

Revue Internationale de

ISSN 0980-1472

systemique

Vol. 10, N° 4, 1996

afcet

DUNOD

AFSCET

Revue Internationale de
systemique

Revue
Internationale
de Sytémique

volume 10, numéro 4, pages 393 - 414, 1996

Partition génétique d'une population
et distributions spatiales

Jacques Thierie

Numérisation Afscet, août 2017.



Creative Commons

- M. HEIDEGGER, *Les problèmes fondamentaux de la phénoménologie*, Paris, Ed. française Gallimard, 1985.
- M. HEIDEGGER, *Être et Temps*, Paris, Ed. française Gallimard, 1986.
- E. KANT, *Critique de la raison pure*, Paris, Ed. française P.U.F., 1990.
- H. KITANO, *Challenges of Massive Parallelism, 13th International Joint Conference on Artificial Intelligence, IJCAI (Chambéry)*, Ed. Morgan Kaufmann Publishers Inc., Californie, Vol. 1, pp. 813-834, 1993.
- J.-L. LEMOIGNE, *Les épistémologies constructivistes*, coll. Que sais-je, Paris, Ed. P.U.F., 1995.
- M. LIU *et coll.*, La recherche-action, in *Revue Internationale de Systémique*, Vol. 6, n° 4, Paris, Ed. Dunod, 1992.
- J. W. LENGELER, La nage des bactéries, in *La Recherche*, n° 217, janvier 1990.
- K. LORENZ, *Les fondements de l'éthologie*, Paris, Ed. française Flammarion, 1984.
- J. LORIGNY, *Théorie des questionnaires et reconnaissance des intitulés*, Paris, INSEE, 1980.
- J. LORIGNY, *Les systèmes autonomes, relation aléatoire et sciences de l'esprit*, Coll. AFCET-Systèmes, Paris, Ed. Dunod, 1992.
- J. LORIGNY, Déterminisme et systèmes autonomes, *Congrès AFCET 93*, Systémique et cognition, Versailles, 1993.
- J. LORIGNY, *Méta-physique de l'autodétermination, Arbre Quid et Science de l'intelligence*, Lyon-Limonest, L'interdisciplinaire, à paraître en Septembre 1996.
- J. PIAGET, *Le possible et le nécessaire*, Paris, Ed. P.U.F., 1981.
- J. PIAGET, *Biologie et connaissance*, Lausanne, Ed. Gallimard, 1967, Ed. Delachaux et Niestlé, 1992.
- C. F. PICARD, *Graphes et Questionnaires*, Paris, Ed. Gauthier-Villars, 1972.
- A. ROSENBLUETH, N. WIENER et J. BIGELOW, Behavior, Purpose and Teleology, in *Philosophy of Science*, tome X, pp. 18-24, 1943.
- J.-P. SARTRE, *Critique de la Raison dialectique* (2 tomes), Paris, Ed. Gallimard, 2° éd., 1985.
- S. SERGUEIEV, *Tout sur le cerveau*, Moscou, Ed. de Moscou, 1974.
- L. SEVE, *Marxisme et théorie de la personnalité*, Paris, Ed. sociales, 3° éd., 1974.
- C. E. SHANNON, A mathematical theory of communications, *Bell. Syst. Tech. J.*, 27, pp. 379-423, pp. 623-656, 1948.
- R. THOM, *Apologie du logos*, Paris, Ed. Hachette, 1990.
- R. VALLÉE, Sur deux classes d'opérateurs d'observation, *C. R. Ac. Sci.*, Paris, Vol. 233, pp. 1350-1351, 1951.
- R. VALLÉE, Le paradigme du transfert inverse, in *Actes du Congrès Européen de Systémique*, 1, pp. 277-282, AFCET, Paris, 1989.
- R. VALLÉE, *Cognition et Système, Essai d'épistémopraxéologie*, Lyon-Limonest, Ed. L'interdisciplinaire, 1995.
- F. J. VARÉLA, *Autonomie et connaissance*, Paris, Ed. Seuil, 1989.
- P. VENDRYÈS, *Vie et Probabilité*, Paris, Ed. Albin Michel, 1942.
- P. VENDRYÈS, *Vers la théorie de l'homme*, Paris, Ed. P.U.F., 1973.
- P. VENDRYÈS, *L'autonomie du Vivant*, Paris, Ed. Maloine, 1981.

PARTITION GÉNÉTIQUE D'UNE POPULATION ET DISTRIBUTIONS SPATIALES

Jacques THIERIE ¹

Résumé

La méthode des partitions permet de découper un système en sous-systèmes spécifiquement corrélés et de suivre les comportements dynamiques du tout et des parties. Nous appliquons cette méthode à une population d'organismes se reproduisant d'une manière sexuée. La population est décrite en terme de fréquences des allèles (niveau génétique), pour lesquelles nous dérivons un modèle mathématique général, le modèle allélique. Nous montrons alors comment cette partition peut s'appliquer à la distribution spatiale des allèles au sein d'une population unique. Deux exemples concrets sont ensuite examinés, qui montrent un bon agrément entre les valeurs expérimentales et théoriques.

Abstract

The partition method allows us to cut up a system into specifically correlated subsystems and to study the dynamic behaviors of the whole and the parts. We apply this method to a population of organisms that reproduce in a sexual way. The population is described thanks to allelic frequencies (at a genetic level), by use of a general mathematical model we constructed: the allelic model. We show how this partition can be used in order to take the spatial allelic distribution within a single population into account. We describe two real case studies, showing good agreement between experimental and theoretical data.

