

Revue Internationale de

ISSN 0980-1472

systemique

Vol. 4, N° 4, 1990

afcet

Dunod

AFSCET

Revue Internationale de
systemique

Revue
Internationale
de Sytémique

volume 04, numéro 4, pages 441 - 470, 1990

Partition d'un système global cohérent
en parties faiblement discernables
Application à un modèle simple de cladogenèse

Jacques Thierie

Numérisation Afscet, janvier 2016.



Creative Commons

- H. MINTZBERG et A. McHUGH, Strategy formation in an adhocracy, *Administrative Science Quarterly*, 30/1, 1985, p. 160-1097.
- J.-C. MOISDON, Recherche en gestion et intervention, *Revue française de Gestion*, n° 47-48, 1984, p. 61-73.
- G. MORGAN, *Images of organizations*, Beverly Hills, Sage Publications, 1986.
- G. MUSSCHE, Les relations entre stratégies et structures dans l'entreprise, *Revue Économique*, janvier 1974.
- J. G. PADIOLEAU, *L'Ordre social*, Paris, L'Harmattan, 1986.
- M.-P. PALMARINI, *Théories du langage, théories de l'apprentissage : le débat entre Jean Piaget et Noam Chomsky*, Paris, Éditions du seuil, 1979.
- T. PARSONS, Suggestions for a sociological approach to the theory of organizations: I et II, *Administrative Science Quarterly*, 1, 1956, p. 63-85 et 225-239.
- C. PERROW, La théorie des organisations dans une société d'organisations, in J.-F. CHANLAT et F. SÉGUIN (éd.) (1988), *L'analyse des organisations : une anthologie sociologique*, tome 1, 2^e édition, Montréal, Gaëtan Morin éd., 1979.
- A. PETTIGREW, *The awakening giant: Continuity and change in imperial chemical industries*, Oxford, G. B., Basil Blackwell, 1985.
- J. PIAGET, *Le structuralisme*, Paris, Presses Universitaires de France, Coll. « Que sais-je? », 1968.
- J. PIAGET, *Études sociologiques*, 3^e édition, Genève, Librairie Droz, 1977.
- J. PIAGET, *Épistémologie génétique*, 3^e édition, Paris, Presses Universitaires de France, Coll. « Que sais-je? », 1979.
- K. POPPER, La logique des sciences sociales, in *De Vienne à Francfort : la querelle allemande des sciences sociales*, Bruxelles, Éditions Complexe, 1979.
- C. K. PRAHALAD, Strategic choices in diversified MNCs, *Harvard Business Review*, juillet-août, 1976, p. 67-78.
- D. PUGH, D. J. HICKSON, C. R. HININGS et C. TURNER, Dimensions of organization structure, *Administrative Science Quarterly*, 13, 1968, p. 65-105.
- S. RANSON, B. HININGS et R. GREENWOOD, The structuring of organizational structures, *Administrative Science Quarterly*, 25/1, 1980, p. 1-17.
- P. RILEY, A structurationist account of political culture, *Administrative Science Quarterly*, 28, 1983, p. 414-417.
- B. ROY, Meaning and validity of interactive procedures as tools for decision making, *European Journal of Operational Research*, 31, 1987, p. 297-303.
- L. SCHNEIDER, Dialectic in sociology, *American Sociological Review*, 36, 1971, p. 667-678.
- L. SMIRCICH, Concepts of culture and organizational analysis, *Administrative Science Quarterly*, 28/3, 1983, p. 339-358.
- P. WATZLAWICK, *L'Invention de la réalité. Contributions au constructivisme*, Paris, Éditions du Seuil, traduction de A. L. Hacker, 1988 (1981 en allemand).
- J. WOODWARD, *Industrial organization: theory and practice*, Oxford, University Press, 1985.
- G. ZEITZ, Interorganizational dialectics, *Administrative Science Quarterly*, 25, 1, 1980, p. 72-88.

**PARTITION D'UN SYSTÈME GLOBAL COHÉRENT
EN PARTIES FAIBLEMENT DISCERNABLES
Application à un modèle simple de cladogenèse**

J. THIERIE

Université Libre de Bruxelles ¹

Résumé

Pour un système gouverné par une loi cinétique globale donnée (cohérence), nous cherchons quelles peuvent être les conséquences de l'introduction d'une discernabilité des parties, sur le plan des lois d'évolution locales (méthode des partitions).

En nous guidant sur un principe de conservation maximale de l'isomorphisme des relations mathématiques, nous montrons sur un exemple que les états stationnaires locaux de telles partitions, lorsque la cinétique est non linéaire, sont déterminés non seulement par la variable globale et les valeurs des paramètres cinétiques (ce qui est habituel) mais aussi par une combinaison de l'ensemble des variables locales, appelée *champ global*.

Cette situation très particulière entraîne la possibilité d'occurrence de bifurcations locales sans que la stabilité globale soit mise en péril. Nous mettons ainsi en évidence que de tels systèmes présentent la propriété inattendue de pouvoir remanier très profondément la distribution des fréquences des variables locales tout en gardant un comportement global cohérent et invariant. Ce type de comportement est « utilisé » par le système pour conserver sa cohérence globale lorsque ses parties deviennent faiblement discernables les unes des autres.

Nous montrons alors que pour des cinétiques comportant un terme quadratique, le champ global est une fonction simple de la variance réduite exprimée en terme des fréquences des variables locales. En d'autres termes, que ce que chaque variable « perçoit » du tout n'est autre qu'une fonction de la validité qui caractérise le système. A variable globale constante, le champ global est simplement proportionnel à l'écart à la variabilité maximale. Autrement dit, toutes choses égales par ailleurs, plus un système est diversifié, moins les

1. Faculté des Sciences, C.P. 231, boulevard du Triomphe, 1050 Bruxelles, Belgique.

flux d'échanges entre les parties sont importants. Les parties ont spontanément tendance à s'isoler.

Bien que l'article soit écrit dans le souci d'être généralisable, nous faisons de fréquentes références à l'évolution biologique (surtout la cladogenèse), qui a suscité ce travail.

Abstract

With regard to a system governed by a definite global kinetic evolution law (*coherence*), we are searching for which may be the consequences of introducing discernibility of parts, at the level of local evolution laws (*partitions method*).

Using a maximum conservation principle for isomorphism of mathematical relations, we point out, on an example, that the local steady states of such partitions, when kinetics is nonlinear, are not only fixed by the global variable and the kinetic values of parameters (as usual) but also by a combination of all local variables, called *global field*.

This special situation leads to the possibility for local bifurcations to occur without any risk for the global stability.

We point out that those systems offer the unexpected property of deeply rehandling the frequencies distribution of the local variables, keeping a global invariant and coherent behaviour. This kind of behaviour is "used" by the system to save its global coherence when the parts become weakly discernible from each other.

So we show that for kinetics admitting a quadratic term, the global field is a single function of the reduced variance of the local variables frequencies. In other words, that what is "perceivable" about the whole by each variable is nothing else but a fonction of the variability characterizing the system. When the global variable is kept constant, the global field is simply proportional to the difference between maximum and present (instantaneous) variability. In other words, for everything unchanged in other respects, the more a system is diversified, the more the exchange flux between the parts is weaker. The parts tend spontaneously to separate.

Although the paper is written to aim at generality, we constantly refer to biological evolution (especially to cladogenesis), which has given birth to this work.

1. Introduction

La pensée biologique a cessé d'être purement descriptive le jour où elle a érigé son premier système, c'est-à-dire lorsqu'elle a pu présenter la première version cohérente d'une systématique, système de classification des organismes vivants. Contrairement à ce que l'on pourrait peut-être croire, l'élaboration de la systématique biologique actuelle a été le fruit d'un effort long et difficile, parsemé de controverses et d'embûches et qui n'a pas fini de se peaufiner ou de se remettre en question.

L'idée centrale qui a permis, au début, la mise en place d'une classification fut une idée *typologique*: l'espèce était essentiellement associée à un type (un organisme-type), sorte d'individu considéré comme caractéristique de l'espèce et auquel on se référerait pour assigner à un organisme sa place dans la classification (le déterminer). Quoique, bien entendu, l'on connût des variations, l'essentiel de cette conception typologique était imprégnée de la notion d'identité individuelle. Pour schématiser, l'essentiel de la pensée typologique était d'affirmer l'identité de tous les individus appartenant à la même espèce, leur « non-discernabilité » fondamentale. Historiquement, cette identité concernait évidemment uniquement le phénotype, la génétique étant encore à découvrir. De ce point de vue phénotypique, nous notons au passage, qu'il était facile d'inclure les formes fossiles dans la classification générale.

Avec la découverte et les progrès de la génétique, la conception typologique a cessé d'être fondamentale. L'observation des individus a cessé d'être simplement phénotypique et on s'est ingénié à inclure une description plus ou moins fine des caractéristiques génotypiques. Le résultat de cette démarche a été de déforcer la vision typologique au profit de la découverte d'un polymorphisme qui semble s'accroître au fur et à mesure que l'on progresse dans la description génotypique. Ainsi, l'espèce ne pouvait plus s'identifier à un individu-type et quelques variations à peine significatives, il fallait, au contraire, adopter un point de vue « ensembliste », capable d'englober dans un même concept toutes les variations observables d'un même génotype : ce concept, c'est la *population*.

Cependant, le concept de population serait plus facile à définir dans une perspective typologique; ce serait alors l'ensemble des individus identiques spatialement localisés. Cette définition *statique*, basée sur la comparaison des caractéristiques phénotypiques individuelles, nous l'avons vu, n'est plus tenable. Pour maintenir valablement le concept, il est nécessaire d'introduire des relations *dynamiques* qui consistent en des flux d'échanges génétiques.

