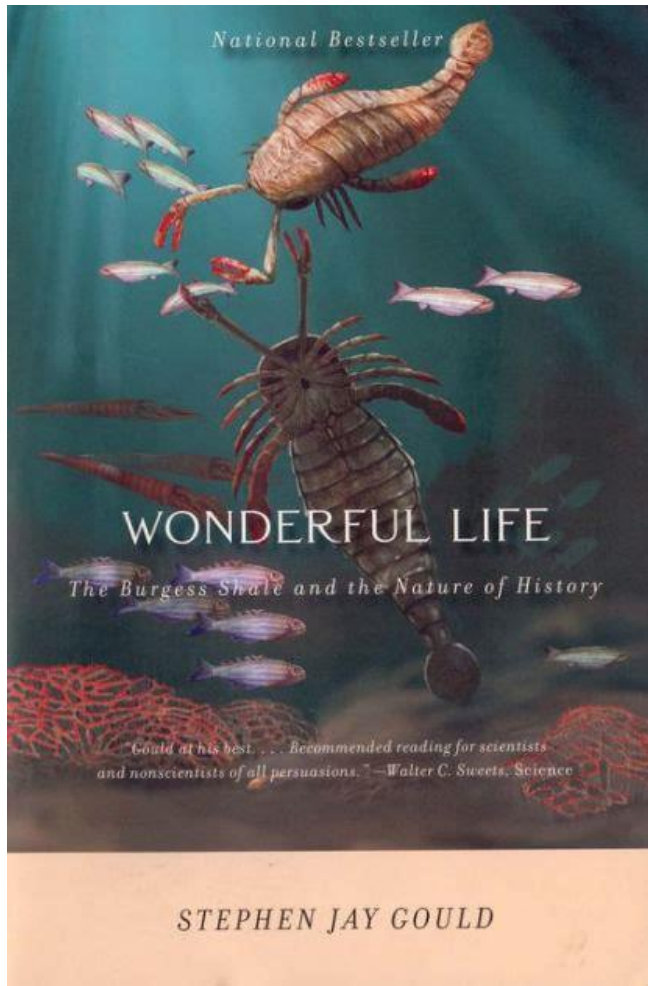
Wright (petites pops)
Mayr (effets de fondation, genetic revolution)
Kimura (neutralism)

Le triangle des controverses

1970 - 2000



Nécessité vs contingence



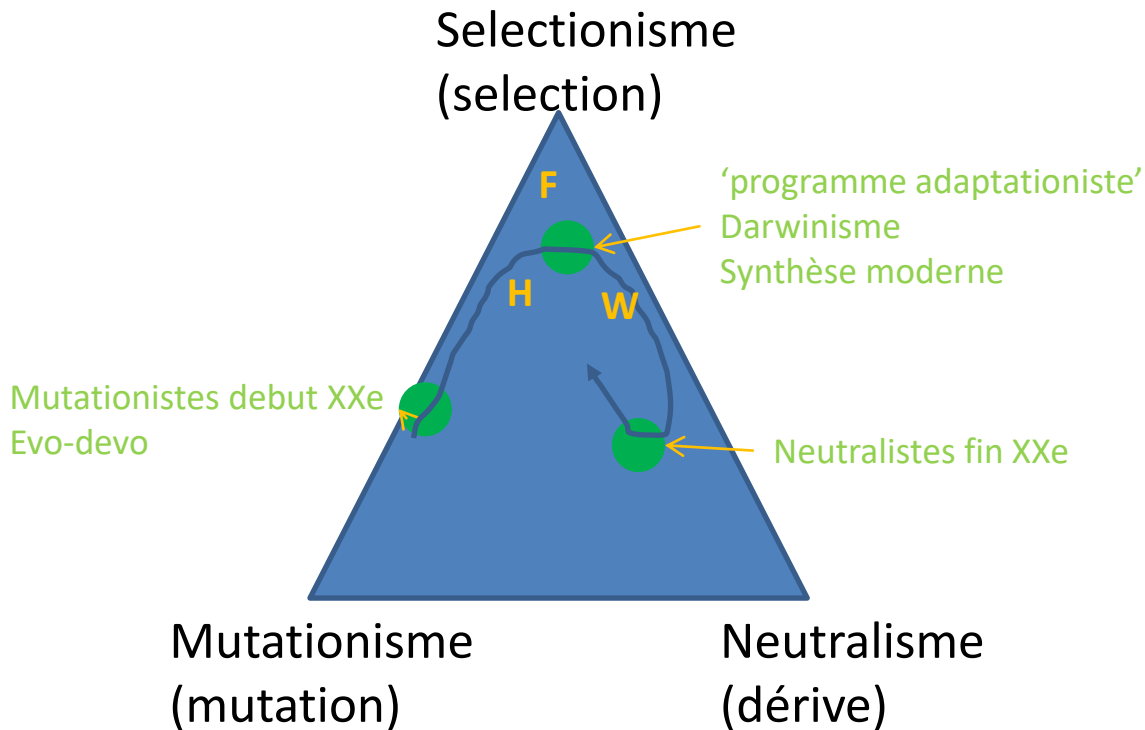
1989



« Replaying life's tape »
L'effet de l'histoire ?

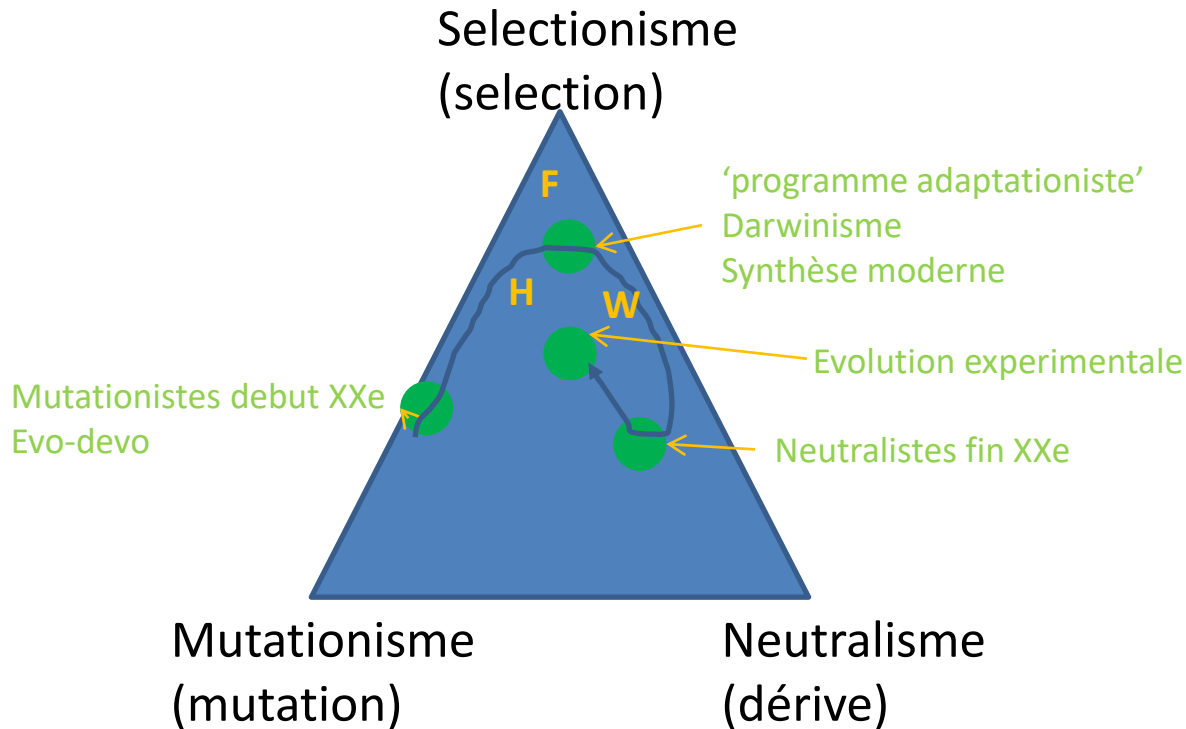
Histoire...

Le triangle des controverses



Histoire...

Le triangle des controverses



Lenski LTEE 1988

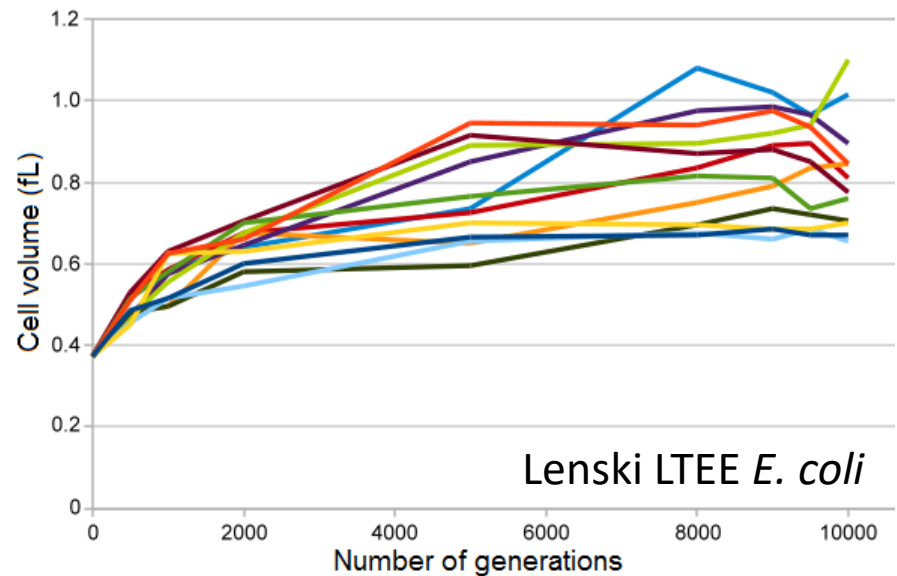
Evolution parallèle

Parallelisme ou convergence = l'apparition répétée de caractéristiques phénotypiques ou génotypiques similaires dans des populations évoluant indépendamment

Dans la nature



Au labo



Au niveau phénotypique et au niveau génotypique

Evolution parallèle

Une "preuve" d'un ensemble ahurissant d'affirmations contradictoires :

- une preuve de l'existence de dieu et d'un design (Newton, Paley)
- que le darwinisme est faux (la répétition indiquant un élan vital, Bergson)
- que le micromutationnisme est faux (Schull)
- que la sélection est toute puissante (la répétition indiquant l'effet de la sélection dans la synthèse moderne)
- que la synthèse moderne est incomplète (n'expliquant pas la coïncidence, evo-devo)
- que le hasard compte (puisque l'évolution repose sur un nb limité de mutations fortuites)
- que le hasard n'a pas d'importance (puisque l'évolution retrouve les meme solutions de manière répétable et prévisible)

Bilan?

- Beaucoup de controverses
- Beaucoup de confusion
- Pouvoir expérimenter mais cela reste limité

- Que peut on dire sur le rôle du hasard en évolution au début du XXIe?