1. Université Libre de Bruxelles, Unité de Physiologie et Écologie microbienne, a.s. Institut Pasteur, rue Engeland 642, 1180 Bruxelles, Belgique.

I. INTRODUCTION

Dans la grande majorité des cas, un système est obtenu par une méthode que l'on pourrait qualifier « d'agrégation », qui consiste à isoler d'un environnement, diverses parties considérées comme significatives (*variable d'état*) et de construire les relations entre celles-ci en terme de couplages. La méthode des partitions, au contraire, suppose au préalable, un ensemble d'objets tous identiques (*indiscernables*), formant une population homogène, régie par une loi dynamique globale qui assure la cohérence et la pertinence *a priori* de cet ensemble. La question posée est alors : « Qu'arriverait-il si, au sein de cette population homogène (*niveau de description global*), certains sous-ensembles (*niveau de description local*) acquerraient quelques propriétés dynamiques qui les rendraient faiblement discernables les uns des autres? ». Nous avons montré (Thierie, 1990) que cette partition d'un système dynamique global cohérent en sous-ensembles faiblement discernables possédait, sous certaines conditions, des propriétés générales intéressantes. Parmi celles-ci, la plus marquante est sans doute la propriété de tels systèmes à pouvoir se « réorganiser » spectaculairement au niveau local, sans perte de stabilité ni de cohérence au niveau global, par le biais de bifurcations survenant dans la répartition du flux global d'échange entre les divers sous-ensembles. Cette situation n'est cependant possible que pour des systèmes possédant une dynamique non-linéaire.

Dans l'article précédent, nous avons utilisé cette méthode, de manière très générale, à un problème d'évolution en dynamique des populations : la cladogenèse (ou buissonnement). Ici, nous appliquons la méthode des partitions, de manière beaucoup plus précise, pour expliquer la répartition spatiale de la fréquence de certains allèles (*clines*) au sein d'une population du poisson *Fundulus heteroclitus* et de l'escargot *Cepea nemoralis*.

II. LE MODÈLE ALLÉLIQUE ET SA PARTITION

Le modèle que nous décrivons s'applique aux animaux diploïdes qui se reproduisent par voie sexuée. Ces êtres vivants disposent donc de deux chromosomes appariés provenant de leurs parents. Chaque chromosome peut être considéré comme une collection de portions d'ADN codant significativement pour une fonction (une enzyme, par exemple) ou un caractère (une couleur, etc). Pour simplifier, nous pourrions appeler « gène » une telle portion codante. Chaque gène est localisé de manière spécifique

sur l'ADN (le locus). Dans de nombreux cas, il existe plusieurs « versions » d'un gène codant pour un caractère (par exemple, pour le caractère *couleur*, une version codera pour le jaune, l'autre pour le rose, etc.) : ces différentes versions sont appelées les *allèles* du gène. L'existence de plusieurs allèles permet donc l'apparition d'une variabilité normale au sein d'une population, variabilité qui résulte de leurs différentes combinaisons. Il est donc très « naturel » d'aborder certains aspects de la génétique et de l'évolution des populations par une description à un niveau allélique.

II.1. La loi globale

Soit une population formée d'un ensemble d'individus possédant M allèles autosomiques au locus X . Soit X_i le nombre d'allèles i pour ce locus et N_{ij} le nombre de génotypes ordonnés du type $X_i X_j$. La fréquence d'un génotype au sein de la population est alors donné par :

$$f_{ij} = \frac{N_{ij}}{N} \quad (2.1)$$

Soit maintenant :

K le nombre d'accouplements par unité de temps,

$P_{ik,lj}$ la fraction d'accouplements entre les génotypes $X_i X_k$ et $X_l X_j$,

$\tilde{a}_{ik,lj}$ le nombre de descendants d'une seule union $X_i X_k \times X_l X_j$.

La variation de N_{ij} avec le temps, τ , est alors donnée par (Waltman, 1983) :

$$\frac{dN_{ij}}{d\tau} = K \sum_{k,l} P_{ik,lj} \cdot \tilde{a}_{ik,lj} \quad (2.2)$$

L'équation (2.2) est la loi générale décrivant l'évolution temporelle du nombre de génotypes N_{ij} au sein de la population.

II.1.1. Cas non discernable

Si (2.2) est vraie pour des génotypes différents (discernables), elle doit l'être aussi pour des génotypes non discernables, et donc :

$$\tilde{a}_{ik,lj} = \tilde{a}; \quad \forall i, j, k, l \quad (2.3)$$

D'autre part, dans le cas non discernable, la fraction d'accouplements doit être égale à l'unité et :

$$P_{ij,kl} = 1 \quad (2.4)$$

II.1.2. *Forme explicite pour K*

Pour le cas non discernable, l'hypothèse panmictique est la seule raisonnable; le nombre maximal d'accouplements potentiels est alors :

$$C_N^2 = \frac{N!}{2(N-2)!} \approx \frac{N^2}{2}$$

si N est grand assez. Nous admettons que le nombre d'accouplements par unité de temps peut être mis sous la forme :