De notre point de vue, une population serait donc un ensemble d'individus assez semblables, spatialement localisés, caractérisé par des flux d'échanges génétiques non tous nuls. L'espèce serait alors l'ensemble des populations spatialement isolées qui, si elles étaient réunies, formeraient une population unique. L'espèce est un concept abstrait; la population, la situation observable. Une telle définition ne suffit sans doute pas à épuiser toutes les situations possibles, mais nous pensons qu'elle devrait suffire à poser valablement le problème dans la grande majorité des cas.

Ainsi, dans le concept de population, à côté d'un argument typologique qui se réduit, l'accent est porté sur un aspect dynamique : nous dirons que la population est caractérisée par une certaine *cohérence dynamique*. Du point

de vue de la bioévolution (c'est-à-dire l'évolution biologique)¹, la cohérence dynamique pertinente est celle qui porte sur le génotype (gènes ou allèles), non seulement parce que nous devons raisonner en termes de populations (et donc de flux génétiques) mais parce que ce qui se transmet de génération en génération (c'est-à-dire, ce qui se déroule dans le temps de la phylogenèse) concerne aussi le matériel génétique (il n'y a pas de transmission de l'acquis démontrée à ce jour). Mais nous devons tenir compte aussi, à côté de l'héritage statique que constitue le matériel génétique, d'un héritage dynamique : la modification des génômes pouvant entraîner celle des mécanismes qui assurent la cohérence dynamique qui fonde la population.

C'est l'ensemble des considérations qui précèdent qui nous a amené à nous poser la question suivante : « Quelles sont les conséquences de l'introduction d'une certaine discernabilité des parties dans un système cohérent considéré initialement comme formé d'éléments tous identiques ? ». Il nous est apparu que cette question « tournait autour » de problèmes concernant les relations des parties au « tout ».

1.1. Loi d'évolution globale - Discernabilité

Supposons que nous disposions d'une loi de dévolution déterministe à une variable et indépendante de l'espace du type :

$$\partial_t n = f(n, \{\lambda\}) \quad (1.1)$$

où n est une variable et $\{\lambda\}$ l'ensemble des paramètres structuraux.

Par exemple, imaginons que la croissance d'une population d'escargots *Cepea nemoralis* soit décrite par une loi de Verhulst,

$$\partial_t n = n(K - n). \quad (1.2)$$

Le seul fait d'écrire la loi (1.2) en disant qu'elle représente la variation temporelle de l'effectif de *C. nemoralis* implique au moins deux concepts implicites :

(i) L'escargot *C. nemoralis* forme une classe d'objets bien définie : c'est une espèce.

La définition de *C. nemoralis* est garantie par l'effort classificatoire des biologistes. Dans une perspective typologique, cela signifie qu'il existe un être idéal, un *type* qui représente tous les *C. nemoralis*. Implicitement, tous les

1. Ce néologisme est nécessaire pour désigner cette évolution particulière parmi toutes celles qui voient le jour en physique, géologie, sociologie, etc.

objets sont supposés identiques et semblables au type spécifique : ils ne sont pas discernables.

(ii) L'ensemble de ces objets forme une population.

Le concept de population, tout comme celui de l'espèce, est une donnée *a priori*. Nous ne chercherions pas à écrire une équation telle que (1.2) si nous ne pensions pas que ce formalisme soit pertinent, c'est-à-dire, présentement, si nous n'étions pas convaincus que l'ensemble des mollusques étudiés forme une population. Par ailleurs, nous savons qu'il n'existe pas dans l'Univers deux objets rigoureusement identiques (que ce soit à un niveau de description quantique ou génétique). Que signifie alors une équation comme (1.1) ou (1.2) qui repose (souvent implicitement) sur un principe typologique ou d'identité ?

Nous pensons que de telles relations expriment des relations de *cohérence dynamique* entre les divers objets d'une même classe. Nous exprimons finalement que, malgré les différences locales des *C. nemoralis*, leur comportement global présente une cohérence significative; ici, ce concept de cohérence est défini par l'énoncé : « les escargots considérés ici forment une population ». L'expression mathématique de cette cohérence est alors représentée par une relation telle que (1.1).

Tenant compte donc de ce que l'identité des objets est une idéalité, nous qualifierons la relation (1.1) de relation de cohérence dynamique entre des objets d'une même classe, la classe étant donnée *a priori*.

La question que nous nous posons maintenant est la suivante : « Quelles sont les conséquences de l'introduction d'une discernabilité des parties (niveau local) dans la relation de cohérence dynamique (niveau global) ? ». Faire cela implique d'introduire deux niveaux de description là où il n'y en avait initialement qu'un. Cette démarche demande quelques précautions.

Premièrement, il convient raisonnablement de ne pas s'éloigner trop impulsivement du niveau hiérarchique de description dans lequel s'inscrit (1.1).

Réintroduire la discernabilité quantique pour traiter de la dynamique des populations d'escargots (au niveau des particules élémentaires, par exemple) serait sans doute absurde, peut-être impossible et certainement inefficace².

2. Par analogie, on pourrait définir la description locale comme résultant de l'augmentation du « pouvoir de résolution » de notre observation globale, plutôt que d'un changement drastique de niveau hiérarchique de description tel qu'il existe classiquement entre macroscopique et microscopique. La méthode consisterait plutôt à mettre en évidence de l'hétérogénéité (locale) là où l'on traitait tantôt de l'homogène (global).

Nous nous limiterons donc à des distinguos qui respectent autant que faire se peut les propriétés dynamiques globales. En d'autres termes, nous nous limitons à l'introduction d'une discernabilité qui viserait à laisser le plus possible les comportements locaux isomorphes à (1.1).

Nous dirons isomorphes deux opérateurs F_1 et F_2 lorsqu'ils diffèrent seulement par la valeur des paramètres structuraux.

Donc, $F(n_1, \{\lambda_j\})$ est isomorphe à $F(n_2, \{\lambda_k\})$ même si $\{\lambda_j\} \neq \{\lambda_k\}$ (symboliquement, on note $F_1 \equiv F_2$).

Autrement dit, deux dynamiques sont isomorphes si les opérateurs F qui en décrivent des lois d'évolution ont même structure mathématique. Tout comme les objets, ces opérateurs forment alors une famille (au sens mathématique) dans l'espace des paramètres structuraux.

1.2. Partition d'un système

Deuxièmement, nous nous limiterons présentement à l'introduction de discernabilités locales qui forment une *partition* (au sens strict de ce terme) de la variable globale.

Si nous distinguons les *C. nemoralis* par la couleur seulement, nous savons que la population sera composée exclusivement de trois sous-populations : rose, jaune et brune. Le nombre total d'escargots peut alors se mettre sous la forme :

$$n_T = n_r + n_j + n_b.$$

Les caractères sont exclusifs (chaque escargot est *ou* rose *ou* jaune *ou* brun).

Nous entendons donc qu'il est possible de discerner plusieurs sous-ensembles de n qui forment une partition de celui-ci, à savoir que l'appartenance d'une variété simultanément à deux sous-ensembles est exclue (sous-ensembles disjoints)³.

L'introduction de la discernabilité en partition s'exprime par la relation :

$$n = \sum_{i=1}^M X_i \quad (1.3)$$

où n est la variable globale, X_i , la variable locale et M , le nombre de sous-ensembles qui forment la partition de n .

3. Cette manière de procéder peut être restrictive dans certains cas; en génétique, notamment, dans le cas des gènes pléiotropiques.

1.3. Conséquences de la partition de la loi globale d'évolution

De la relation fondamentale de partition (1.3), on tire que :

$$\partial_i (\sum_i X_i) = \partial_i n. \quad (1.4)$$

En identifiant avec (1.1) et en développant, il vient que :

$$\partial_i X_1 + \partial_i X_2 + \dots + \partial_i X_M = F(n, \{\lambda\}). \quad (1.5)$$

Cette relation exprime la *contrainte globale* entre les différents X_i pour que la relation de cohérence (1.1) soit conservée.

En partant du principe, défini plus haut, que le niveau hiérarchique de description locale ($\{X_i\}$) est « proche » du niveau de description global (n), le problème est alors de *répartir* (ou de *distribuer*) la fonction d'évolution globale entre les différentes $\partial_i X_i$ décrivant les lois d'évolution locales. Il est évident qu'il existe une infinité de solutions à ce problème. Cependant, ce qui nous guide est une manière de mettre en évidence les relations possibles entre différents sous-systèmes à comportement global cohérent. Toutes les hypothèses qui suivent sont justifiées par ce principe où nous cherchons à séparer le plus complètement possible la dynamique locale des interactions entre sous-ensembles.

Nous cherchons donc :

– puisque X_i est de même nature pour tout i , à obtenir l'isomorphisme des opérateurs caractérisant ces variables;

– à conserver au maximum l'isomorphisme entre les opérateurs locaux et l'opérateur global. Nous faisons ainsi l'hypothèse qu'un sous-système *isolé* aurait un comportement général isomorphe à la population totale.

1.3.1. La répartition proportionnelle

Une première manière de répartir $F(n, \{\lambda\})$ entre les différents X_i et qui conserve intégralement l'isomorphisme est d'affecter à chaque variable locale une fraction de la loi globale. Il vient alors que :

$$\partial_i X_i = \varphi_i \cdot (F(n, \{\lambda\})); \quad \forall i. \quad (1.6)$$

La condition pour que (1.5) soit satisfaite s'écrit alors simplement que :

$$\sum_i \varphi_i = 1. \quad (1.7)$$

C'est la condition (contrainte) locale particulière à cette répartition qui assure la cohérence globale.

Cette manière de procéder peut sembler assez triviale, cependant (1.6) représente de manière générale ce que l'on appelle classiquement les relations *d'allométrie*, qui ont des propriétés intéressantes et qui ont rendu déjà beaucoup de services en économie (loi de Pareto), en dynamique des populations et même pour la théorie de l'évolution du vivant (hypertélies, par exemple). Ces relations sont bien connues et nous ne nous étendrons pas plus sur ce sujet.