Cheminement...

Partie 1

- Positionner le débat par rapport autres disciplines
- Et historiquement

Partie 2

- **Définir « chance » en biologie**
- **4 grands types de situation ou chance joue un rôle important en évolution**

Partie 3

- Jouer avec les limites conceptuelles
- 3 exemples

Hasard en Evolution?

Une définition spécifique

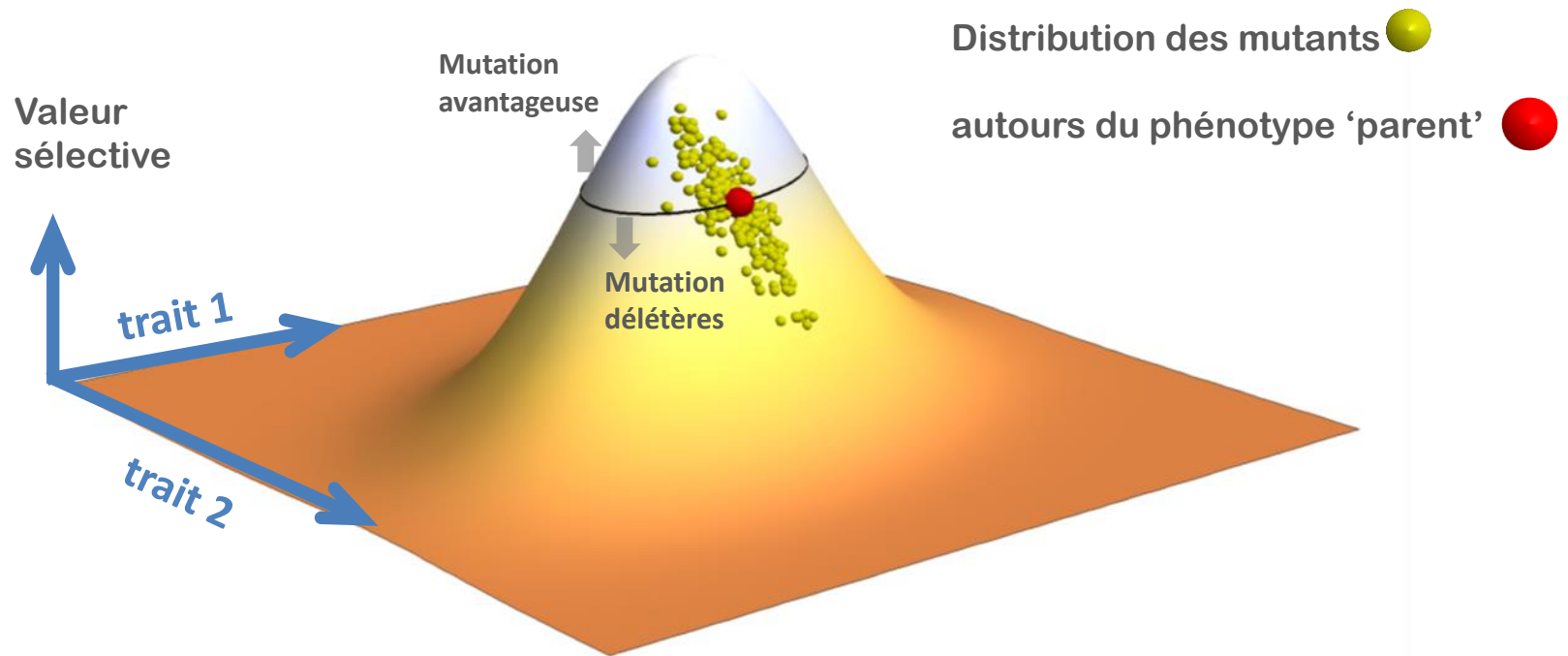
hasard = indépendance vis-à-vis de l'adaptation

Notion spécifique, qui n'est pas directement reliée aux débats sur le déterminisme en physique (savoir si la nature est fondamentalement stochastique ou non)

Plusieurs tentatives pour relier la génétique des populations à la thermodynamique. Possible de plaquer formalisme, mais utilité limitée.

Iwasa, Y. (1988) Free fitness that always increases in evolution. *J. Theor. Biol.* 135, 265–281

Paysage adaptatif



Formes de stochasticité



Niveau moléculaire / cellulaire

Stochasticité des mutations
(Stochasticité processus cellulaires)



Metamorphose, Gulbenkian-Paris

Niveau individuel

Stochasticité des histoire de vie
(naissance, reproduction,
mort, dispersion)



Niveau populationnel

Stochasticité des changements
environnementaux

Théorie évolutive

Mutation
Environnement



Processus de génétique des populations (sélection, dérive, migration, recombinaison...)



evolution



Lois 'source'

Modèles pour
l'origine de la
variation

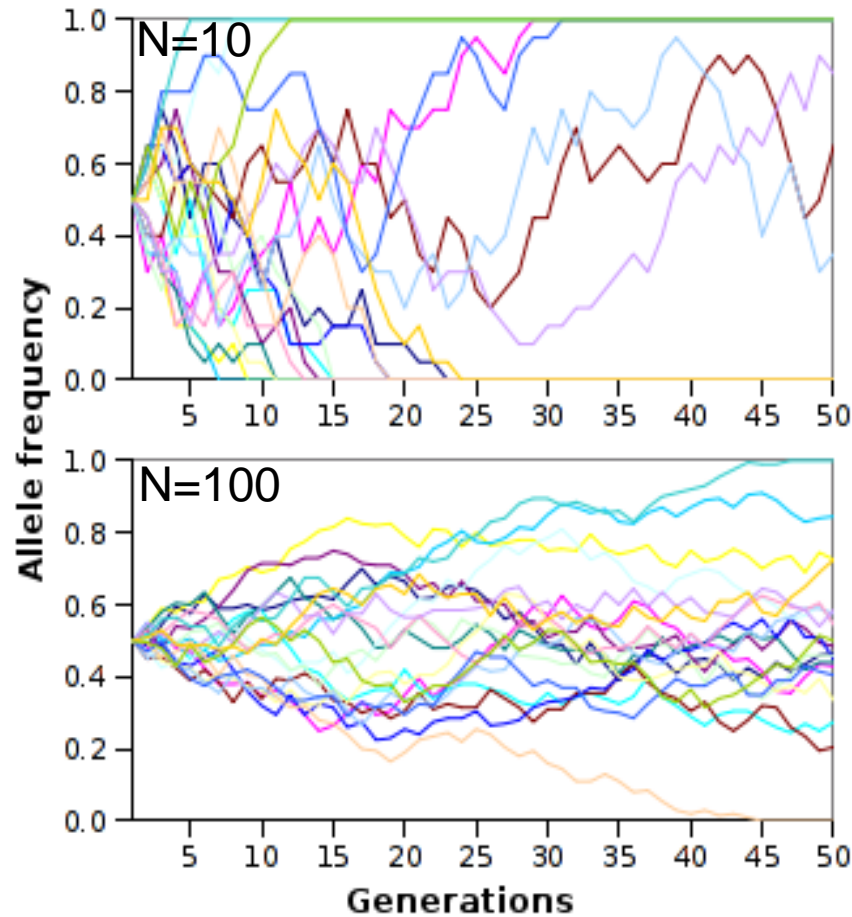


Lois de 'consequence'

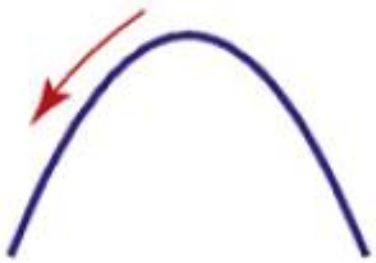
Les équations de génétique des populations

Rôle de la stochasticité : un problème empirique et théorique

Effet de la dérive



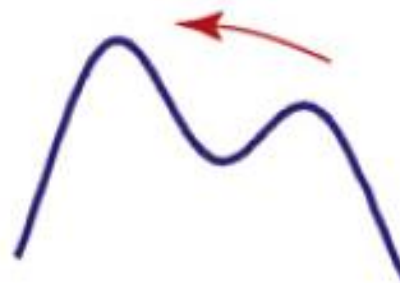
Stochasticité : cause évolutive?



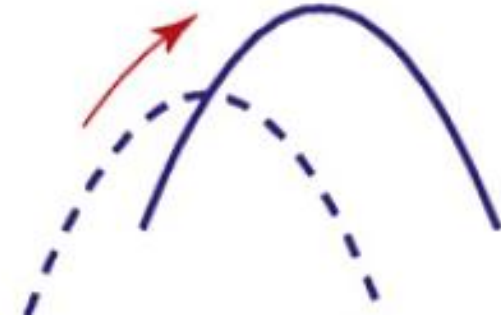
maladaptation



« Liberté »
évolutive

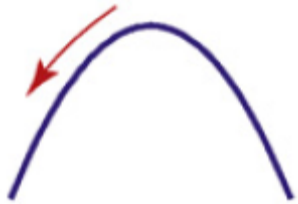


« Révolution »
évolutive



Sélection
causée par la
stochasticité

Maladaptation



maladaptation

Histoire de l'adaptation passée



Une nouvelle mutation non-neutre ou un changement environnemental va probablement être délétère

Exemple : équilibre « déterministe » mutation-selection pour une mutation délétère partiellement recessive

$$\frac{\mu}{h s}$$



Effet de la
taille de
population?