$$K = \beta(N, \tau) \cdot \frac{N^2}{2} \quad (2.5)$$

II.1.3. *Loi d'évolution pour les génotypes non discernables*

En utilisant les équations (2.2), (2.3) et (2.5), (2.2) prend la forme :

$$d_\tau N = \frac{\beta(N, \tau)}{2} \cdot \tilde{a} \cdot A \cdot N^2 \quad (2.6)$$

où A est une constante introduite par la sommation sur les différents génotypes. (2.6) est alors la vitesse de production des génotypes indiscernables, N . Nous introduisons maintenant une simplification importante, à savoir que

$$A \cdot \beta(N, \tau) \cdot \tilde{a} = cste = a > 0 \quad (2.7)$$

et (2.6) devient :

$$d_\tau N = \frac{a}{2} \cdot N^2 \quad (2.8)$$

II.1.4. *Loi d'évolution pour les allèles non discernables*

Pour des individus diploïdes, le nombre d'allèles est simplement le double de celui des génotypes :

$$d_\tau N = a N^2 \quad (2.9)$$

Afin d'obtenir une variable sans dimension, nous divisons les deux membres de cette équation par un nombre constant d'individus, N_F , et nous effectuons un changement d'échelle de temps, $t = N_F \cdot \tau$, de sorte que

$$d_t n = a n^2 \quad (2.10)$$

où $n = N/N_F$. (Il faut noter que, désormais, le nombre d'allèles n'est plus un entier.)

Soit alors le bilan total :

$$d_t n = a n^2 - b n + \Phi(\cdot)$$

où :

- $-bn$ est un terme classique de sortie (voir, par ex. Nicolis & Prigogine, 1977) qui reflète la perte d'allèles au sein de la population (mort, migrations,...). Le terme b , constant, est strictement positif : $b > 0$;

- $+\Phi(\cdot)$ est un terme complexe d'entrée qui sert de source aux allèles. Il prend en compte les sources externes (nutriments, facteurs limitants,...) et les sources internes (mutations, absence de facteurs léthaux, facteurs de régulation, etc.). En bref, $\Phi(\cdot)$ est une mesure de la possibilité de synthétiser un allèle.

Nous cherchons d'abord à développer un modèle minimal. Dans ce sens, nous cherchons une fonction test pour $\Phi(\cdot)$ avec les propriétés suivantes :

1. Φ dépend seulement de n : $\Phi(\cdot) \equiv \Phi(n)$;
2. $\Phi(n) = 0$ si $n = 0$; nous choisissons : $\Phi(n) = n \cdot \Phi'(n)$;
3. Finalement, nous imposons que $n(t)$ possède une seule solution stable pour tout t .

Ces trois conditions sont parfaitement satisfaites par la fonction suivante (notée $\Phi_0(n)$) :

$$\Phi_0(n) = n(b_0 - a_0 n)$$

avec les conditions $a_0 > 0$ et $b_0 > 0$. De plus, $\Phi_0(n)$ est strictement positive ssi

$$\frac{a}{b} < \frac{a_0}{b_0}$$

Finalement, la loi globale qui décrit l'évolution temporelle du nombre d'allèles est donnée par

$$d_t n = a n^2 - b n + n(b_0 - a_0 n) \quad (2.11)$$

Il est aisé de voir que (2.11) a la forme d'une équation logistique. Toutefois, celle-ci ne peut plus s'interpréter de manière usuelle : les deux premiers termes du membre de droite de (2.11) sont construits de manière rigoureuse sur la base des étapes élémentaires de la reproduction et de la sortie, alors que le troisième n'est autre qu'une forme empirique, agissant sur les entrées, et qui fournit un comportement simple et continu au système. Pour cette raison, les deux différentes contributions devront être traitées différemment par la suite.

II.2. Les lois locales

La loi globale décrit la variation dans le temps d'un allèle isolé unique au locus X au sein d'une population unique. Supposons maintenant, indépendamment de *comment* cela a pu se produire, que M différents allèles puissent exister sur ce même locus. Soit alors X_i ($i = 1, 2, \dots, M$) le nombre d'allèles i . En appliquant la méthode des partitions :

$$\sum_{i=1}^M X_i = n \quad (2.12)$$

Cette relation est certainement valide pour des allèles isolés au sein d'une même population. En utilisant les équations (2.5) et (2.12) et en appliquant ces relations à la partie non empirique de (2.11), il vient :

$$\sum_i d_t X_i = a \left(\sum_i X_i \right)^2 - b \sum_i X_i + \Phi_0(n).$$

En appliquant le principe d'isomorphisme (Thierie, 1990), on peut distribuer chaque terme du membre de gauche pour obtenir les lois locales suivantes :

$$d_t X_i = a_i X_i^2 - b_i X_i + \gamma_i \Phi_0(n) + \alpha_i \sum_{j,k} X_k X_j; \quad \forall i \quad (2.13)$$

où $\gamma_i \Phi_0(n)$ exprime la dépendance *allométrique* de chaque allèle par rapport aux entrées. Le dernier terme de cette relation est la somme sur les $M(M-1)/2$ 2-uples ordonnés $X_k X_j$ pour k, j variant de 1 à M . Par construction, tous les termes de couplage sont isomorphes et nous pouvons définir

$$\Psi_T \doteq \sum_{j,k} X_k X_j \quad (2.14)$$

et (2.13) devient

$$d_t X_i = a_i X_i^2 - b_i X_i + \gamma_i \Phi_0(n) + \alpha_i \Psi_T; \quad \forall i \quad (2.15)$$

Ψ_T représente comme un *champ allélique global* dans lequel chaque allèle serait immergé. Effectivement, ce terme reflète le rôle de la population entière (niveau global) sur chaque classe de la partition (niveau local). Nous l'appellerons le flux *allélique global d'échange*. Le seul terme spécifique, au niveau du couplage est α_i que nous nommerons *sensibilité* de l'allèle i au flux allélique global d'échange. Tous les autres termes conservent la même signification qu'au niveau global.