1.3.2. La répartition non proportionnelle

Dans la relation (1.6), la répartition n'a été appliquée qu'à la dérivée par rapport au temps, mais non à la loi globale elle-même. Pour « aller plus loin », la manière générale de procéder est alors d'écrire que

$$\sum_{i=1}^M \partial_t X_i = F\left(\sum_{i=1}^M X_i, \{\lambda\}\right). \quad (1.10)$$

Mais alors que dans la répartition proportionnelle (ou allométrie), la relation (1.6) est totalement indépendante de l'opérateur F, il n'en va pas de même dans ce cas-ci. Dans le cas général (1.10), l'applicabilité du principe de conservation de l'isomorphisme maximum va dépendre de la linéarité ou de la non-linéarité de F.

1.3.2.1. L'opérateur global F est linéaire.

Dans ce cas, il vient de (1.10) que

$$\sum_i \partial_t X_i = \sum_i F_i(X_i, \{\lambda\}). \quad (1.11)$$

Cette relation montre clairement que l'isomorphisme des relations globale et locales est conservé, avec $F_i \equiv F; \forall i$. Le problème consiste alors à répartir les paramètres structuraux de telle sorte que $\partial_t X_i = F_i(X_i, \{\lambda\}); \forall i$ satisfasse aux propriétés globales (stabilité, états stationnaires, évolution temporelle, etc.). Il existe évidemment des contraintes sur les λ_i pour que (1.1) soit satisfaite, mais ce qui apparaît surtout, c'est que la relation globale est obtenue par simple *sommation* des relations locales. Tout se passe comme si l'on additionnait simplement M variables *indépendantes*, munies des « bonnes » valeurs paramétriques, pour retrouver intégralement le comportement global. Aucune propriété dynamique intéressante ne peut donc découler de l'application d'une partition non proportionnelle à une loi globale régie par un opérateur linéaire. Au mieux, il s'agit d'une complication mathématique gratuite.

1.3.2.2. F est non linéaire.

L'application de la méthode des partitions à un système non linéaire est beaucoup plus intéressante. En effet, dans ce cas, il vient que

$$F\left(\sum_{i=1}^M X_i, \{\lambda_j\}\right) = \sum_{i=1}^M F_i(X_i, \{\lambda_k\}) + T(i, j) \quad (1.12)$$

où $T(i, j)$ représente un ensemble de termes de *couplages* qui révèlent les interactions entre les diverses parties.

Dans le cas d'une dynamique non linéaire, il ne sera pas en général possible de satisfaire complètement aux contraintes d'isomorphisme que nous nous sommes imposées. La cohérence globale du système va dépendre également de *flux d'échanges* entre sous-systèmes. Ce qui nous intéresse ici sera de séparer le plus complètement possible la contribution locale isomorphe à la loi globale des termes d'échanges, afin de voir comment ceux-ci peuvent s'interpréter. Toutes les hypothèses simplificatrices que nous adopterons sont justifiées par ce souci. Il va sans dire qu'une telle procédure ne peut que nous éloigner des systèmes réalistes mais au profit d'une approche conceptuelle plus claire.

Une solution de répartition de (1.12) revient à donner des lois d'évolution locales de la forme

$$\partial_t X_i = F_i(X_i, \{\lambda_k(i)\}) + \Psi_i(\{X_j\}, \lambda_k(j)); \quad \forall i \quad (1.13)$$

en conservant l'isomorphisme de la loi globale pour le premier terme du membre de droite de (1.13). Il va de soi que la forme de Ψ_i dépendra à la fois de la structure de F et des hypothèses du modélisateur. Ici encore, nous chercherons à conserver autant que faire se peut l'isomorphisme des Ψ_i , puisque nous adoptons un point de vue de discernabilité faible des sous-ensembles.

Pour revenir brièvement à l'exemple d'une population polymorphe de *C. nemoralis* gouvernée par une loi logistique, l'hypothèse de l'isomorphisme revient à dire que, *si elle était isolée* (c'est-à-dire, sans les couplages), chaque sous-population homozygote rose (ou jaune, ou brune) serait aussi gouvernée par une loi logistique. Pour des parties faiblement discernables, cette hypothèse n'est pas exorbitante.

2. Illustration par un modèle simple

2.1. Le modèle

Pour illustrer le principe de partition, nous devons satisfaire à deux conditions : disposer d'une cinétique non linéaire et d'un système susceptible

de montrer une variabilité correspondant aux conditions de discernabilité discutées précédemment.

Pour satisfaire à ces deux conditions et se situer dans une optique évolutive, nous avons choisi de décrire une population :

(a) qui se reproduit par conjugaison. Il s'agit donc d'une reproduction de type « sexué » (mais sans dimorphisme sexuel). Ce mode de reproduction présente une cinétique de type « bimoléculaire » puisque essentiellement, la collision (conjugaison) de deux individus est nécessaire pour l'apparition d'organismes nouveaux;

(b) qui soit dans une phase de cladogenèse. La cladogenèse apparaît comme une phase essentielle du processus de spéciation⁴. Il s'agit justement de l'apparition, au sein d'une population (d'un ensemble cohérent, comme nous l'avons défini) d'une importante variabilité. Au moment de la cladogenèse, la population se présente donc comme formée de plusieurs sous-populations discernables mais corrélées en un tout cohérent, méritant encore la dénomination de population. La spéciation proprement dite n'est achevée que lorsqu'un isolement reproductif sépare une ou plusieurs de ces sous-populations, qui prennent alors le statut de populations à part entière.

Nous imaginons donc une population « archaïque », initialement homogène, composée de n individus et dotée d'une loi d'évolution $n(t)$ qui décrit une reproduction « sexuée » (une conjugaison). Les variables significatives que nous voulons décrire sont les allèles de la population. Supposons un modèle très simple, tel que la loi d'évolution d'un allèle n isolé s'écrive :

$$\partial_t n = an^2 - bn + \Phi(.); \quad a, b > 0 \quad (2.0)$$

- an^2 : est le terme de reproduction (bimoléculaire) (a : taux de reproduction, supposé constant et strictement positif);
- $-bn$: terme de sortie (mort), supposé proportionnel à l'effectif global (b : taux de disparition, constant et strictement positif);
- $\Phi(.)$: est un terme complexe dépendant de nombreuses variables et qui rend compte notamment des entrées du système et des phénomènes de régulation.

Nous constatons que (2.0) représente un système ouvert du point de vue thermodynamique (il y a des entrées et des sorties de matière) mais que la

4. Certains auteurs utilisent ce terme comme synonyme de « buissonnement ». Dans ce cas, la spéciation est achevée. Nous préférons l'utiliser dans le sens de : étape précédant immédiatement la spéciation, laquelle est achevée après l'isolement reproductif.

contribution de l'environnement n'apparaît pas de manière explicite. A la rigueur, tout l'ensemble complexe de la sélection peut être inclus dans le paramètre constant b ; ce modèle minimal n'a pour ambition que de décrire les contraintes *intrinsèques* de la reproduction allélique.

Nous adopterons de plus l'hypothèse simplificatrice que Φ est une constante positive ou nulle. Nous pouvons alors écrire la loi globale d'évolution sous une forme simplifiée :

$$\partial_t n = an^2 - bn + c; \quad a, b > 0; \quad c \geq 0. \quad (2.1)$$

Nous cherchons alors à établir les conséquences d'une partition de (2.1) lorsque nous supposons que plusieurs allèles X_i ; $i = 1, 2, \dots, M$ sont discernables dans la population allélique n . Cette partition fera alors apparaître une population en phase de cladogenèse pour une loi simple mais raisonnable gouvernant une reproduction par conjugaison.

Au départ, la question fondamentale est d'observer sous quelles conditions la population globale pourra supporter le fardeau de la diversification. En terme de dynamique, cela revient à se demander si la stabilité de la relation globale, qui exprime la cohérence de la population, peut être mise en péril par la partition.

Par ailleurs, il est important de voir si, dans ce modèle du processus de cladogenèse, des « concentrations » faibles d'allèles peuvent être conservées de manière stable. (Insistons encore une fois sur le fait qu'il s'agit ici seulement de conditions intrinsèques, les termes de pression de sélection, par exemple, n'étant pas pris explicitement en considération.)

Les états stationnaires de (2.1) sont donnés pour $\partial_t n = 0$. Soit donc

$$n^0 = \frac{b \pm \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a} \quad (2.2)$$

où n^0 représente la valeur à l'état stationnaire de n . Il est aisé de voir que le mode normal de n , $\omega(n)$, vaut

$$\omega(n) = \pm \sqrt{b^2 - 4ac} \quad (2.4)$$

et que la seule solution stable ($\omega < 0$) est donc

$$n^0 = \frac{b - \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a} \quad (2.5)$$

laquelle est positive et réelle ssi $b^2 \geq 4ac$.

Nous noterons ainsi que la valeur maximale possible pour n^0 est alors $n_{\max}^0 = b/2a$.

Soit maintenant la partition de n en M sous-systèmes (M entier ≥ 2). De (1.3) et en développant (2.1) selon (1.13), on a que

$$\partial_i (\sum X_i) = a (\sum X_i)^2 - b \sum X_i + c$$

ce qui peut se mettre sous la forme

$$\sum_i \partial_i X_i = a \sum_i X_i^2 - b \sum_i X_i + c + 2a \sum_{\substack{j,k \\ j>k}} X_k X_j \quad (2.6)$$

où $\sum X_k X_j$ représente la somme des $M(M-1)/2$ 2-uples, pour j et k variant de 1 à M . Il convient alors de choisir une manière de décrire la loi d'évolution $\partial_i X_i$ de chacun des sous-systèmes. En se basant sur le principe de l'isomorphisme maximal, une des formes générales du système peut être :

$$\partial_i X_i = a_i X_i^2 - b_i X_i + c_i + \alpha_i \sum_{j,k} X_k X_j \quad (2.7)$$

qui respecte l'isomorphisme de la loi globale, au terme de couplage près.