Purge par dérive
Consanguinité
'fardeau de dérive'

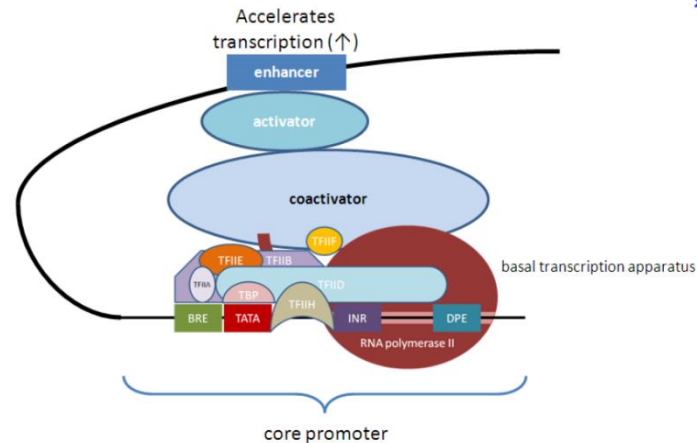
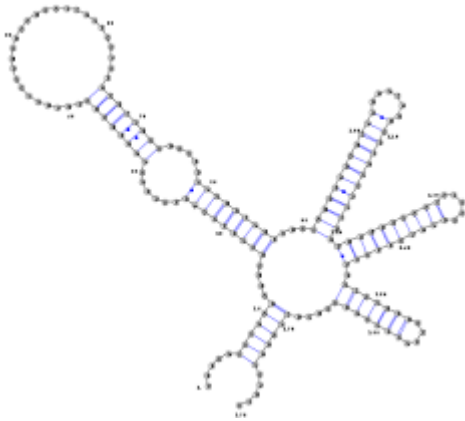
“Liberté” évolutive



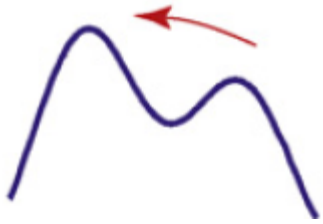
« Liberté »
évolutive

La variation neutre est importante

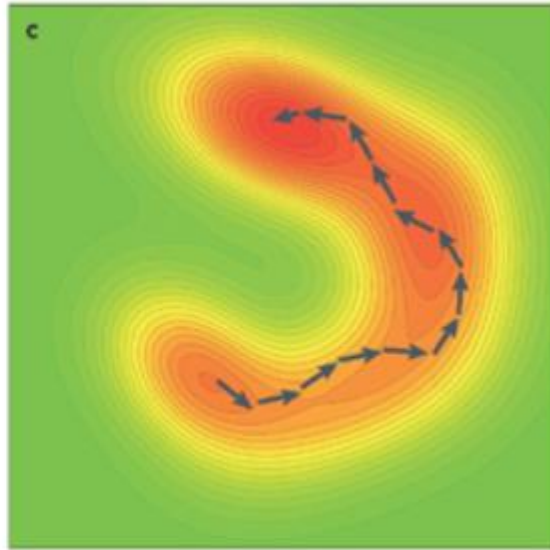
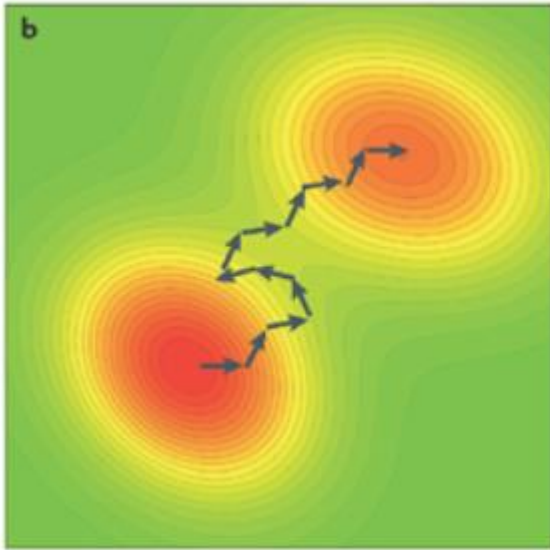
- ➔ Patrons de polymorphisme
- ➔ Evolution des systèmes ‘clé-serrure’



“Révolution” évolutive



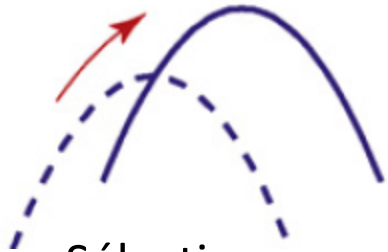
« Révolution »
évolutive



H. numata *Melinaea* spp.



Adaptation à l'aléa



Sélection
causée par la
stochasticité

« Robustesse »

Aléa des conditions futures



adaptation pour limiter l'effet des aléas
Phenotype "robuste" (developpement,
boucles)
Minimisation des risques "conservative"
Minimisation des risques "diversifiée "

« Evolvabilité »

adaptation pour s'adapter plus
vite



mutateurs
Sexe / recombinaison
Traits sociaux

Cheminement...

Partie 1

- Positionner le débat par rapport autres disciplines
- Et historiquement

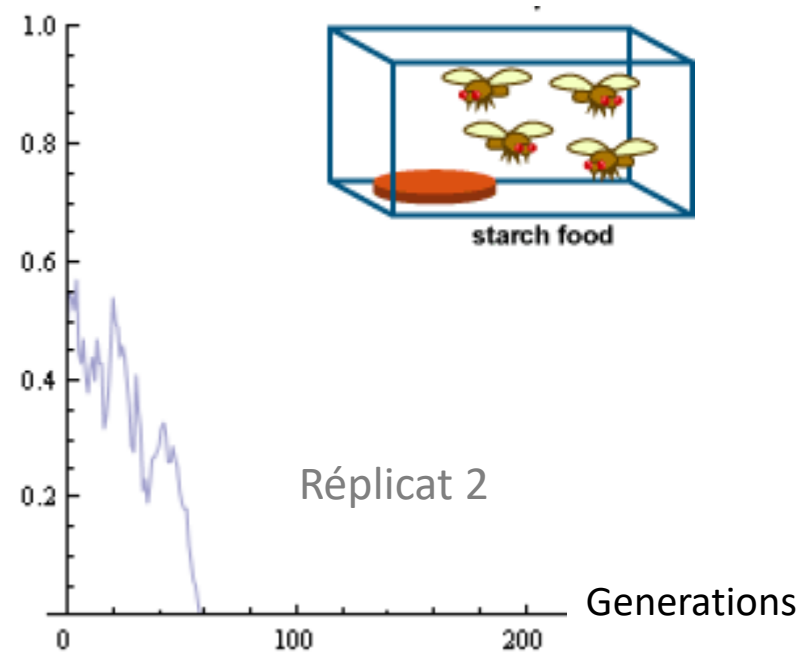
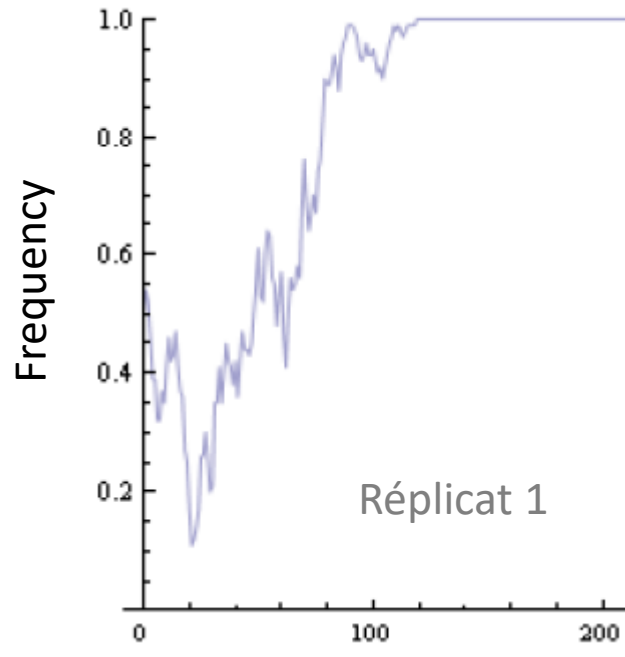
Partie 2

- Définir « chance » en biologie
- 4 grands types de situation ou chance joue un rôle important en évolution

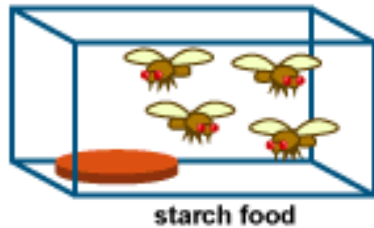
Partie 3

- **Jouer avec les limites conceptuelles**
- **Exemple 1 : Différence entre dérivation et sélection**

Dérive et sélection



Dérive et sélection



90 years ago (1932)
Les cages à population
Compétition mutants 'visibles'



P. L'heritier
1906-1990



G. Tessier
1900-1972

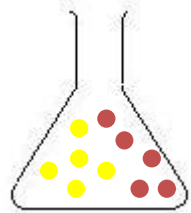
Dérive et sélection

E. coli
YFP – CFP

x 3 mutations
x 4 blocks
x 10 rep/block
x 4 compet. type
x 200 000 count
per freq. estimate