On pourrait argumenter que l'impact de la population entière n'agit pas au niveau de l'allèle mais au niveau du génotype (c'est-à-dire, du couple $X_i X_j$). Mais c'est bien ce qu'exprime notre formalisme dans le fait que le flux Ψ_T représente bien la combinaison de tous les allèles, qui inclut aussi le couple $X_i X_j$. La différence réside dans le fait de représenter le *poids* de l'influence du couple $X_i X_j$ par rapport à X_i . Notre hypothèse de base, ici, est que la sensibilité α_i est suffisante pour décrire le phénomène. Une représentation plus ou moins adéquate de la représentation niveau global/niveau local des allèles via le flux allélique global d'échange est donnée par la figure 1.

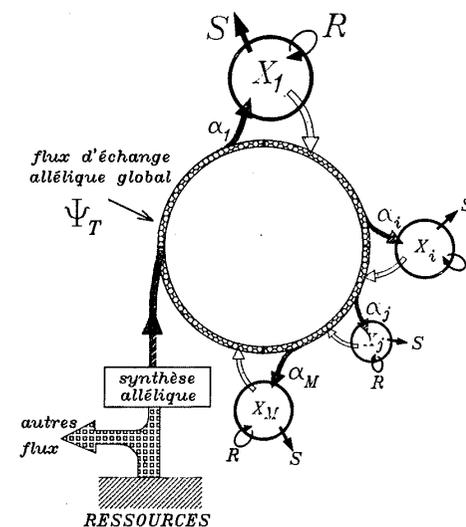


Figure 1. Représentation schématique de la partition allélique.

Notre intention, ici, est de mettre en évidence le rôle prédominant du flux allélique global d'échange (ou flux global) sur les autres mécanismes possibles. Dès lors, nous postulons qu'il n'y a pas de différences significatives entre les constantes d'« autoreproduction », ni pour celles concernant les sorties et :

$$a_i \approx a > 0; \quad b_i \approx b > 0; \quad \forall i.$$

De cette manière, le comportement de chaque allèle différera quantitativement des autres surtout par le terme complexe d'entrée, $\gamma_i \Phi_0(n)$, et par sa sensibilité au flux global, α_i . L'équation (2.15) se réduit à :

$$d_i X_i = a X_i^2 - b X_i + \gamma_i \Phi_0(n) + \alpha_i \Psi_T; \quad \forall i \quad (2.16)$$

Il est clair que, pour satisfaire les conditions d'isomorphisme (Thierie, 1990), les contraintes suivantes sont nécessaires :

$$\sum_i \gamma_i = 1 \quad (2.17)$$

$$\sum_i \alpha_i = 2a \quad (2.18)$$

La relation (2.17) reflète la compétition pour les ressources. De plus, pour maintenir localement la même signification physique qu'au niveau global, on doit avoir :

$$\gamma_i \Phi_0(n) \geq 0; \quad \forall i$$

Au contraire, la notion de sensibilité n'apparaît pas au niveau global et aucune contrainte ne s'impose sur les α_i , de sorte que théoriquement du moins :

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

Les changements de signe de la sensibilité peuvent être interprétés en terme de couplage :

- $\alpha_i > 0$ décrivant un couplage *coopératif*;
- $\alpha_i < 0$ décrivant un couplage *compétitif*;
- $\alpha_i = 0$ correspondant au cas spécial où la sous-population est *indépendante*; noter que, dans ce cas, cette sous-population est complètement isomorphe à la population globale.

II.3. États stationnaires

II.3.1. État stationnaire global

À l'état stationnaire, les dérivées s'annulent, les flux et les variables sont alors constants. L'état stationnaire (valeur surlignée) correspondant à l'équation (2.11) est alors :

$$\bar{n} = \frac{b - b_0}{a - a_0} \quad (2.19)$$

qui est positif et stable pour les valeurs des paramètres données précédemment. Tous les flux sont constants et nous avons :

$$\gamma_i \Phi_0(\bar{n}) = cte = c_i \geq 0$$

avec

$$\sum_i c_i = \Phi_0(\bar{n}).$$

II.3.2. États stationnaires locaux

À cause des termes de couplage, les états stationnaires locaux ne sont pas aussi simples. Utilisant la relation (2.16), il vient :

$$\bar{X}_i = \frac{b - \sqrt{\Delta_i}}{2a} \quad (2.20)$$

avec

$$\Delta_i = b^2 - 4a(c_i + \alpha_i \bar{\Psi}_T) \quad (2.21)$$

On constate que les états stationnaires locaux ne dépendent pas seulement des paramètres structuraux du modèle (a, b, c_i, \dots) mais aussi d'une fonction complexe dépendant de toutes les variables: le flux global, $\bar{\Psi}_T$. Chaque sous-population est alors gouvernée par un *terme global*, reflétant le fait que la cohérence de l'ensemble est conservée et que toutes les sous-populations se comportent comme un tout : une population unique.