Nous souhaitons maintenant surtout mettre en évidence le rôle de ce terme de couplage, $T(i, j)$ [cf. (1.12)], par rapport à la dynamique globale. Pour cela, nous cherchons des valeurs de paramètres qui laissent aussi invariant que possible la relation (2.1). Nous adoptons dans ce sens les valeurs :

$$a_i = a > 0; \quad b_i = b > 0; \quad \forall i. \quad (2.8a)$$

Cela signifie que le taux de mortalité, b , et de reproduction, a , sont les mêmes pour chaque sous-population et pour la population globale. Il ne peut en être de même quant aux ressources c , qui doivent nécessairement être réparties. La relation générale qui respecte (2.1) est :

$$\sum_{i=1}^M c_i = c; \quad c_i \geq 0; \quad \forall i. \quad (2.8b)$$

Le fait que les c_i soient non négatifs est justifié par le souci d'isomorphisme avec $c > 0$, qui seul présente un sens biologique.

La relation (2.8a) peut paraître très limitative et, d'une certaine manière [cf. (2.16a)], c'est un cas particulier. Cependant, garder les paramètres de croissance et de mortalité égaux est la seule manière (« toutes choses égales par ailleurs ») d'isoler les effets dus aux seuls couplages, que nous voulons mettre en évidence.

Par ailleurs, il est évident que pour respecter (2.1), il faut que :

$$\sum_{i=1}^M \alpha_i = 2a. \quad (2.8c)$$

Cependant, cette relation est la seule contrainte sur les α_i imposée par la relation globale. Le terme de couplage apparaît du fait de la partition; il est le « reflet » de la cohérence du système complet (la population totale) mais il n'est pas explicite dans l'équation (2.1). Dès lors, d'une manière tout à fait générale, on peut avoir que, sous réserve que (2.8c) soit respectée,

$$\alpha_i \in]-\infty, +\infty[; \quad \forall i.$$

Autrement dit, le signe de α_i n'est pas imposé par la loi d'évolution globale.

Nous pouvons interpréter cette situation de la manière suivante :

(1) $|\alpha_i|$: valeur absolue de α_i est la mesure de l'intensité (« force ») du couplage du sous-système au système global.

(2) $\text{sgn}(\alpha_i)$: signe de α_i représente le « comportement » du sous-système à l'intérieur du système global. Nous avons alors la situation suivante :

(2.1) Si $\alpha_i > 0$: le dernier terme du membre de droite de (2.7) est positif (car $X_i \geq 0; \forall i$). Il constitue donc une source : nous parlerons alors de *couplage coopératif* ou de *coopération*.

(2.2) Si $\alpha_i < 0$: le dernier terme de (2.7) est négatif. Le couplage au système tend à « réprimer » cette sous-population. Nous parlerons alors de *couplage compétitif* ou de *compétition*.

(2.3) Si $\alpha_i = 0$: la sous-population n'est plus couplée au système global. Elle est dite alors *indépendante*.

(2.4) Si $\alpha_i = \alpha_j; \forall i, j$, avec de plus, $c_i = c_j; \forall i, j$, étant donné (2.8a), cela revient alors à supposer l'indiscernabilité des sous-populations. La partition n'aurait alors plus de sens. (Ce cas peut sembler académique ici, mais il aura plus loin son importance.)

Il est important de rappeler que les relations (2.8a, b, c) représentent des *contraintes* nécessaires au respect de la *cohérence* de la population globale. Si ces conditions sont respectées, nous sommes assurés que les lois d'évolution locales (et donc aussi les états stationnaires) des sous-populations seront compatibles avec la description globale et cela indépendamment d'un comportement local compétitif ou coopératif (le cas indépendant est trivial). Soit encore : si les contraintes sont respectées, l'ensemble des sous-systèmes forme une population cohérente.

Nous étant arrangé pour que, en respectant les conditions (2.8), la cohérence globale soit assurée, nous pouvons *intuitivement* en conclure que la stabilité des sous-populations est assurée, elle aussi. Nous argumenterons plus avant sur ce point, après avoir calculé les états stationnaires locaux.

2.2. États stationnaires locaux

Remarquons tout d'abord que le terme de couplage de (2.7) est le même pour toutes les sous-populations (à α_i près). En posant que

$$\Psi_T = \sum_{\substack{k,j \\ j>k}} X_k X_j \geq 0; \quad i, j = 1, 2, \dots, M, \quad (2.9.0)$$

(2.7) se met sous la forme :

$$\partial_i X_i = a X_i^2 - b X_i + c_i + \alpha_i \Psi_T; \quad \forall i. \quad (2.9 a)$$

Sous cette forme, (2.9 a) exprime que chaque sous-population est gouvernée par une loi d'évolution comportant deux parties : l'une, isomorphe à la loi globale et l'autre, représentant un couplage au *système total*, via une fonction intégrant toutes les variables. Symboliquement, on pourrait écrire que

$$\partial_i X_i = F(X_i, \{\lambda\}) + \alpha_i \Psi_T \quad (2.9 b)$$

où F représente le flux dynamique et $\alpha_i \Psi_T$ représente un *flux d'échanges global*. Ψ_T apparaît un peu comme un *champ global* auquel la sous-population X_i serait soumise via un terme de liaison propre, α_i .

La forme (2.9 b) est particulièrement utile pour donner un sens physique aux différents termes, surtout du point de vue des échanges, puisque Ψ_T contient X_i lui-même. Cependant, nous avons besoin d'une autre forme mathématique, qui s'obtient après quelques transformations :

$$\Psi_T = X_i(n - X_i) + \Psi_i(j, k). \quad (2.10)$$

(2.10) montre que le champ global peut être décomposé en deux termes spécifiques à i :

- un *champ* spécifique : $\Psi_i(j, k)$, qui prend en compte les interactions avec toutes les sous-populations *différentes* de i ,
- un terme *logistique* spécifique : $X_i(n - X_i)$.

(2.9 a) se met alors sous la forme :

$$\partial_i X_i = a X_i^2 - b X_i + c_i + \alpha_i X_i(n - X_i) + \alpha_i \Psi_i(j, k). \quad (2.12)$$

Utilisant (2.9 a), les états stationnaires locaux s'écrivent :

$$X_i^0(-) = \frac{b - \sqrt{\Delta_i}}{2a} \quad (2.13 a)$$

$$X_i^0(+) = \frac{b + \sqrt{\Delta_i}}{2a} \quad (2.13 b)$$

où

$$\Delta_i = b^2 - 4a(c_i + \alpha_i \Psi_T^0)$$

et Ψ_T^0 : champ global stationnaire.

De même que chaque loi d'évolution locale dépend de l'environnement de toutes les sous-populations, l'état stationnaire local dépend de Ψ_T^0 . Ainsi, la *forme locale* de l'état stationnaire (2.13) ne suffit pas à déterminer la valeur de celui-ci. Une relation *globale* permettant de fixer Ψ_T^0 est nécessaire.

On montre alors que seule la solution (2.13 a) peut satisfaire à (1.3) sous réserve que

$$\Lambda(\Psi_T^0) = 2an^0 - Mb + \sum_{i=1}^M \sqrt{\Delta_i} = 0. \quad (2.14)$$

Cette relation est une équation transcendante dont la seule inconnue est Ψ_T^0 . Elle exprime la contrainte *globale* auxquels les états stationnaires *locaux* doivent satisfaire pour observer une partition. Or, c'est justement de cette relation (2.14) que vont découler les propriétés intéressantes permettant l'existence de bifurcations locales au sein d'un système global.

En effet, dans le cas strictement coopératif (tous les $\alpha_i > 0$), (2.14) n'admet jamais qu'une solution correspondant à un état stable. Mais, lorsque certains α_i sont négatifs (système non strictement coopératif), (2.14) peut admettre plusieurs solutions physiquement acceptables. La stabilité d'un état peut alors être mise en péril et il s'ensuivra une brutale redistribution des parties au sein du système global.

Ce qui est remarquable ici, c'est que ce phénomène de transition de phase (passage brusque d'un état à un autre) est gouverné par une contrainte globale, c'est-à-dire, concernant toutes les variables à la fois, au travers de Ψ_T^0 .

Domaine de validité des états stationnaires locaux en fonction des α_i

Une analyse complète de (2.13) en fonction du signe de α_i conduit à la situation suivante :

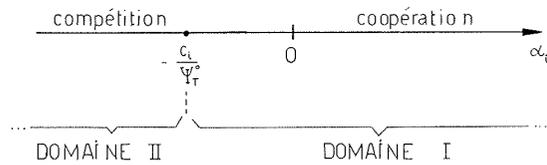


Figure 1. Domaine de validité des solutions de (2.13) en fonction de α_i .

Dans le domaine I, ($\alpha_i \geq -c_i/\Psi_T^0$), les deux solutions de (2.13) sont non négatives. Il existera donc toujours au moins une solution positive ou nulle qui a un sens physique. En particulier, pour les systèmes entièrement coopératifs ($\alpha_i > 0; \forall i$), on est assuré d'une solution positive. Mais il existe aussi une zone de « compétition modérée » ($-c_i/\Psi_T^0 \leq \alpha_i < 0$), où le sens physique sera garanti. On peut donc observer des sous-populations en compétition qui se maintiennent. L'éradication d'une sous-population ($X_i^0 = 0$) se fait pour $\alpha_i = -c_i/\Psi_T^0$.