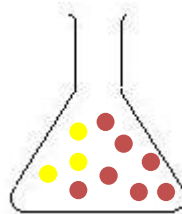
~150 Millions counts

Competition avec des bactéries *E. coli*
fluorescentes



Estimate p_0

24h

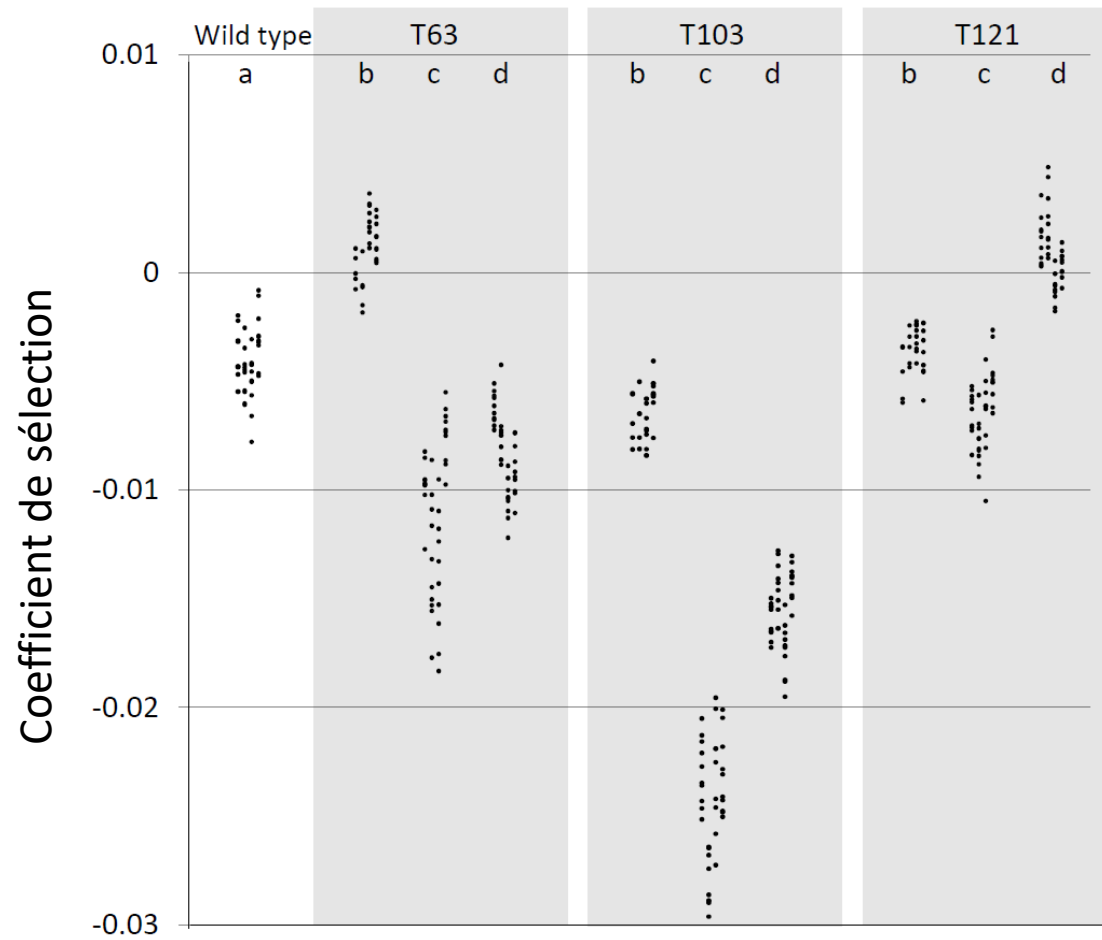


Estimate p_{24}

$$\Delta p = s p (1 - p)$$



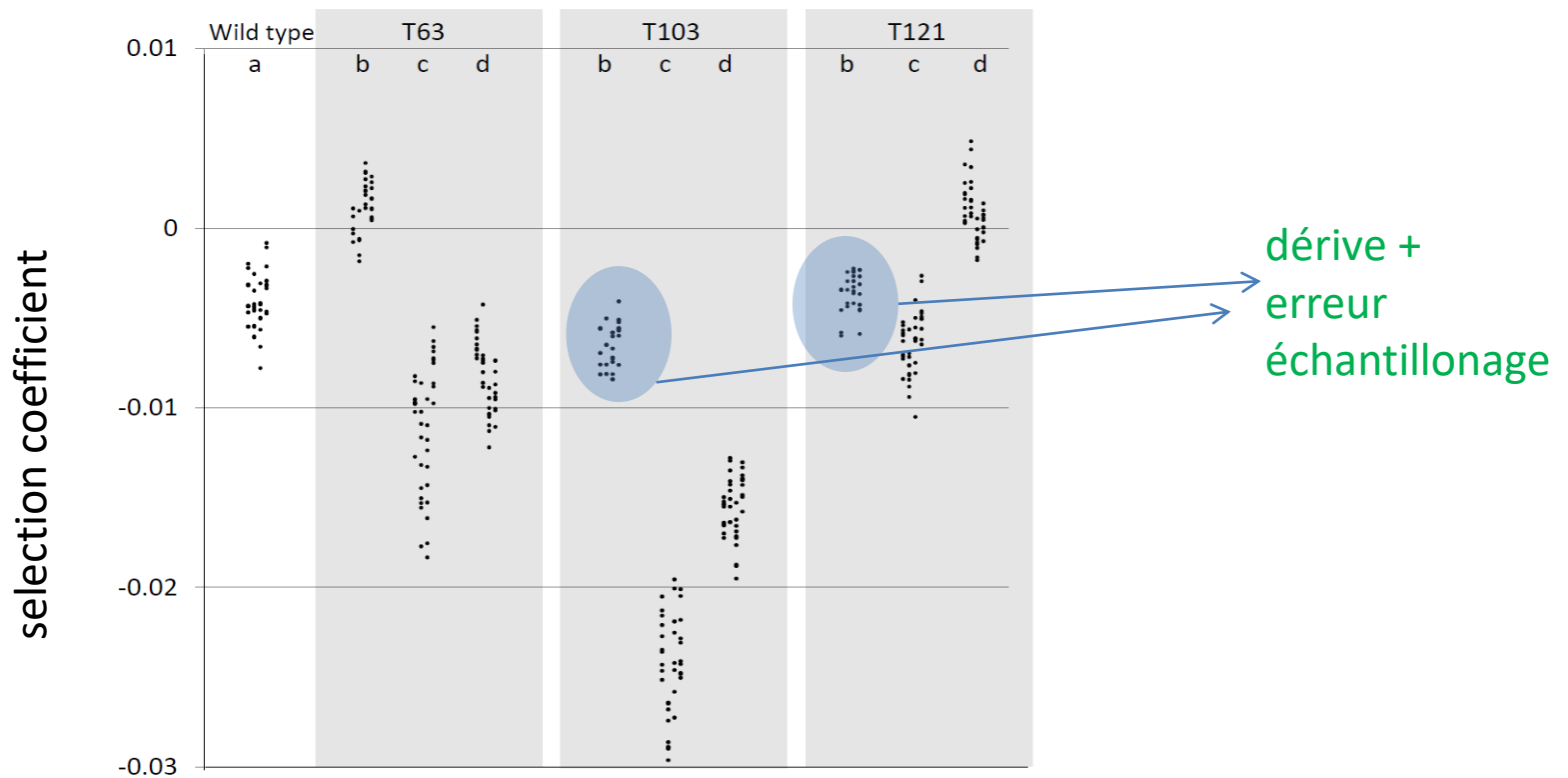
Mesures



Précision des mesures

Parameter	Estimate ($\times 10^{-3}$)	SE _{eq} ($\times 10^{-3}$)	Sign.
α	-4.13	0.14	***
β_{63}	-12.27	0.22	***
γ_{63}	5.28	0.22	***
τ_{63}	-0.13	0.30	NS
β_{103}	-17.89	0.22	***
γ_{103}	-2.23	0.22	***
τ_{103}	-1.71	0.30	**
β_{121}	-2.81	0.22	***
γ_{121}	0.55	0.22	*
τ_{121}	-0.48	0.30	NS

Précision effets : **erreur standard $\sim 2.10^{-4}$**



Variance de s > variance de dérive \approx variance d'échantillonnage

Limite à la précision ?

Même en environnement sur-contrôlé?

Microvariation de la sélection incompressible

La dérive et la sélection fluctuante indistinguables

Cheminement...

Partie 1

- Positionner le débat par rapport autres disciplines
- Et historiquement

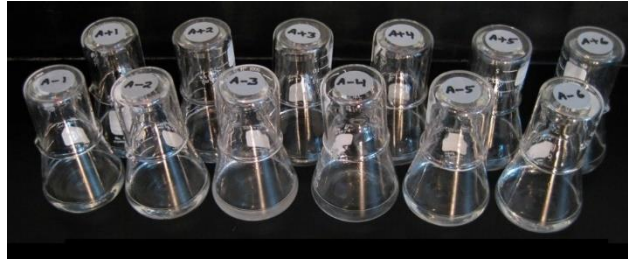
Partie 2

- Définir « chance » en biologie
- 4 grands types de situation ou chance joue un rôle important en évolution

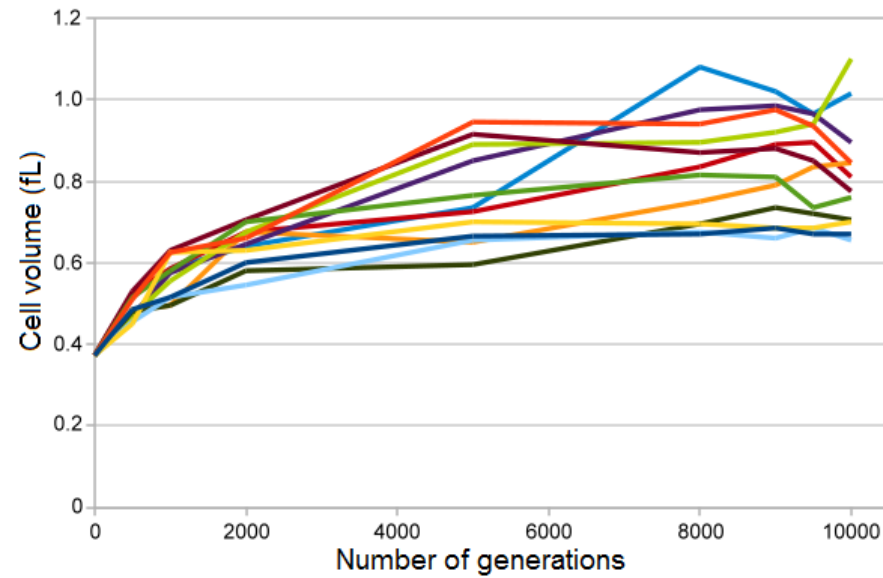
Partie 3

- **Jouer avec les limites conceptuelles**
- **Exemple 1 : Différence entre dérive et sélection**
- **Exemple 2 : Déterminisme vs stochasticité et échelle de temps**

Changements d'échelle

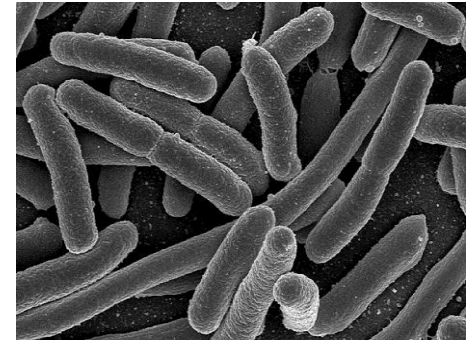
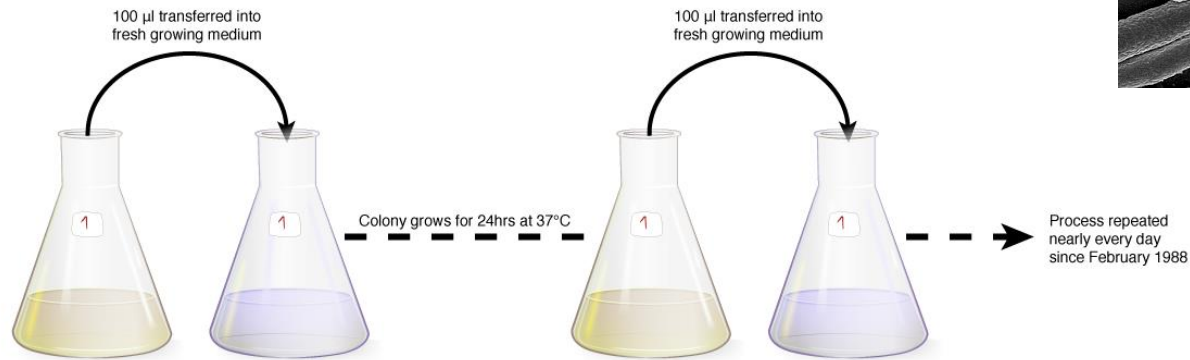