La solution complète du problème requiert donc une relation supplémentaire, fixant la valeur du flux global. En sommant sur toutes les solutions stationnaires locales, il vient

$$\Lambda(\bar{\Psi}_T) = 2a\bar{n} - Mb + \sum_{i=1}^M \sqrt{\Delta_i} = 0 \quad (2.22)$$

Une propriété très intéressante de cette équation est que, dans certains cas particuliers, elle admet plus d'une solution, dépendant de la sensibilité de chaque sous-population au flux global. Nous avons montré, en particulier, qu'il existe un *point de bifurcation* qui divise le domaine des sensibilités en deux parties : l'une étant caractérisée par un champ global non nul stable, où toutes les sous-populations sont présentes ; l'autre, caractérisée par un champ global nul stable, qui conduit à l'éradication de toutes les sous-populations à l'exception d'une seule. Des réorganisations considérables dans la fréquence

des sous-populations sont ainsi possibles en fonction de la sensibilité des allèles au flux global d'échange allélique entre sous-populations.

Les sensibilités peuvent être variables dans le temps, conduisant ainsi à un changement permanent dans la fréquence des allèles au cours du temps. Cependant, elles peuvent aussi dépendre de l'espace et dans ce cas, le modèle peut être utilisé pour décrire la distribution spatiale de la fréquence des allèles, c'est-à-dire, conduire à l'interprétation de clines et, particulièrement, de clines pentus (où la variation spatiale est très brutale, localement).

III. DISTRIBUTION SPATIALE (CLINES)

III.1. Généralités

Au sein d'une population qui occupe une ère géographique donnée, la répartition des individus est rarement homogène. Que ce soit en terme de phénotypes (caractères apparents) ou de génotypes (caractères génétiques), on observe le plus souvent des variations de ces caractères en fonction de l'espace. La variation d'un (ou de plusieurs) caractère selon une dimension unique de l'espace est désignée sous le nom de *cline*. Selon les espèces étudiées et le caractère unique - *a priori* - de la population, ces clines peuvent s'étendre sur une longueur allant de quelques dizaines de mètres à plusieurs centaines de kilomètres.

Dans la théorie de l'évolution, les clines sont amenés à jouer un rôle important. En effet, une des clefs majeures de cette théorie repose sur la nécessité de l'isolement géographique de sous-populations (voir, par exemple, Mayr, 1974), isolement qui permet des dérives génétiques différentes des sous-groupes isolés, jusqu'à ce qu'un mécanisme, encore mal élucidé, permette l'isolement reproductif des individus et conduise à la définition d'espèces différentes. L'ensemble de ce processus est connu sous le nom de spéciation.

Les mécanismes d'isolement géographique sont parfois évidents, par exemple, lorsqu'il s'agit de « catastrophes » naturelles bien visibles : le meilleur exemple est sans doute celui de la formation d'îles, qui constituent alors des habitats vierges, plus ou moins rapidement colonisés au hasard par diverses espèces venant des continents. Il est clair que ces espèces vont alors se trouver largement isolées du pool génétique du continent et, rapidement, les accouplements se feront presque exclusivement au sein même de la population insulaire, permettant une importante dérive génétique et éventuellement la spéciation. D'autres scénarios sont évidemment possibles, comme la dérive

des continents, les glaciations (à une large échelle) ou, plus localement, l'inondation d'un territoire qui « coupe » une population en deux, etc.

On estime cependant que plusieurs dizaines (centaines?) de millions d'espèces sont apparues depuis l'apparition de la vie sur terre. À l'heure actuelle, on est loin de pouvoir recenser autant de phénomènes d'isolements géographiques simples que l'on connaît d'espèces. Si ce type d'isolement joue sûrement un rôle non négligeable dans l'évolution du vivant, il est cependant peu probable qu'il puisse rendre compte de l'apparition de toutes les espèces, même en se limitant aux espèces recensées. D'autres mécanismes sont donc nécessaires et parmi eux figure l'établissement de clines pentus, faits d'observation courante, qui démontrent l'existence de sous-populations sur une ère géographique unique.

De manière schématique, on explique la formation des clines selon deux grandes classes de concepts :

1. La suppression d'un isolement géographique préalable. Par exemple, l'assèchement d'un bras de mer qui avait, dans le passé, isolé une population unique, permet aux individus de se « remélanger » après une dérive génétique plus ou moins importante ; on retrouve alors une population unique mais fort hétérogène de part et d'autre de l'ancien bras de mer. Ce type d'explication, s'il est parfois observé, souffre du même inconvénient que l'isolement géographique : à savoir une fréquence d'occurrence trop basse par rapport au nombre de clines observés.