Dans le domaine II ($\alpha_i < -c_i/\Psi_T^0$), la solution (2.13 a) n'a donc pas de sens physique. Or, nous avons vu que seule cette solution pouvait satisfaire (1.3). On pourra donc conclure que le domaine II n'a pas de sens physique et les solutions non négatives existent donc dans le domaine

$$\alpha_i \geq \frac{-c_i}{\Psi_T^0} \quad (2.15)$$

Cependant, si (2.14) présente plusieurs solutions, (2.15) se met sous la forme

$$\alpha_i \geq \frac{-c_i}{\min(\{\Psi_T^0\})} \quad (2.15 a)$$

ce qui est toujours vrai lorsque $\min(\{\Psi_T^0\}) = 0$. Ainsi, la condition (2.15 a) est d'autant plus facilement satisfaite que le champ global est petit. En d'autres termes, la zone de compétition est d'autant plus étendue que le champ global est faible, ce qui correspond bien à notre intuition.

2.3. Stabilité des états stationnaires locaux

2.3.1. Considérations générales

Il est clair que si nous imposons, d'une part, un état stationnaire global stable non négatif et borné et, d'autre part, des solutions locales non négatives qui satisfont à (1.3), ces solutions locales sont elles-mêmes bornées. Nous pouvons sans doute énoncer que, dès lors, toute partition, et pour tout M,

d'une population globale stable fournira des états locaux stables. Dans le cas de notre modèle, on peut ajouter qu'il existe un domaine où nous sommes assuré, en plus, d'avoir des états stables physiquement significatifs (c'est-à-dire, réels et non négatifs). Pour montrer les bifurcations locales, nous devons cependant étudier la stabilité des états stationnaires de manière quantitative.

2.3.2. Dérivation de l'équation caractéristique

Pour la démonstration, nous utiliserons la forme locale (2.12), transformée en groupant les termes de même indice :

$$\partial_i X_i = X_i^2 (a - \alpha_i) - X_i (b - \alpha_i n) + c_i + \alpha_i \Psi_i(j, k). \quad (2.16 a)$$

En tenant compte de ce que

$$\begin{aligned} \partial_{X_i} n &= 1 \\ \partial_{X_i} \Psi_i^0(j, k) &= 0 \end{aligned}$$

les termes du jacobien de (2.16 a) prennent la forme :

$$\begin{aligned} \partial_{X_j} F_i |_0 &= q_{ij} = \alpha_i (n^0 - X_j^0); & i \neq j \\ \partial_{X_i} F_i |_0 &= q_{ii} + 2a X_i^0 - b; & i = j \text{ (diagonaux)} \end{aligned}$$

Soit, en posant que $p_{ii} = 2a X_i^0 - b$, le déterminant caractéristique prend la forme :

$$D = \left| \left| q_{ij} + p_{ij} \delta_{ij} \right| - \omega U \right| = 0 \quad (2.18)$$

où U est la matrice unité et δ_{ij} le delta de Kronecker ($\delta_{ij} = 0; i \neq j$ et $\delta_{ij} = 1; i = j$).

L'équation caractéristique (2.18) est un polynôme de degré M, noté $P^M(\omega)$.

Il est immédiat que

$$\sum_{i=1}^M q_{ij} = 2a(n^0 - X_j^0). \quad (2.19 b)$$

En utilisant cette dernière propriété, on voit que la somme de tous les termes d'une colonne du déterminant (2.18) vaut

$$\sum_{j=1}^M q_{ij} + (p_{ij} - \omega) \delta_{ij} = 2an^0 - b - \omega = \omega(n) - \omega. \quad (2.19 c)$$

On peut donc remplacer chaque élément d'une ligne quelconque de (2.18) par $\omega(n) - \omega$. En développant le déterminant ainsi transformé, on voit que

l'équation caractéristique $P^M(\omega)$ de (2.18) prend la forme

$$P^M(\omega) = (\omega(n) - \omega) \cdot P^{M-1}(\omega). \quad (2.20)$$

Dans ce formalisme, il est évident que l'une des solutions de (2.18) est

$$\omega = \omega(n).$$

On constate donc que l'un des modes normaux locaux est égal au mode normal global et donc, que la stabilité du système global est une condition nécessaire (mais non suffisante) de la stabilité locale. Inversement, un système global instable n'admet pas de partition stable.

2.4. Cas remarquables

La partition (en répartition non proportionnelle) de l'équation globale non linéaire est ainsi entièrement déterminée. Les états stationnaires sont fixés, pour M sous-populations, par les M équations (2.13 a) ($i=1, \dots, M$) et l'équation transcendante (2.14). Ces $M+1$ équations représentent donc la solution générale du problème à l'état stationnaire. La relation (2.18) permet d'en calculer la stabilité. Pour toutes les combinaisons des $\{\alpha_i\}$ satisfaisant la relation (2.8 c), la population globale peut donc être partagée en M sous-populations caractérisées par toutes les combinaisons possibles de leurs fréquences [cf. § 3, (3.9)]. Toutes choses égales par ailleurs, la fréquence relative stationnaire d'une sous-population au sein de la population globale dépend essentiellement, outre des ressources, de la valeur du flux global d'échange génétique, Ψ_T^0 , et de la force de couplage (α_i) de la sous-population à celui-ci. Or, le flux global d'échange est compris entre deux valeurs extrêmes possibles : $\min(\Psi_T^0) = 0$ et $\max(\Psi_T^0) = \bar{\Psi}_T^0$, (voir § 3). Les solutions générales sont donc définies, eut égard au champ global, sur un intervalle borné : $\Psi_T^0 \in [0, \bar{\Psi}_T^0]$. Le résultat de la partition aux bornes même de cet intervalle représente deux situations très particulières, qui constituent deux cas remarquables.

2.4.1. Le cas « ISO »

DÉFINITIONS. — Une première situation particulière est celle où

$$c_i = c_j; \quad \alpha_i = \alpha_j; \quad \forall i, j. \quad (2.21)$$

De (2.8 b), il vient alors que

$$c_i = \frac{c}{M}; \quad \forall i$$

et de (2.8 c),

$$\alpha_i = \frac{2a}{M} > 0; \quad \forall i.$$

Ces conditions déterminent une population coopérative où toutes les sous-populations exploitent les ressources de la même manière et sont soumises avec la même intensité au champ global Ψ_T . Comme nous avons adopté ici que les taux de reproduction et de mortalité sont identiques pour tout i (2.8 a), il vient évidemment que, toujours,

$$X_i^0 = X_j^0; \quad \forall i, j$$

et sous réserve que les conditions initiales soient les mêmes on a alors que

$$X_i(t) = X_j(t); \quad \forall i, j; \quad \forall t.$$

Par la suite, pour des raisons de commodité, nous nous référerons à cette situation sous la dénomination de cas « ISO ». On démontre par ailleurs que le cas « ISO » est toujours stable et que le flux global d'échange est maximal ($\Psi_T^0 = \bar{\Psi}_T^0$).

2.4.2. Le cas « ELIM »

DÉFINITIONS. — Ce deuxième cas particulier représente un cas limite, lui aussi, où toutes les sous-populations sont éliminées, sauf une seule.

Nous avons donc que :

$$X_i^0 \neq 0, \quad X_j^0 = 0; \quad \forall j \neq i.$$

(1.3) impose alors que

$$X_i^0 = n^0, \quad X_j^0 = 0; \quad \forall j \neq i. \quad (2.24)$$

Il est aisé de constater que cette situation correspond à un champ global stationnaire nul

$$\Psi_T^0 = 0. \quad (2.25)$$

De plus, pour satisfaire à (2.8 b), il faut que

$$c_i = c, \quad c_j = 0; \quad \forall j \neq i. \quad (2.26)$$

(2.26) doit être considérée comme une condition *nécessaire*.

Ainsi, lorsque les conditions (2.21) sont satisfaites, le cas « ISO » est toujours la seule solution possible de la partition, puisque sa stabilité est toujours assurée. Ce résultat peut être étendu à un petit voisinage de « ISO », ce qui nous permet d'affirmer que lorsque les effectifs des sous-populations

sont très voisins, cette partition est stable et caractérisée par un flux global d'échange allélique proche du maximum permis. Mais qu'arrive-t-il si l'on s'éloigne plus radicalement de la solution « ISO »? En particulier, lorsque l'on tend vers un champ global nul, il faut satisfaire la relation (2.26); dès lors, la relation (2.14) admet toujours $\Psi_T^0 = 0$ comme solution. Mais il peut exister aussi, dans certaines conditions, une autre solution pour laquelle $\Psi_T^0 > 0$. En d'autres termes, lorsque toutes les conditions sur les paramètres structuraux sont satisfaites pour que survienne l'élimination des $M - 1$ sous-populations au profit d'une seule, ce résultat n'est pas encore nécessairement garanti : il ne sera possible que si la stabilité du cas « ELIM » est assurée. Si tel n'est pas le cas, malgré les conditions défavorables, les M sous-populations vont se maintenir. Pour illustrer ce type inattendu de comportement, nous examinerons ce point sur l'exemple particulier d'une population comportant trois allèles ($M = 3$).

2.4.3. Exemple. — Stabilité du cas « ELIM » pour $M = 3$

La forme générale (2.18) avec les conditions du cas « ELIM », soit

$$\begin{aligned} X_1^0 &= n^0, & X_2^0 &= X_3^0 = 0 \\ q_1 &= 0, & p_1 &= 2an^0 - b \\ q_2 &= \alpha_2 n^0, & p_2 &= -b \\ q_3 &= \alpha_3 n^0, & p_3 &= -b \end{aligned}$$

où $q_i = q_{ii} p_i = p_{ii}$, se met alors sous la forme (après réarrangement)

$$D = (2an^0 - b - \omega)(-b - \omega)((-b - \omega) + n^0(2a - \alpha_1))$$

avec les solutions :

$$\begin{aligned} \omega_1 &= 2an^0 - b = \omega(n) < 0 \\ \omega_2 &= -b < 0 \\ \omega_3 &= 2an^0 - b - \alpha_1 n^0. \end{aligned}$$

Pour des sous-populations coopératives ($\alpha_i > 0; \forall i$), ω_3 est toujours non positif. Mais la stabilité peut être mise en péril lorsque $\alpha_1 < 0$.