Lenski LTEE 1988



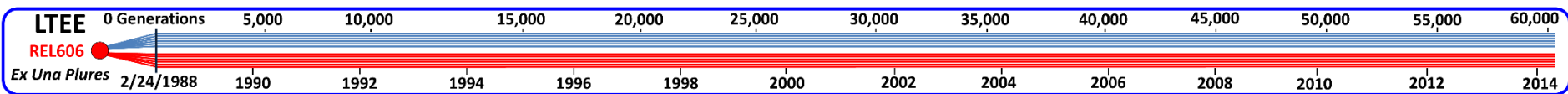
Changements d'échelle

Lenski LTEE



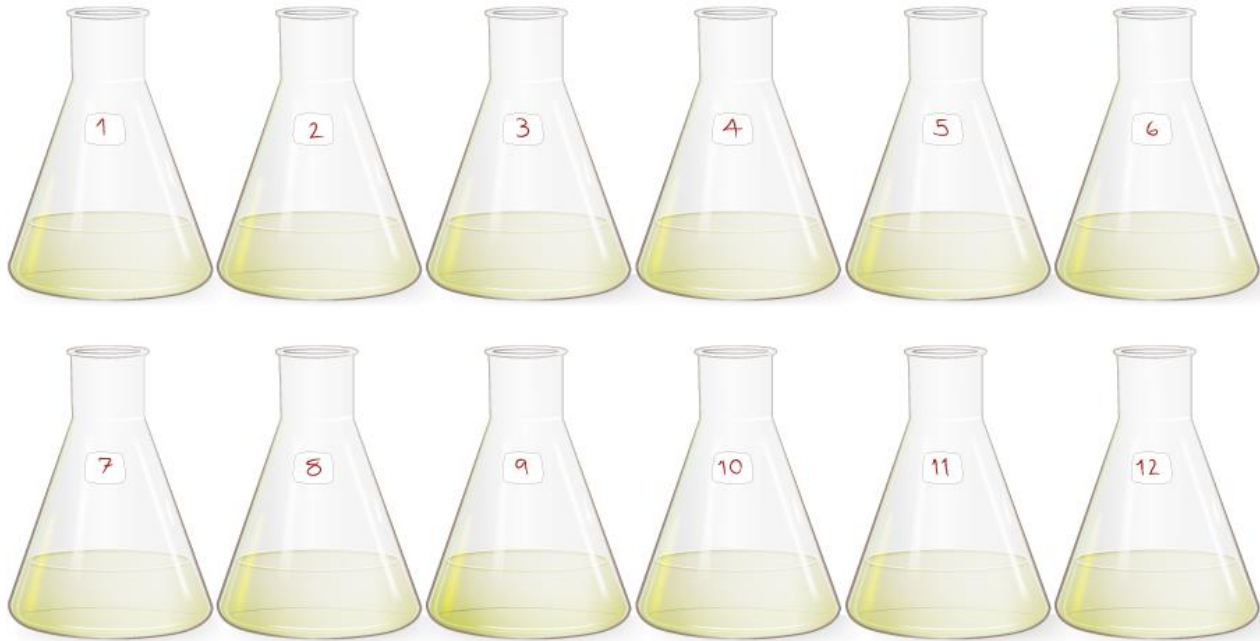
E. coli

Glucose
Citrate comme tampon



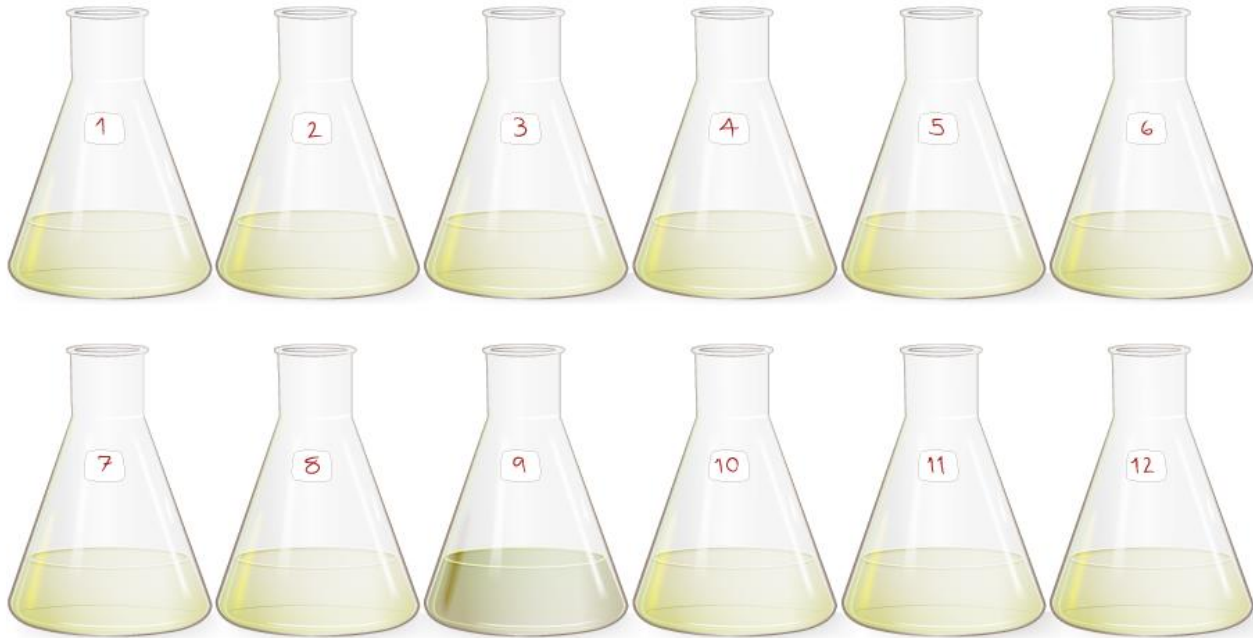
Changements d'échelle

12 répliquats indépendants



Changements d'échelle

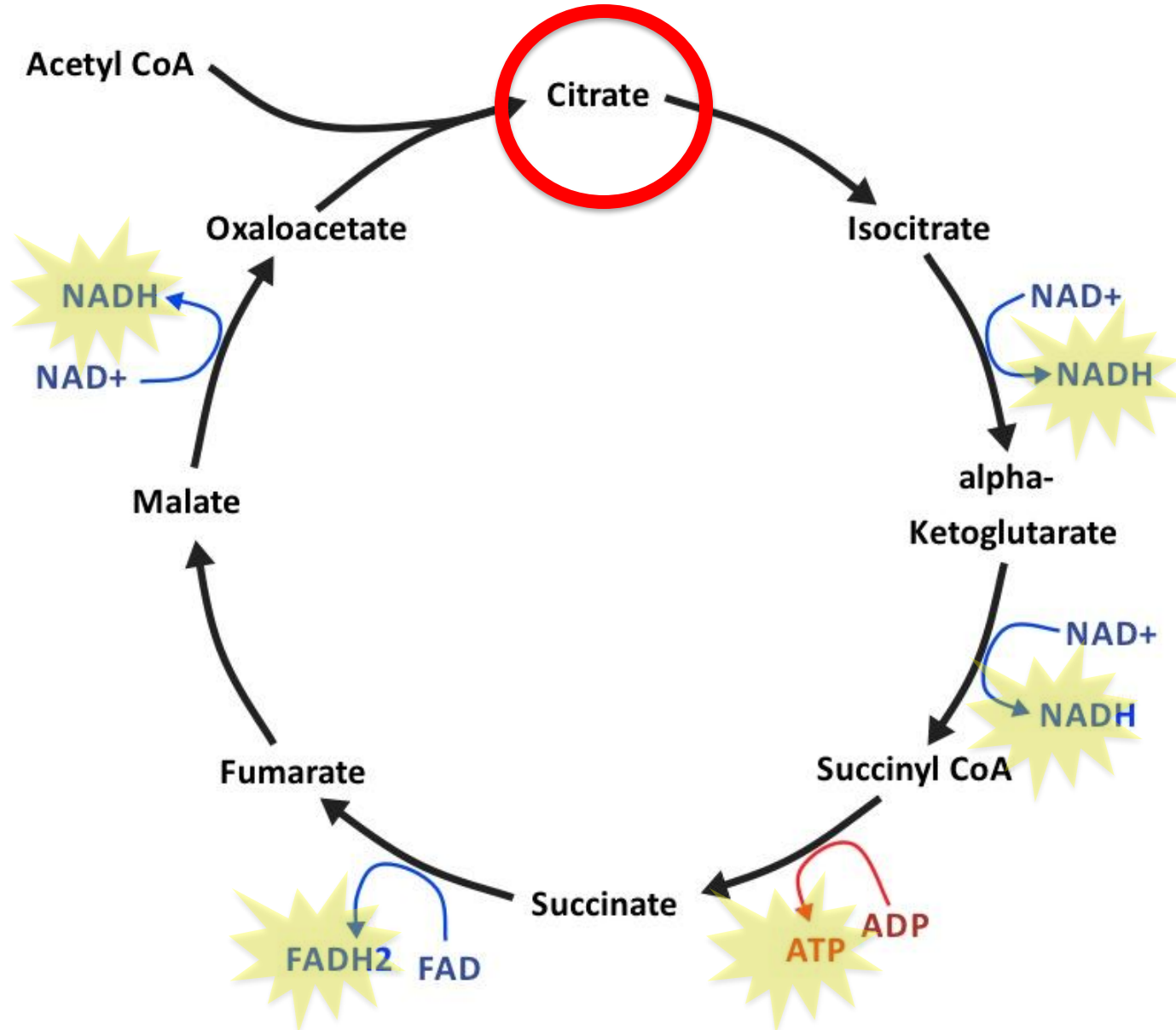
Après 16 ans, à la génération 33000...