2. L'autre mode d'explication repose sur une anisotropie de l'espace ou des migrations. Par exemple, une population se développant sur un terrain inhomogène montrera des variations locales en fonction de ces inhomogénéités ; ou encore, certains individus montreraient des tendances à migrer préférentiellement dans une direction de l'espace, créant de la sorte des déséquilibres dans la répartition homogène des gènes de la population. De tels phénomènes s'observent effectivement et ne sont, en général, pas problématiques lorsqu'il s'agit de l'établissement de clines « doux », c'est-à-dire montrant une variation régulière et monotone. Lorsque l'on tente d'appliquer des explications par anisotropie à des clines pentus (montrant des variations locales très brusques de la pente) on en est réduit à déplacer le problème, c'est-à-dire à chercher cette (quasi) discontinuité dans le terrain lui-même. À nouveau, on est souvent loin de pouvoir observer cette discontinuité et certains auteurs n'hésitent pas à faire intervenir des « discontinuités cachées », entités souvent mystérieuses et destinées à le rester dans un certain nombre de cas.

Tous les mécanismes évoqués ci-dessus ont été réellement observés et peuvent donc servir d'explication à la formation de certains clines. Cependant, il existe un très grand nombre de situations où ces explications ne sont pas applicables. De notre point de vue, il manque (au moins) un concept plus général permettant de rendre compte de ces phénomènes d'inhomogénéités spatiales. Parmi les bons candidats figure sûrement celui de structure dissipative (cf. par exemple Nicolis et Prigogine, 1977). Le concept clé de ce type de structure repose sur le couplage d'une certaine cinétique avec un processus de diffusion dans un système ouvert. Bien que certainement applicable au phénomène de cline, je ne connais pas d'exemple concret traité à ce jour par ce type de méthode. Mais, indépendamment de cela, il existe des clines qui résisteraient à ce formalisme. Nous traiterons plus loin d'un cline pour lequel l'hypothèse de la diffusion est quasiment insoutenable (celui du papillon *F. heteroclitus*); par ailleurs, il semble contradictoire qu'une structure dissipative puisse se développer en « régime turbulent », or des clines s'établissent dans des conditions similaires (voir, par exemple, le cas du papillon *Maniola jurtina* qui semble traverser de manière complètement erratique la « barrière » du cline, mais dont, finalement, la distribution spatiale est quasiment discontinue, Creed *et al.*, 1959).

Notre propos est de montrer que la méthode des partitions appliquée au modèle allélique est susceptible de fournir des explications à l'établissement de clines pentus et/ou dissymétriques même lorsque les conditions spatiales sont très quelconques. Nous pensons que notre méthodologie pourrait revêtir un caractère plus général et moins conjoncturel pour décrire l'établissement de certaines inhomogénéités spatiales au sein des populations d'eucaryotes.

III.2. Types de clines

Pour fixer les idées, nous nous référons à un classement des clines proposé par Powers (Powers, 1986) qui dénombre quatre classes. Précisons que le cline est défini sur une seule dimension de l'espace, notée l , avec $l \in [l_0, l_F]$, symbolisant respectivement l'une et l'autre extrémité du cline.

- **Classe I** : Le cline de classe I correspond à une distribution spatiale continue monotone (croissante ou décroissante), caractérisée par un *axe de symétrie* passant par le milieu de l'intervalle $[l_0, l_F]$ et perpendiculaire à celui-ci;

- **Classe II** : la classe II est continue et monotone mais ne présente *pas d'axe de symétrie* comme pour la classe I;

- **Classe III** : la troisième classe est définie comme étant *non monotone* et présente donc un (ou plusieurs) extremum. Quoique définie par Powers comme ayant des valeurs égales aux extrémités de l'intervalle, nous étendons cette classe aux clines inverses (*reverse clines*; voir Wolda, 1969 ou Creed, 1959), dont la pente peut changer localement de signe, mais qui présentent des formes plus variées;

- **Classe IV** : cette dernière classe correspond à une distribution *uniforme* sur tout l'intervalle (pas d'inhomogénéité spatiale – droite parallèle à l).

III.3. Formalisme

Dans notre formalisme de la partition, l'hypothèse fondamentale qui s'applique à la distribution est la dépendance de la sensibilité allélique spécifique par rapport à l'espace :

$$\alpha_i = F_i(l) \quad (3.1)$$

où F_i est une fonction dépendant d'un facteur causal (responsable de la variation de l'affinité).

Dans ce qui suit, nous n'étudierons que des clines « stables », c'est-à-dire invariants dans le temps ou dont la variation temporelle peut être assimilée à zéro. Ceci, formellement, correspond à l'état *stationnaire* du système.

Afin de tester l'influence prédominante du flux d'échange allélique global sur le phénomène, nous ferons les hypothèses suivantes :

- les processus de diffusion au sein de la population sont négligeables;
- la dépendance de la sensibilité par rapport au facteur causal est linéaire.

Ceci n'implique évidemment pas la linéarité de la dépendance du facteur causal par rapport à l'espace et donc nullement que F_i soit linéaire.

Afin de fixer les idées, considérons le système le plus simple composé de deux allèles; $M = 2$ est évidemment la plus petite valeur pour que la description en terme de partition soit possible.

Définissons la fréquence de l'allèle à l'état stationnaire par :

$$f_i = \frac{\bar{X}_i}{\bar{n}} \quad (3.2)$$

on a évidemment alors que, pour $M = 2$:

$$f_2 = 1 - f_1 \quad (3.3)$$

et

$$\Psi_T = \bar{n}^2 \cdot f_1 (1 - f_1) \quad (3.4)$$

Les états stationnaires sont alors donnés par :

$$f_1 = \frac{b - \alpha_1 \bar{n} - \sqrt{(b - \alpha_1 \bar{n})^2 - 4c_1(a - \alpha_1)}}{2\bar{n}(a - \alpha_1)} \quad (3.5)$$

À titre d'exemple, la figure 2 montre les différents types de clines en f_1 obtenus pour une variation linéaire de la sensibilité α_1 avec l'espace. Les valeurs sur les courbes sont celles de c_1 (les paramètres globaux sont : $a = 1$; $b = 1.5$; $c = .5$).