Il existe donc une valeur critique de α_1 , α_1^* , pour laquelle $\omega_3 = 0$. Soit :

$$\alpha_1 \leq \alpha_1^* = \frac{2an^0 - b}{n^0} \Rightarrow \omega_3 \geq 0. \quad (2.27)$$

Nous avons montré que lorsque cette situation est atteinte, la contrainte (2.25) n'est plus satisfaite car la solution $\Psi_T^0 = 0$ est instable.

La figure 2 montre le diagramme de bifurcation du champ global stationnaire Ψ_T^0 en fonction du paramètre de contrôle α_1 .

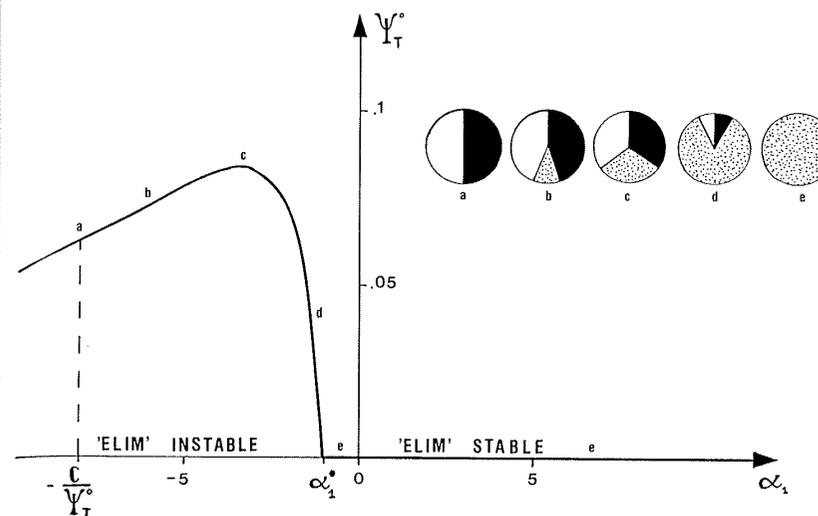


Figure 2. Diagramme de bifurcation de Ψ_T^0 en fonction de α_1 . Remarque le saut brusque (pour une faible variation de α_1) qui fait passer du cas « ELIM » au maximum de la courbe. Les cercles représentent la proportion relative des sous-populations pour cinq différentes valeurs de Ψ_T^0 [(a) à (e)]. X_2^0 en blanc; X_3^0 en noir; X_1^0 en tramé. Pour ce diagramme, on a choisi $\alpha_2 = \alpha_3 = (2a - \alpha_1)/2$, de telle sorte que $X_2^0 = X_3^0$. Un autre choix correspondrait à des proportions différentes mais à un même résultat qualitatif pour $\Psi_T^0 = f(\alpha_1)$. Paramètres structuraux globaux : $a = 1, b = 1,5, c = 5$. Pour plus d'explications, voir texte.

* Lorsque $\alpha_1 < -c/\Psi_T^0$, les solutions n'ont pas de sens physique [$X_1^0 < 0$, cf. (2.15)].

Lorsque $\alpha_1^* > \alpha_1 \geq -c/\Psi_T^0$, (2.14) présente deux solutions dont l'une, $\Psi_T^0 = 0$, est instable. La condition (2.25) ne peut donc être satisfaite et le cas « ELIM » est instable.

Mais pour $\alpha_1 \geq \alpha_1^*$, il n'existe plus qu'une seule solution du champ global stationnaire qui satisfait justement à (2.25) et qui assure la stabilité de la partition « ELIM ».

Pour $M = 3$, les conditions nécessaires et suffisantes du cas « ELIM » sont alors

$$c_1 = c, \quad c_j = 0; \quad \forall j \neq 1 \quad \text{et} \quad \alpha_1 > \alpha_1^*.$$

DISCUSSION. — Le cas « ELIM » est intéressant et paradoxal. On s'attend bien, en effet, à ce que les sous-populations qui n'ont plus accès aux ressources

($c_j=0$; $j \neq i$) soient éliminées au profit de celle qui les accapare toutes ($c_i=c$); et cela est vrai pour des sous-populations coopératives ($\alpha_i > 0$) ou faiblement compétitives ($\alpha_i^* < \alpha_i < 0$).

Mais on s'attendrait, si telle n'était pas toujours la situation, à ce qu'une « violation » puisse se produire seulement dans des sous-populations en coopération. Or, c'est le contraire qui se produit et ce n'est qu'au-delà d'un seuil critique de *compétition* ($\alpha_i < \alpha_i^*$) que le champ stationnaire d'« ELIM » cesse d'être nul. Et c'est justement le fait que le champ global prend une valeur strictement positive qui sert de *source* aux sous-populations qui, sans cela, seraient éliminées. On assiste là à un effet de « pool » particulièrement intéressant, justement par ce qu'il concerne des sous-populations en compétition *à la fois* vis-à-vis des ressources ($\{c_i\}$) et de la sensibilité au champ global ($\text{sgn}(\alpha_i) \neq \text{sgn}(\alpha_j)$). On assiste là à une manière de coopérativité « d'ordre supérieur », si l'on peut dire, qui se manifeste via des grandeurs globales, d'ensemble (Ψ_T), et non pas sur un plan « individuel » (manifesté par les α_i ou les c_i) [car ce sont bel et bien les propriétés de l'équation globale, « holistique », (2.14), qui sont à la base de cette bifurcation inattendue].

Cependant, malgré l'intérêt théorique, abstrait, d'une telle situation, des précautions s'imposent quant à l'interprétation réaliste de ce cas.

En effet, pour que la situation où $\alpha_i < \alpha_i^*$ puisse conserver une signification physique, il faut que le terme global de source, $c_i + \alpha_i \Psi_i$, présente une homogénéité de sens. En d'autres termes, il faut que le flux c_i soit de *même nature physique* que le flux $\alpha_i \Psi_T$ (comme dans $E=mc^2$, E et mc^2 sont homogènes, par exemple).

3. Interprétation du champ global Ψ_T en terme de variabilité

Les développements proposés jusqu'ici ont tenté de mettre en évidence le rôle, parfois inattendu, des couplages entre sous-populations lorsque l'on applique la méthode des partitions à une population globale *isolée* (sans migration, sélection, etc.). En fonction de la sensibilité de chaque sous-population au flux global d'échange génétique, les proportions relatives des sous-populations vont se modifier et donner lieu à une population globale caractérisée par une certaine *variabilité*. Or, depuis 1930 et les travaux de Fischer [Crow, 1986], la variance est considérée comme une bonne mesure de la variabilité et est amenée à jouer un rôle important dans les processus évolutifs, par exemple, au niveau de la sélection naturelle. D'après Crow : « [...] the measure of variability, the variance, [...] turns out to be the appropriate measure for computing the effect of natural (or artificial) selection on a population ».

Il nous est apparu que les termes de couplages, tels que nous les avons développés jusqu'ici, pouvaient très facilement, et sans hypothèses supplémentaires, s'exprimer justement en terme de variance et donc de variabilité. Le fait que ce même paramètre puisse trouver une application aussi bien dans les processus de sélection (processus extrinsèque) que dans les phénomènes d'échanges alléliques au sein d'une population isolée (processus intrinsèque), ce rôle en quelque sorte complémentaire de la variabilité, nous a paru assez important que pour en développer ici le formalisme.

La non-linéarité introduite dans (2.1) est connue en terme de cinétique chimique sous le nom de « bimoléculaire ». Dans son interprétation de schéma réactionnel, elle représente une « collision » entre deux éléments (quelle que soit leur nature); le résultat de ce « choc » est de produire plus d'éléments qu'il n'y en avait au départ. (Cette représentation était donc bien adaptée à la formalisation d'une reproduction sexuée, la production de génomes supplémentaires supposant la participation de deux génomes préalables.)

Ce que nous allons développer est valable pour chaque loi d'évolution qui comporte un terme quadratique du type X^2 et qui suppose donc qu'au moins une interaction entre deux éléments est nécessaire pour rendre compte de cette loi. Par exemple, tel sera le cas de la loi de Verhulst (1.2) qui, développée, présente un terme en $-n^2$. (Moyennant certaines précautions spécifiques à chaque cas, on pourrait admettre que tout terme d'ordre supérieur X^m , avec $m > 2$, pourrait aussi s'écrire $X^m = X^2 \cdot X^{m-2}$.)

Lorsque l'on applique la méthode des partitions à une telle loi d'évolution, il apparaît toujours une expression telle que (2.9.0) :

$$\Psi_T = \sum_{\substack{i, j \\ i < j}}^M X_i X_j \geq 0 \quad (3.1)$$

où les $X_i X_j$ représentent les $M(M-1)/2$ 2-uples non ordonnés sans répétition [cf. (2.6)].

Utilisant que $(\sum_i X_i)^2 = \sum_i X_i^2 + 2 \Psi_T$, (3.1) se met sous la forme :

$$\Psi_T = -\frac{1}{2} (\sum X_i^2 - (\sum X_i)^2). \quad (3.2)$$

Or, la *variance* de M variables X_i est donnée par :

$$\sigma_{X_i}^2 = \frac{1}{M} (\sum X_i^2 - \frac{1}{M} (\sum X_i)^2). \quad (3.3)$$

Combinant des deux relations, on trouve que :

$$\Psi_T = -\frac{1}{2} \left(M \sigma_{X_i}^2 - n^2 \frac{M-1}{M} \right). \quad (3.4)$$

L'équation (3.4) montre la relation qui existe entre le champ global et la variance des variables X_i ; plus exactement, elle montre un écart entre $M \sigma_{X_i}^2/2$ et un terme dépendant du carré de l'effectif global, n^2 . Montrons que ce terme est une valeur remarquable pour toute partition.