population #9 plus trouble que les autres

E. coli a évolué la capacité à utiliser le citrate !

CITRIC ACID CYCLE

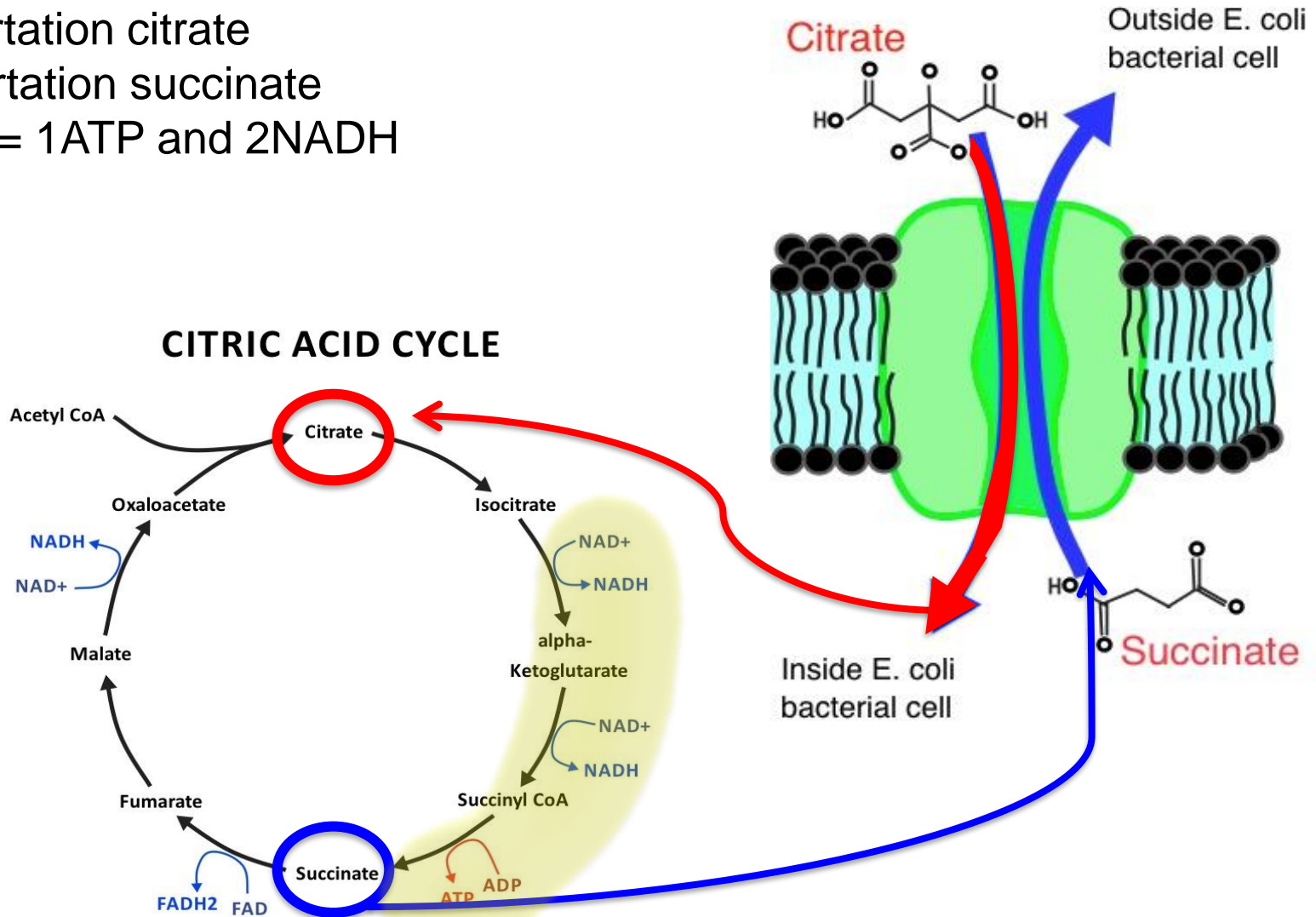


CitT Transport Protein

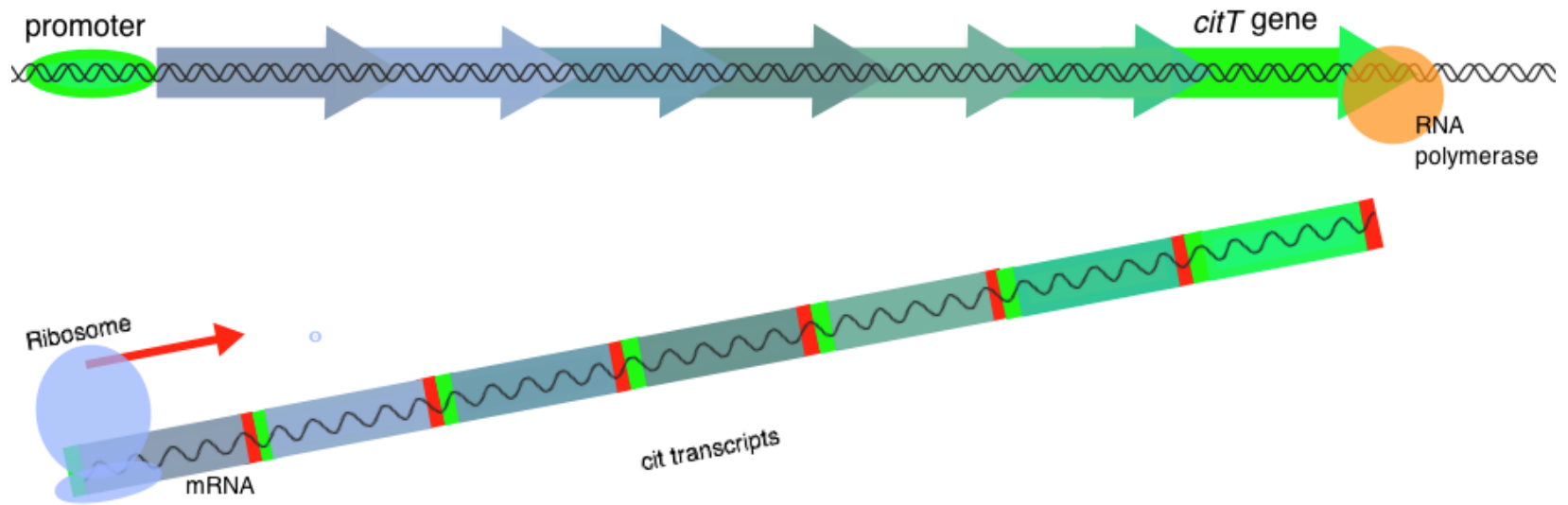
Importation citrate

Exportation succinate

Gain = 1ATP and 2NADH

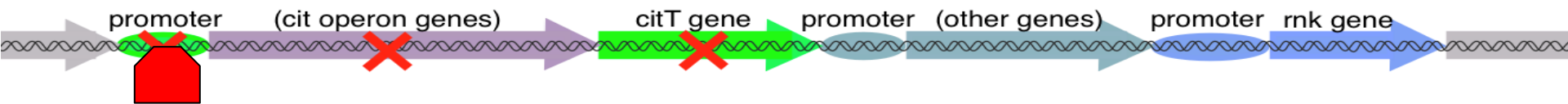


cit operon



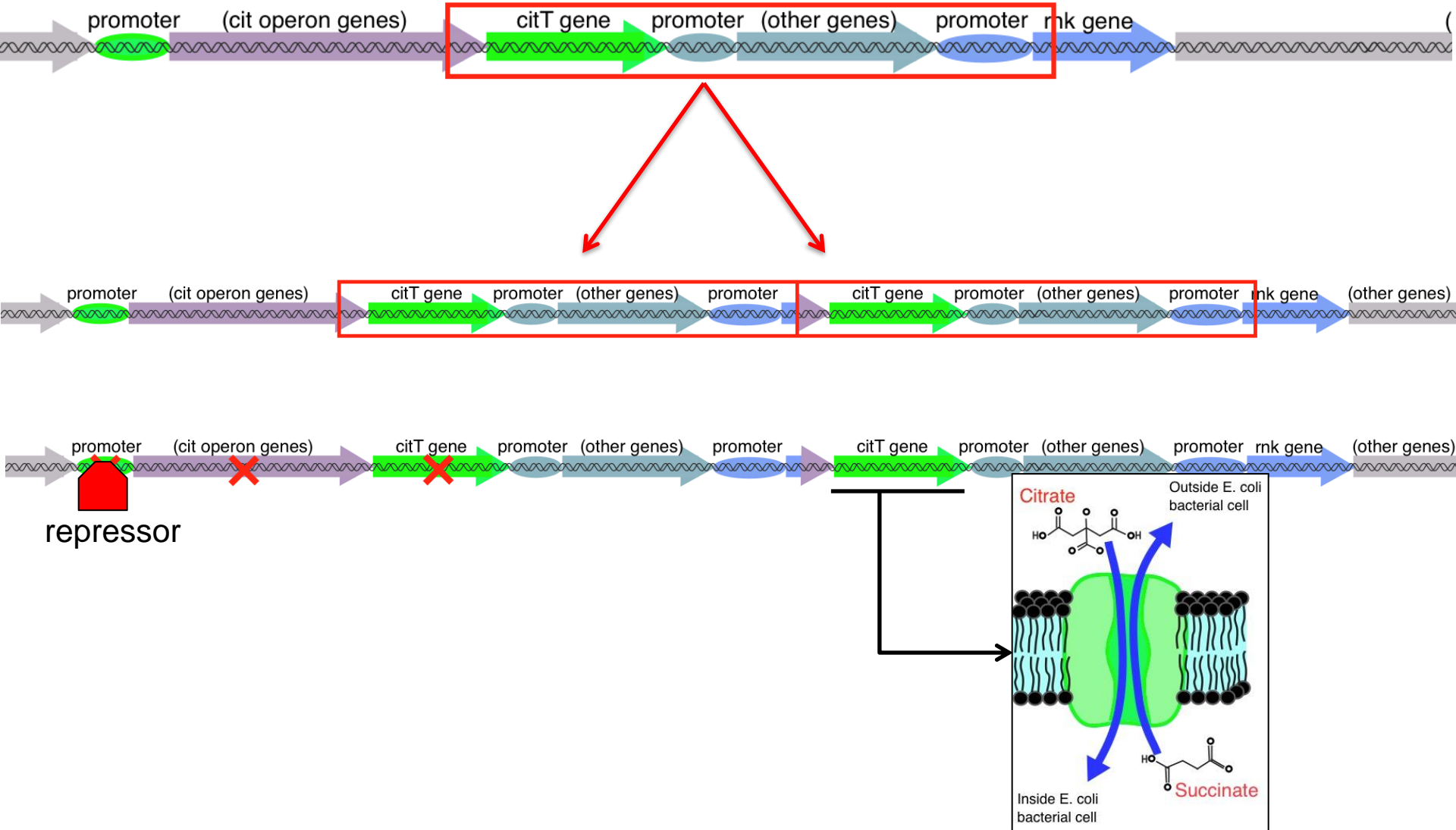
O₂ et controle du *cit* operon

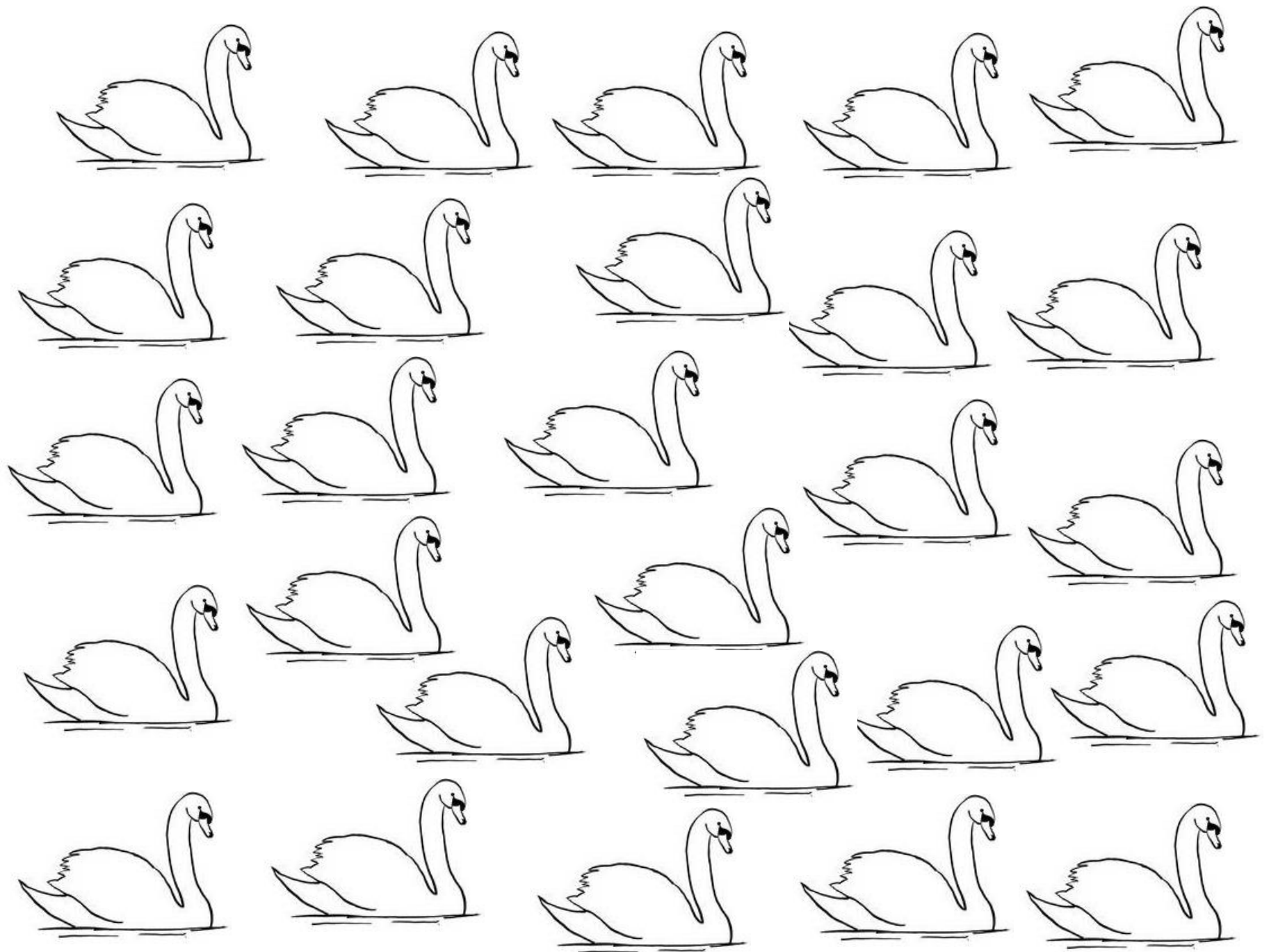
- **En présence d'oxygène, un repressueur bloque la transcription**
- Avec O₂, pas de transporteur

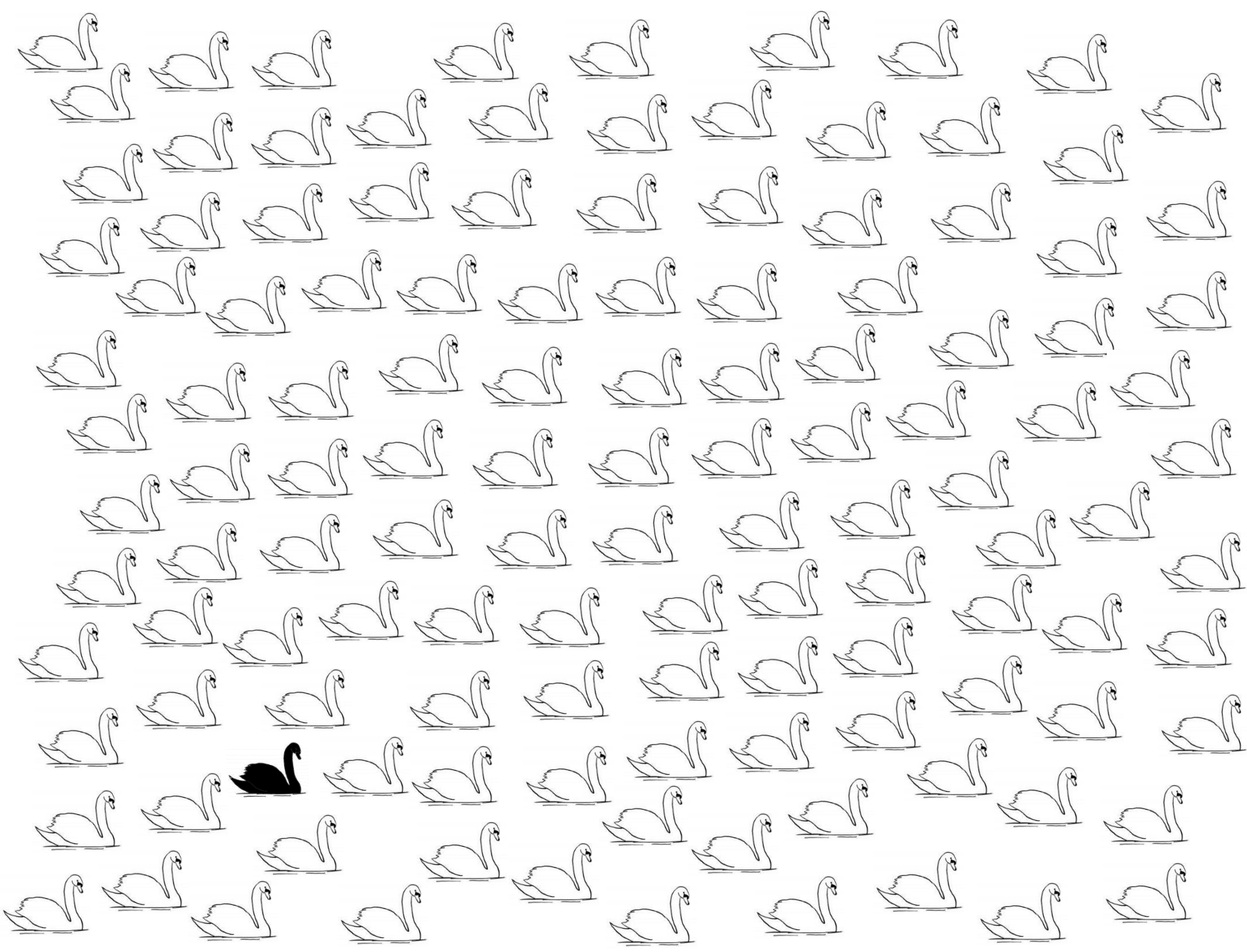


Repressueur
active par O₂

Mutation