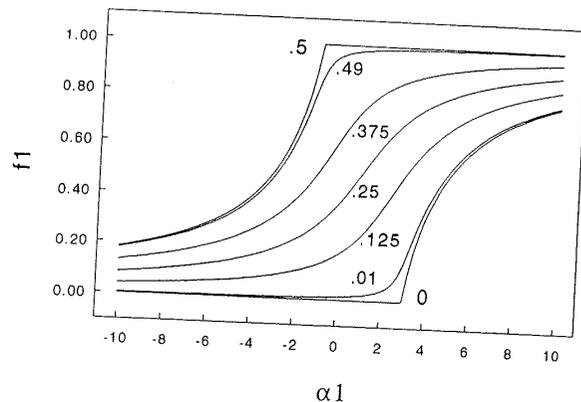


Figure 2. Les différents types de clines pour $M = 2$. La fréquence de l'allèle 1 est portée en fonction de la sensibilité, α_1 , directement proportionnelle à l'espace. (Les valeurs portées sur les courbes représentent l'accès aux ressources, $c_1 \in [0, .5]$.)

L'ensemble des clines obtenus correspondent aux classes I et II de Powers, exceptés pour les cas limites ($c_1 = 0$ et $c_1 = c$), qui sont discontinus et correspondent aux points de bifurcations déjà évoqués à propos de l'équation (2.22). Nous pouvons cependant interpréter et quantifier la forme des clines : les clines de classe I se situent dans la zone où la sensibilité allélique spécifique est faible et pour laquelle l'accès aux ressources est à peu près identique pour les deux allèles ($c_1 \simeq c/2$). À l'inverse, l'asymétrie s'accuse d'autant plus que l'on se rapproche des points de bifurcations. Les clines de classe II correspondent alors, pour un allèle donné, soit à un accès aux ressources favorable ($c_1 \simeq c$), la fréquence de cet allèle est alors très élevée en situation coopérative ($\alpha_1 > 0$) et il se maintient en situation compétitive ($\alpha_1 < 0 \Rightarrow f_1 \neq 0$); soit à un accès aux ressources très défavorable ($c_1 \simeq 0$) et l'allèle disparaît en situation compétitive mais montre des fréquences importantes en situation coopérative. Sur un exemple

concret, la détermination des constantes des ressources, liée à l'asymétrie des clines, permet de quantifier plus finement le type de cline auquel on a affaire et facilite grandement l'interprétation des résultats.

La classe IV de Powers est un cas trivial dans notre système de description, correspondant au cas particulier de l'équation (3.1) :

$$\alpha_i = F_i(l) = cte. \quad \forall l$$

La méthode des partitions permet donc très facilement d'expliquer 3 classes de clines sur 4. Nous reviendrons ultérieurement sur la classe III qui est plus problématique.

Afin de mieux illustrer la méthode, nous envisageons deux exemples concrets, successivement à $M = 2$ et à $M = 3$.

III.4. Applications

III.4.1. $M = 2$ - Ldh-B de *Fundulus heteroclitus*

Fundulus heteroclitus est un petit poisson qui vit sur la côte Est de l'Amérique du Nord. Il a été intensivement étudié à différents points de vue, probablement à cause d'un mode de reproduction très particulier : en effet, ce poisson pond sur les plages, dans la zone intertidale, au-dessus du niveau moyen atteint à marée haute. Dans ces conditions, l'incubation des œufs se déroule largement à l'air libre mais ils éclosent seulement lorsqu'ils sont immergés (DiMichele et Taylor, 1980). On a montré (DiMichele et Taylor, 1981; DiMichele *et al.*, 1986^b; Powers, 1987) que l'éclosion se faisait seulement à condition que l'hypoxie due à une immersion soit suffisamment sévère. Bien que le mécanisme ne soit pas complètement connu, il semble qu'il soit limité par la diffusion de l'oxygène dissous (DiMichele *et al.*, 1986^a). Par ailleurs, l'habitat de *F. heteroclitus* est soumis à un gradient de température le plus élevé au monde, allant d'une valeur moyenne de 5°C, à 45°N de latitude, jusqu'à 25°C à 30°N, ces deux latitudes formant les bornes de l'habitat.

Plus d'une dizaine d'allèles codant pour des fonctions enzymatiques de ce poisson ont été étudiés et leur distribution géographique établie selon un axe nord-sud le long de la côte, ce qui fait de ce poisson un bon candidat pour tester le modèle allélique. Mais il existe une autre raison : selon Powers (Powers *et al.*, 1986), *F. heteroclitus* est l'un des poissons les moins mobiles parmi les espèces marines, avec un taux moyen de migration inférieur à .01 %

par jour ; par ailleurs, Lotrich (Lotrich, 1975) a mis en évidence qu'il existe un continuum spatial entre les individus. Il n'y a donc pas de barrière physique entre les individus et le faible taux migratoire rend fort improbable le rôle de la diffusion comme mécanisme dominant.