Désignons par $\bar{\Psi}_T^0$ la valeur du champ stationnaire global correspondant au cas « ISO », en utilisant (3.1). Sachant que la somme contient $M(M-1)/2$ termes, il vient immédiatement

$$\bar{\Psi}_T^0 = \frac{M(M-1)}{2} \cdot \frac{n^{02}}{M^2} = \frac{M-1}{2M} \cdot n^{02}.$$

Par analogie, nous pouvons définir une grandeur $\bar{\Psi}_T(t)$ (notée $\bar{\Psi}_T$), telle que

$$\bar{\Psi}_T = \frac{M-1}{2M} \cdot n^2. \quad (3.5)$$

Cette grandeur définit le champ global dans le cas où toutes les variables sont égales l'une à l'autre à chaque instant. Ceci correspond, en quelque sorte, à une partition « nulle », celle-ci ne comportant pas plus d'information que le système global, chaque variable étant simplement proportionnelle à $n(t)$; $\forall t$, avec un même facteur de proportionnalité. Cela correspond en fait au cas de sous-populations non distinguables.

En injectant (3.5) dans (3.4), on a que

$$\Psi_T = \bar{\Psi}_T - \frac{M}{2} \sigma_{X_i}^2 \geq 0. \quad (3.6)$$

La relation fondamentale (3.6) montre que le champ global Ψ_T résulte de la différence de deux termes :

- $\bar{\Psi}_T$: décrivant la partition « nulle », lorsque les variables sont indiscernables,
- $(M/2) \sigma_{X_i}^2$: proportionnel à la variance des variables X_i et qui mesure justement le polymorphisme (X_i distinguable de X_j) du système.

Bien que $\sigma_{X_i}^2$ soit réellement la *variance* des $\{X_i\}$ telle que définie en (3.3), nous désignerons $\sigma_{X_i}^2$ par le terme de VARIABILITÉ.

Définissons la *fréquence* de la variable locale i au sein de la population par :

$$f_i = \frac{X_i}{n}. \quad (3.9)$$

La variabilité (3.3) s'exprime en fonction des fréquences de la manière suivante :

$$\sigma_{X_i}^2 = \frac{n^2}{M} \left(\sum_{i=1}^M f_i^2 - \frac{1}{M} \right). \quad (3.10)$$

Sous cette forme, il apparaît clairement que la variabilité est une fonction de la taille de la population globale.

2) De manière générale, nous définirons :

Tableau 1 (3.11)

Symbole et définition	Nom	Domaine d'existence
$\sigma_{X_i}^2$	Variabilité	$\left[0, n^2 \frac{M-1}{M^2} \right]$
$\sigma_r^2 = \frac{\sigma_{X_i}^2}{n^2}$	Variabilité relative	$\left[0, \frac{M-1}{M^2} \right]$
$\mu = \frac{\sigma_{X_i}^2 M^2}{n^2 (M-1)}$	Variabilité réduite	$[0, 1]$

Relation entre le champ global et la variabilité réduite

En injectant dans (3.4) la variable μ , on montre, après réarrangement que

$$\Psi_T = \bar{\Psi}_T (1 - \mu). \quad (3.12)$$

En injectant (3.12) dans (2.9b), la loi d'évolution locale prend la forme symbolique :

$$\partial_t X_i = F(X_i, \{\lambda\}) + \alpha_i \bar{\Psi}_T (1 - \mu). \quad (3.13)$$

La loi d'évolution locale apparaît évidemment toujours comme la somme du flux dynamique et d'un flux d'échanges, mais cette fois, le champ global lui-même se décompose en un produit de deux termes :

- $\bar{\Psi}_T$, indépendant des fréquences (ou des variables), correspond à un champ global remarquable : le champ « ISO » ou champ maximal, qui correspond à l'indiscernabilité des sous-populations. (Tous les paramètres cinétiques identiques.)

• $(1-\mu)$, qui représente la contribution de la variabilité au flux local d'échanges (rappelons qu'il s'agit bien de la variance réduite).

Remarquons que $\mu(\text{ISO})=0$ et $\mu(\text{ELIM})=1$. Le terme qui multiplie Ψ_T est le complément à 1 de la variabilité réduite, à savoir donc, l'écart à la situation « ISO » d'indiscernabilité.

A Ψ_T constant, le champ global sera d'autant plus faible que la variabilité augmente. En d'autres termes, l'augmentation de la variabilité, toutes choses égales par ailleurs, a pour conséquence de diminuer la valeur du flux d'échanges.

Si l'on se réfère à la cladogenèse, ceci est un résultat remarquable, car non seulement la partition permet à une population de supporter un polymorphisme potentiellement infini mais, de plus, (3.13) montre qu'une augmentation concomitante de la variabilité enclenche *ipso facto* le processus d'isolement reproductif par diminution des flux d'échanges alléliques.

4. Conclusions

Le champ d'application de la méthode des partitions porte sur des systèmes dont on admet

- (a) la cohérence *a priori*,
- (b) l'isomorphisme de la dynamique des sous-systèmes (parties).

Nous avons développé cette réflexion dans le cadre de la dynamique évolutive des populations où les deux conditions ci-dessus sont remplies, mais de nombreuses autres applications sont possibles.

Par exemple, un tissu cellulaire présente une cohérence *a priori* qui est justement de former un tissu. L'isomorphisme de la dynamique de chacune des cellules est parfaitement défendable, pensons-nous. L'interprétation « informationnelle » de $\alpha_i \Psi_T$ pourrait être très fructueuse dans l'interprétation de la régulation tissulaire; les systèmes partitionnés couplés avec l'espace pourraient fournir une représentation de la partition en *aires*, comme dans le tissu nerveux cortical. Les sociétés d'insectes présentent aussi ces caractéristiques. Une fourmière est cohérente *a priori* et l'on peut postuler l'isomorphisme des comportements des individus, au moins au sein d'une caste, etc.

Les principaux résultats que nous pensons avoir mis en évidence montrent que la représentation d'un système sous forme d'une partition permet à celui-ci de supporter un important *polymorphisme* (de nombreuses sous-populations) tout en conservant sa stabilité globale et donc sa cohérence.

Nous pouvons voir ainsi se développer des sous-populations coopératives qui se maintiennent de manière stable, indépendamment de leur fréquence;

mais aussi, nous pouvons introduire des interactions compétitives qui, tout en conservant la stabilité globale, peuvent présenter des bifurcations locales, lesquelles, grâce à un effet de « pool », entraînent des remaniements profonds dans la distribution des fréquences des sous-populations.

Un phénomène naturel particulièrement intéressant qui requiert ce type de situation est celui de la *spéciation*. « La spéciation, c'est la formation des espèces considérées comme des ensembles de populations naturelles conspécifiques, interfécondes, mais reproductivement isolées des autres formes vivantes [Mayr, 1974]; elle revient donc à établir une barrière reproductive. L'hybridation restera possible tant que la spéciation ne sera pas terminée, c'est-à-dire tant que l'isolement reproductif ne sera pas complet. Il faut remarquer que la spéciation ainsi définie ne se réfère pas à la divergence morphologique » [Devilleers et Mahé, 1980]. Dans notre formalisme, isolement reproductif signifie annulation du flux d'échanges alléliques. Mais ce qui nous paraît intéressant réside dans une des deux principales modalités de spéciation : la cladogenèse. Toujours d'après Devilleers et Mahé, « la cladogenèse a pour origine la différenciation anagénétique ⁵ de sous-espèces à l'intérieur d'une espèce, sous-espèces qui évoluent en espèces reproductivement séparées. Ce processus implique l'apparition de mécanismes d'isolement reproductif qui diminuent l'échange de gènes avec les groupes en cours de différenciation, puis l'empêchent totalement ». Une des conditions minimales pour qu'un phénomène de cladogenèse soit possible est la coexistence à long terme (de l'ordre de la durée géologique) de plusieurs sous-populations simultanées. De notre point de vue, nous dirions qu'il s'agit, au cours du temps, de l'établissement d'une partition spontanée, avec, alors, une variation du nombre de sous-populations, c'est-à-dire que $\partial_t M \neq 0$; $M > 1$.

Tant que les contraintes de la partition sont respectées, l'apparition d'un polymorphisme, même important, resterait sans conséquences dramatiques sur la stabilité globale. En d'autres termes, la cohérence *a priori* de la population serait respectée au cours du temps, même si, comme nous l'avons vu, certaines sous-populations peuvent devenir compétitives.

Une simulation avec $\partial_t M > 0$ (fig. 3) montre comment on peut représenter le début de la cladogenèse (on passe ici de $M=2$ à $M=3$, $\partial_t M > 0$ « mesure » la différenciation anagénétique, sans hypothèse quant à son mécanisme). On remarque sur le schéma (flèches) l'effet dynamique de « pool » qui résulte de l'existence du champ global, Ψ_T .

5. L'anagenèse est l'autre modalité principale de spéciation : « transformation dans le temps d'une espèce en une autre ».