Cheminement...

Partie 1

- Positionner le débat par rapport autres disciplines
- Et historiquement

Partie 2

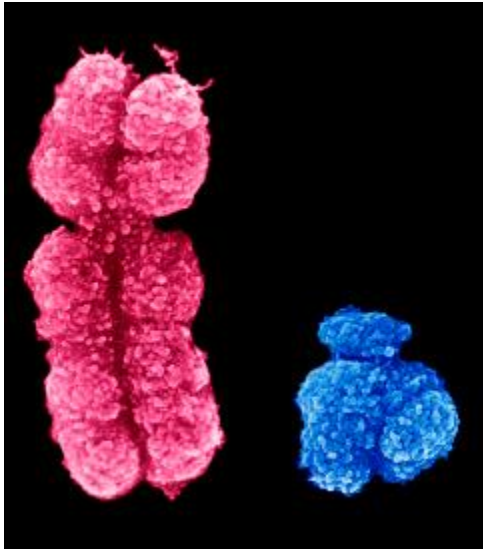
- Définir « chance » en biologie
- 4 grands types de situation ou chance joue un rôle important en évolution

Partie 3

Jouer avec les limites conceptuelles

- **Exemple 1 : Différence entre dérive et sélection**
- **Exemple 2 : Déterminisme vs stochasticité et échelle de temps**
- **Exemple 3 : Processus stochastico-sélectif**

Chromosomes sexuels



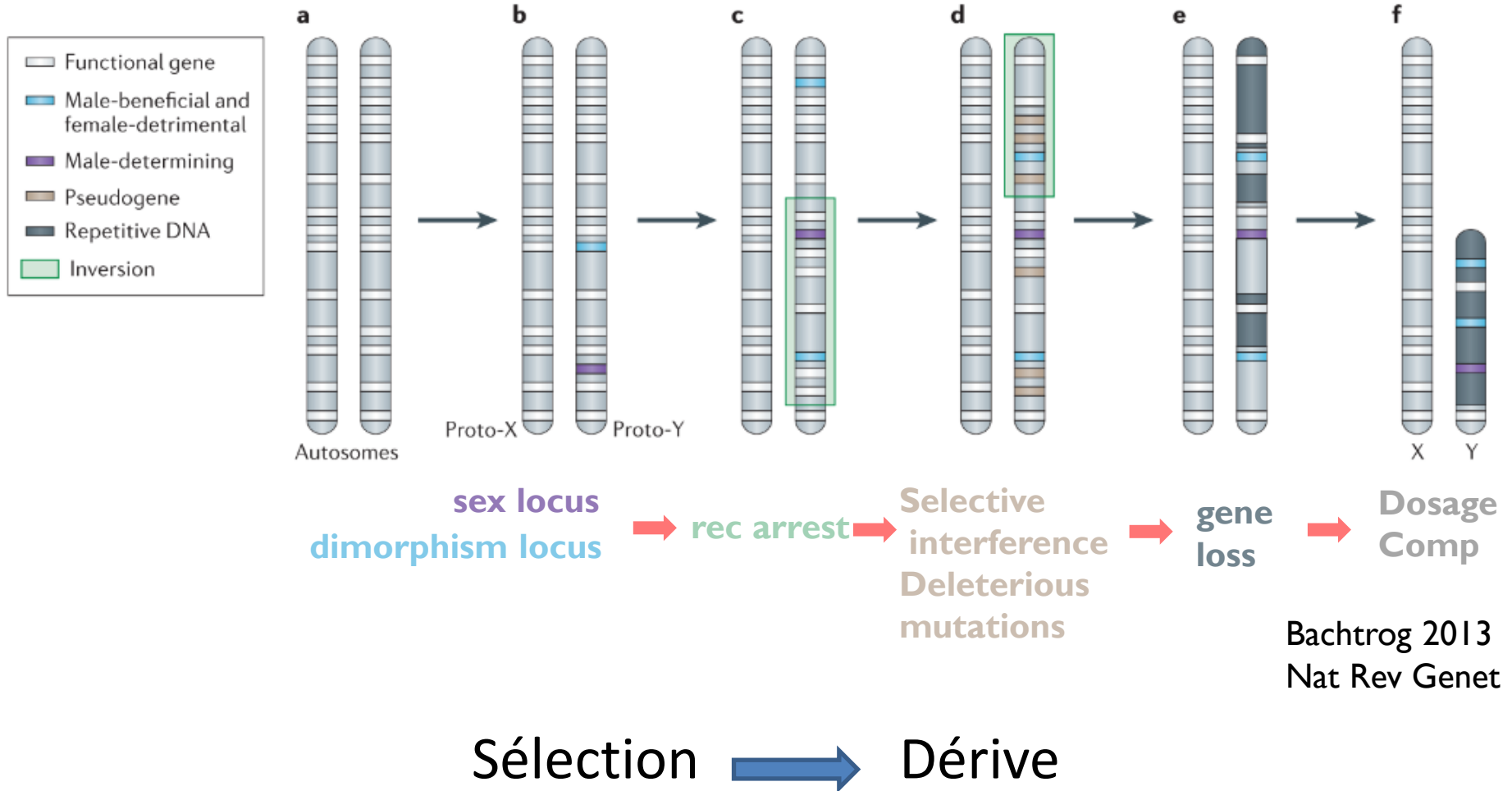
X et Y étaient identiques au départ

X – Y ne recombinent presque plus

Y « dégénéré »

Evolution récurrente chez les animaux
et les plantes

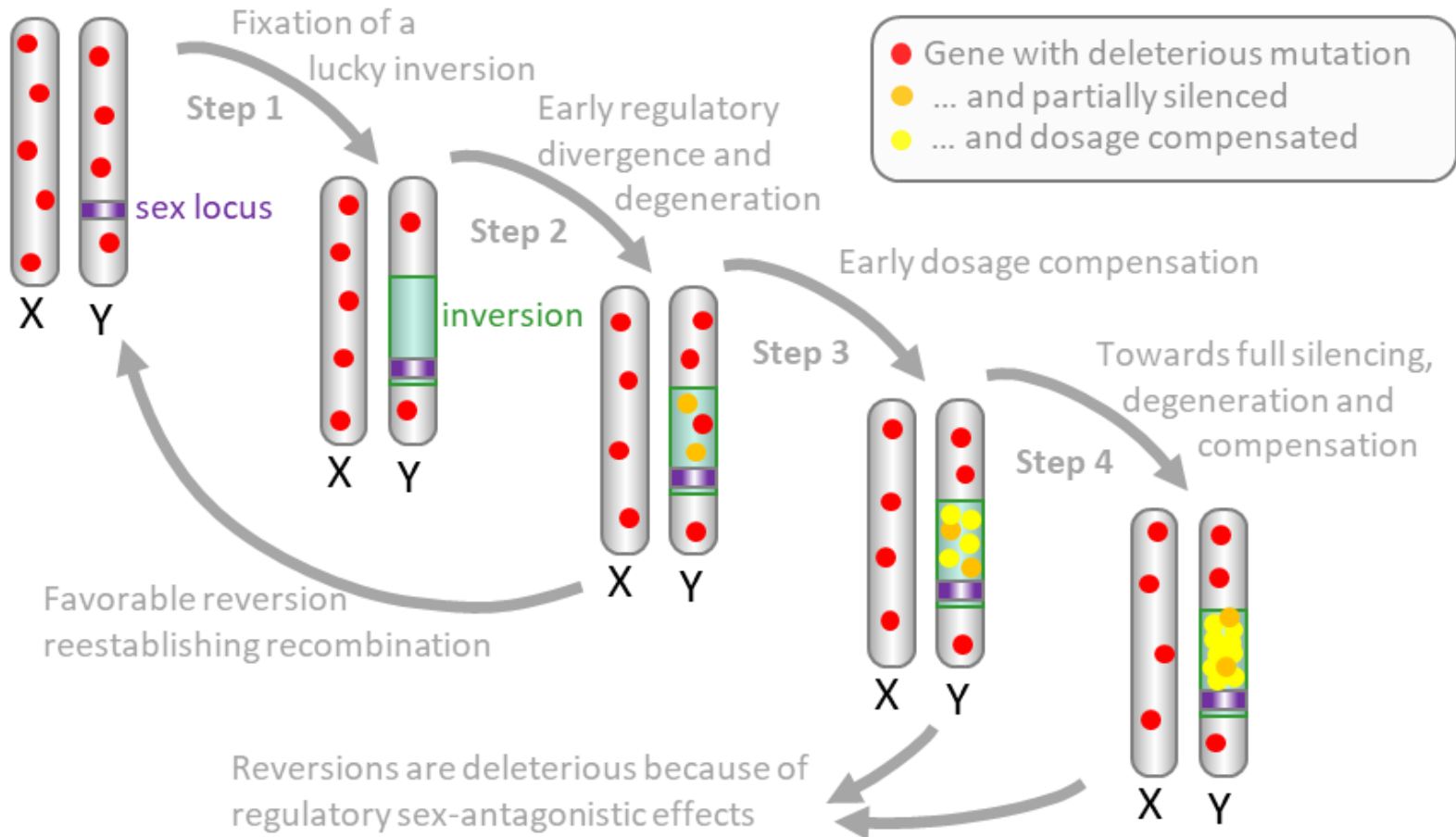
Théorie classique



Bachtrog 2013
Nat Rev Genet

Nouvelle théorie

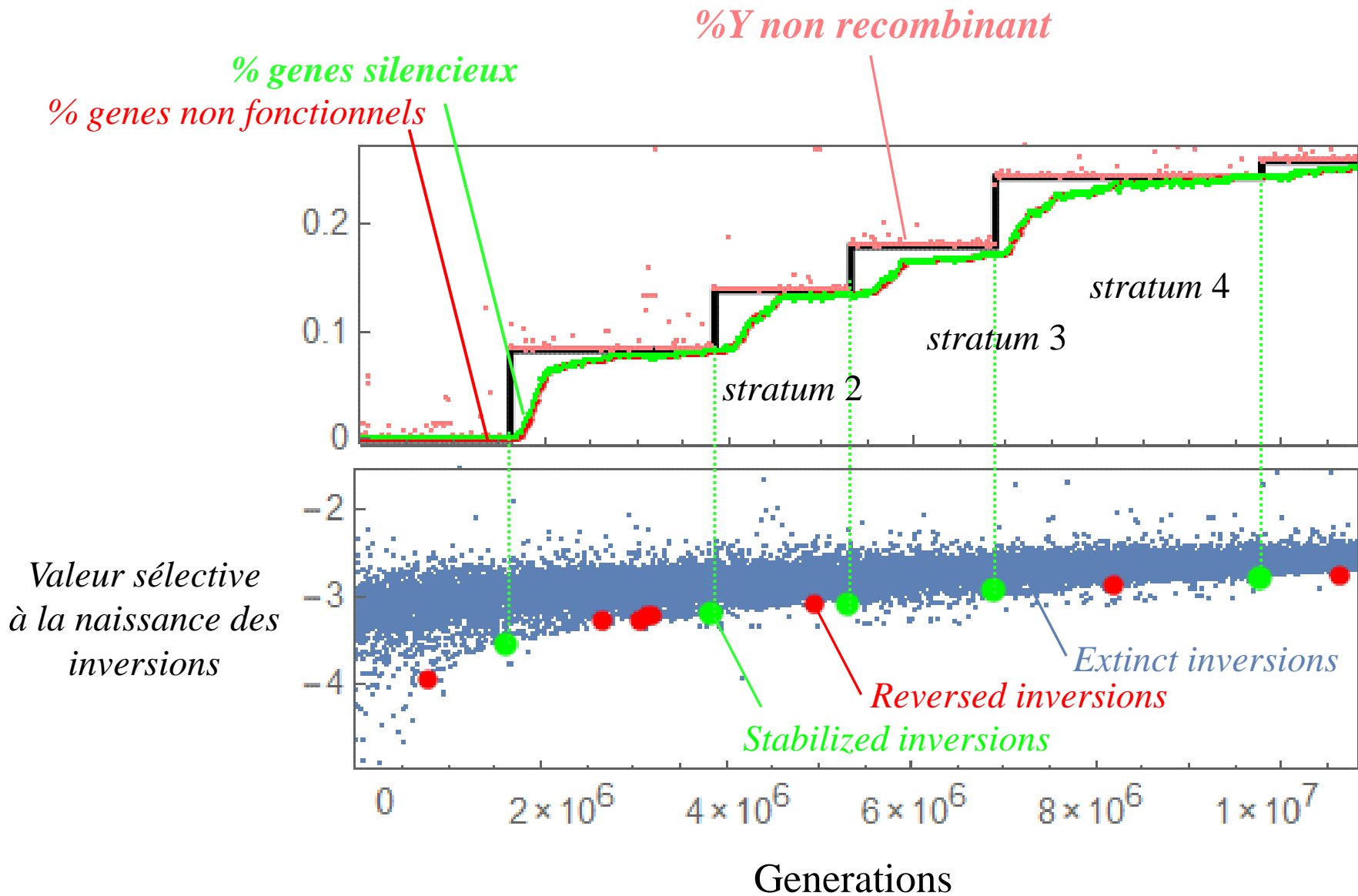
Lenormand & Roze 2022, Science



Stochasticité

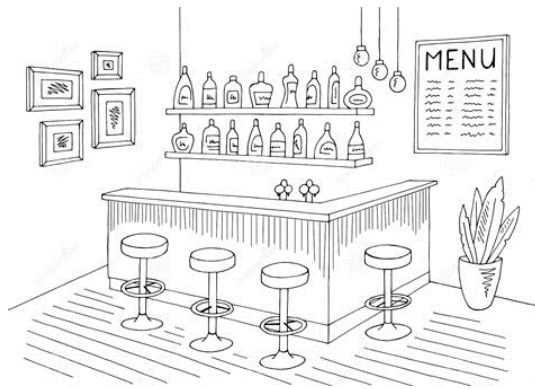


Sélection



Importance disproportionnée d'évènement très rares

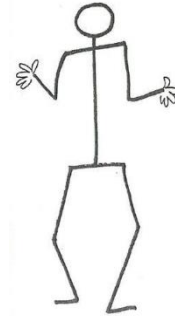
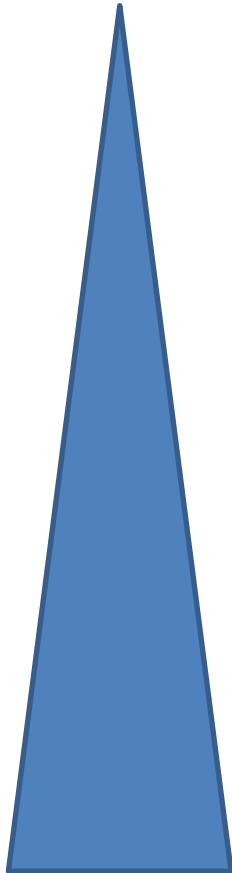
Impasse de la soif



Seine

Impasse de la soif

stochasticité



Impasse de la soif

Scenario 1: il y a un seul bar en ville, et il est impasse de la soif. Si client boit un alcool fort, Il a de forte chance de tomber dans la seine.

Scenario 2: Il y a plein de bar en ville, mais celui de l'impasse de la seine ne sert que des alcools forts
A force d'explorer la ville, on finit par tomber sur ce bar, et donc dans la seine

Conclusion

Importance des modèles en biologie évolutive

Sans doute plus forte que dans d'autres champs de la biologie

La question de la stochasticité importante, souvent controversée

Notion de « chance » spécifique au domaine

Nombreuses théories au cœur de la biologie évolutive incluent un rôle fondamental de la stochasticité, mais pas toutes

Lois « sources » (effet des mutations, environnement) peu étudiées
mais source majeure de stochasticité

Stochasticité omniprésente empiriquement.

Chance et nécessité s'entremêlent aussi conceptuellement