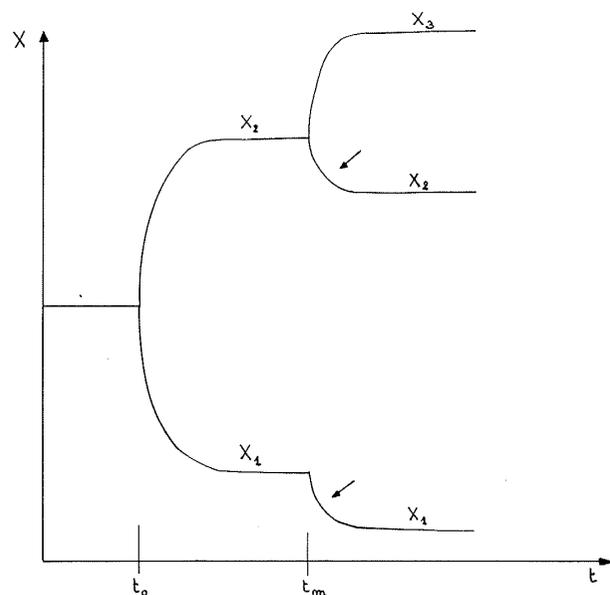


Figure 3. On suppose qu'au départ d'une population homogène s'établit une partition à $M=2$ durant l'intervalle de temps t_0 à t_m . A t_m , une « mutation » de X_2 donne naissance à une troisième sous-population (X_3). L'effet dynamique de « pool » se manifeste par une perturbation des branches X_2 , dont X_3 est issu, mais aussi de X_1 . Ce phénomène ne se produirait pas si les sous-populations étaient indépendantes. Remarque : la branche X_3 , pour laquelle $X_3(t_m) \approx 0$, a subi une translation selon l'axe des X de manière à faire coïncider $X_2(t_m)$ avec $X_3(t_m)$ et montrer la « filiation » des deux sous-espèces. Il ne s'agit pas d'une bifurcation. Simulation effectuée dans les conditions du cas « ISO », pour tout M et à effectif global constant ($a=1$, $b=1,5$, $c=.5$).

Cependant, lorsque la spéciation est achevée, par définition nous avons à faire non plus à une population cohérente d'espèces différentes (ce qui serait contradictoire avec toutes les définitions) mais à plusieurs populations distinctes, chacune cohérente. L'achèvement de la cladogenèse entraîne donc la perte de la cohérence de la population initiale. Pour nous, cette perte de la cohérence signifie la violation des contraintes de la partition. Dès lors, la stabilité globale n'est plus garantie (et, *a fortiori*, la stabilité locale) et des bouleversements importants deviennent possibles, dépendant essentiellement de la dynamique du système plutôt que du champ global. Nous avons montré que, même avec notre modèle simple, la violation des contraintes de cohérence pouvait transformer deux sous-populations compétitives en deux « espèces » qui exhibent un comportement oscillant, de type Volterra-Lotka, servant

usuellement à décrire des interactions interspécifiques du genre prédateur/proie. Cependant, les mécanismes permettant la violation des contraintes ne sont pas clairs encore. Nous pensons cependant que la mise en péril de la stabilité globale (bifurcation globale, par exemple), qui met fin à la cohérence d'une population, se révélera un outil efficace pour la représentation théorique de la spéciation. Nous disposons, dès maintenant, sur un plan théorique, de deux modes distincts possibles pour la transformation des populations; tous deux sont articulés sur un même concept de base : la bifurcation. La bifurcation locale interviendrait alors assez tôt dans la cladogenèse, tandis que la bifurcation globale pourrait achever la spéciation. A ces deux modes dynamiques pourraient correspondre deux régimes évolutifs : l'un que nous supposons lent et peu spectaculaire, mais constamment actif (mode « local »); l'autre, plus rapide et plus bouleversant, dont les conditions « naturelles » d'occurrence restent encore à éclaircir (mode « global »). Mais dans l'un et l'autre cas, selon notre perspective, on est loin de la description de populations passives, subissant avec placidité et une infinie plasticité, l'action du monde extérieur et des mutations. De notre point de vue, il y a interaction entre la dynamique propre du système et l'action (aléatoire ou déterministe) des facteurs externes : la population « participe » activement, en quelque sorte, à sa propre évolution.

Bibliographie

- P. M. ALLEN, Darwinian evolution and a predator-prey ecology, *Bull. Math. Biol.*, 37, 1975, p. 389.
- P. M. ALLEN, Evolution, population dynamics, and stability, *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.A.*, vol. 73, 3, 1976, p. 665.
- P. M. ALLEN et W. EBELING, Evolution and the stochastic description of simple ecosystems, *BioSystems*, 16, 1983, p. 113.
- F. J. AYALA, *Biologie moléculaire et évolution*, Masson et Cie, 1982.
- R. BECKERS, J.-L. DENEUBOURG et J.-M. PASTEELS, *Le recrutement de masse : un exemple de communication trop efficace?* (à paraître).
- D. A. BELL, *Information theory*. Pitman and Sons, 1953.
- L. S. BERG, *Nomogenesis or evolution determined by Law*, The M.I.T. Press, 1969.
- D. BUICAN, *Histoire de la génétique et de l'évolutionnisme en France*, Presses Universitaires de France, 1984.
- J. F. CROW, *Basic concepts in population, quantitative and evolutionary genetics*, Freeman and Cie, 1986.
- R. L. CZAPLEWSKI, A methodology for evaluation of parent-mutant competition using a generalized non-linear ecosystem model, *J. Theor. Biol.*, 40, 1973, p. 429.

- J. E. DARNEL et W. F. DOOLITTLE, *Speculation on the early course of evolution*, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 83, 1986, p. 1271-1275.
- C. DEVILLERS et J. MAHÉ, *Mécanismes de l'évolution animale*, Masson, 1980.
- D. DURAND, *La systématique*, Presses Universitaires de France, 1971.
- J. EUGÈNE, *Aspects de la théorie générale des systèmes*, Maloine, 1981.
- J. GÉNÈRMONT, *Les mécanismes de l'Évolution*, Dunod, 1979.
- P. GLANSDORFF et I. PRIGOGINE, *Structure, stabilité et fluctuations*, Masson, 1971.
- G. GOLDING, *Le procès du singe*, Éditions Complexe, 1982.
- S. J. GOULD, *Le pouce du Panda*, Grasset, 1980.
- P.-P. GRASSÉ, *L'Évolution du Vivant*, Albin-Michel, 1973.
- A. GUÉTROU, *Théorie de l'information*, École Supérieure d'Electricité, n° 2271, Imp. SINED, Boulogne, 1972.
- J.-B. LAMARCK, *Philosophie zoologique*, 1809, *Impression anastaltique : Culture et Civilisation*, 1983, Bruxelles.
- J.-M. LEGAY et D. DEBOUZIE, *Introduction à une biologie des populations*, Masson, 1985.
- E. MAYR, *Populations, Espèces et Évolution*, Hermann, 1974.
- T. NAGYLAKI et J. F. CROW, Continuous selection models, *J. Theoret. Population Biol.*, 5, 1974, p. 257.
- G. NICOLIS et I. PRIGOGINE, *Self organization in nonequilibrium systems*, Wiley and Sons, 1977.
- A. PAPOULIS, *Probability, random variables and stochastic process*, Mac Graw Hill, 1986.
- J.-M. PASTEELS, J.-L. DENEUBOURG et S. GOSS, Transmission and amplification on information in a changing environment: the case of insect societies, in *Law of Nature and Human conduct*, I. PRIGOGINE and M. SANGLIER eds., G.O.R.D.E.S., Bruxelles, 1987, p. 129.
- J. REMANE, Histoire des théories de l'Évolution : importance d'une approche systématique, in *La révolution des systèmes*, DelVal, 1988.
- J. RICHALET, A. RAULT et R. POULIQUEN, *Identification des processus par la méthode du modèle*, Gordon and Breach, 1971.
- J. RUFFIÉ, *Traité du Vivant*, Fayard, 1982.
- J. M. SMITH, *The theory of evolution*, Penguin Book. (1979).
- P. THUILLIER, *Darwin et Cie*, Éditions Complexe, 1981.
- H. VENTSEL, *Théorie des Probabilités*, Éditions MIR, Moscou, 1973.
- L. VON BERTALANFFY, *Théorie générale des systèmes*, Dunod, 1973.
- P. WALTMAN, Competition models in population biology, *Society for Industrial and Applied Mathematics*, 1983.

Archives

SYSTÈMES, MODÈLES, PRÉVISIONS

J.-L. DESTOUCHES

Docteur ès sciences en 1933 et en philosophie en 1938, Jean-Louis Destouches enseigna à l'Institut d'Histoire des sciences, au Collège de France, à l'Université de Paris-VI et à l'École centrale des Arts et Manufactures.

Élève et collaborateur de Louis de Broglie, il montre dès 1933 que les schémas des diverses théories quantiques se ramènent au schéma d'une mécanique ponctuelle dans un espace abstrait, puis établit des théorèmes sur les systèmes de corpuscules en Mécanique ondulatoire (centre de gravité, liaisons, mouvements relatifs), et parvient à une Théorie générale des prévisions (dont le formalisme de la Mécanique ondulatoire, entre autres, est un cas particulier). Sa théorie fonctionnelle (1952) (chaque corpuscule est représenté par une fonction de l'espace et du temps) lui permet de décrire des systèmes en relativité, et, par les champs qui sont associés aux particules, l'électromagnétisme et la gravitation. Elle lui fournit en 1978 une solution pour le paradoxe d'Einstein-Podolsky-Rosen.

On peut dire que Jean-Louis Destouches s'est toujours intéressé à la théorie des systèmes prise en un sens suffisamment large pour y inclure l'aspect quantique, généralement ignoré. Il avait exposé ses points de vue sur la théorie des systèmes dans des conférences et dans des articles tels que : « Basic concepts of systems theory », *Cybernetics and Systems*, vol. 2, n° 3, 1980, où il reprend ses travaux antérieurs, souvent liés à ceux de Paulette Février.

Il appelait de ses vœux une théorie générale des systèmes utilisable en physique, biologie, économie... Pour lui, un système doit être, même de façon approchée, identifiable, permanent, reconnaissable au cours de l'écoulement du temps, autonome au sein de son environnement. Une première approximation consiste à considérer un système comme isolé; une seconde approximation fait intervenir l'influence de l'environnement; une troisième implique leurs actions réciproques sans tenir compte d'une évolution des constantes caractéristiques