Parmi toutes les enzymes étudiées, nous avons choisi de tester le modèle sur la lactate déshydrogénase-B, *Ldh-B*, pour les raisons suivantes :

- ce système enzymatique est très simple, puisque qu'il est formé seulement de deux allèles codominants (*Ldh-B^a* et *Ldh-B^b* ; DiMichele et Powers, 1982 ; DiMichele *et al.*, 1986^a). On peut donc tester le modèle à $M = 2$.

- la lactate déshydrogénase-B joue un rôle important au niveau de l'affinité des érythrocytes pour l'oxygène avec, notamment, une plus grande affinité du génotype *Ldh-B^aB^a* pour l'oxygène dissous que le génotype *Ldh-B^bB^b*. Il est donc probable que cette enzyme soit déterminante dans le mécanisme d'éclosion des œufs.

D'un autre côté, les poissons étant des animaux à sang froid, l'influence de la température extérieure est aussi amenée à jouer un rôle sur l'affinité enzymatique. En étudiant la lactate déshydrogénase-B, on peut donc concevoir deux facteurs causaux : la température et/ou la concentration en oxygène dissous, les deux étant d'ailleurs liés, puisque la solubilité de l'oxygène dans l'eau dépend de la température.

Nous avons donc un double but : étudier les mécanismes de sélection à l'œuvre en étudiant le cline et tester si le modèle allélique permettait de discriminer entre température et oxygène comme facteur causal dominant. Nous avons utilisé une méthode des moindres carrés dans le but de déterminer les coefficients de ressources et la dépendance spatiale de la sensibilité. En l'absence de données expérimentales concernant la population globale, nous avons dû procéder à un « calage » des données et les valeurs obtenues des paramètres ne sont pas des valeurs absolues, mais des valeurs relatives (la méthode est décrite en détail ailleurs : Thierie, 1994). Cette méthodologie a été appliquée successivement avec l'hypothèse « température » et « oxygène » après avoir déterminé leur distribution géographique. Malheureusement, la non-linéarité de la dépendance entre oxygène dissous et latitude est trop faible pour faire ressortir clairement une différence entre les deux hypothèses. Nous dirions qu'elles sont globalement équivalentes, avec une petite préférence pour la température comme meilleur agent causal (plus petite distance de minimisation des moindres carrés).

Le résultat de ces différentes manipulations apparaît sur la figure 3, qui montre le moins bon ajustement, où la sensibilité au champ allélique dépend de l'oxygène dissous.

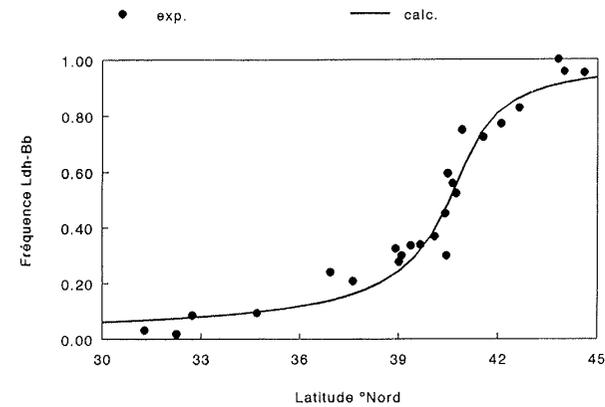


Figure 3. Cline du *Ldh-B^b* chez *Fundulus heteroclitus*. La fréquence de la lactate déshydrogénase *B^b* est portée en fonction de la latitude. (Les cercles représentent les valeurs expérimentales (d'après Powers, 1987), la courbe continue, les fréquences calculées.)

L'accord entre les données expérimentales et calculées est très bon. Il serait trop long de donner ici toutes les interprétations purement biologiques de ces résultats (voir Thierie, 1994) ; signalons cependant que le cline est faiblement asymétrique (coefficient d'asymétrie $c_1/(c/2) \approx 1.4$ au lieu de 1), ce qui en fait bien un cline de classe I, comme proposé par Powers. Cependant, l'asymétrie est suffisante pour déduire que l'allèle *Ldh-B^b* confère un avantage par rapport à l'utilisation des ressources. Il est possible également de discuter, en divers points du cline, comment le rapport utilisation des ressources/sensibilité au flux d'échange allélique favorise tantôt une stratégie, tantôt une autre, mais ceci sort du cadre général de cette présentation.

III.4.2. $M = 3$ – Les couleurs de *Cepea nemoralis*

Par cet exemple, nous tentons brièvement de montrer comment il est possible d'utiliser la méthode des partitions et le modèle allélique pour rendre compte, même grossièrement, des clines de classe III, ou clines inverses, qui présentent localement des changements de signe des pentes.

Nous avons utilisé les données expérimentales de Wolda (Wolda, 1969) qui a observé pendant 12 ans un petit cline de l'escargot *Cepea nemoralis* sur une dune hollandaise, en recensant la distribution des couleurs et du nombre de bandes. Les données brutes sont cependant incomplètes pour

ce qui concerne les couleurs, Wolda ne distinguant que les coquilles jaunes des « rouges ». Nous avons donc dû recalculer la fréquence des allèles codant pour les couleurs rose et brune (répertoriées toutes les deux comme « rouges ») en faisant l'hypothèse d'accouplements panmixtiques. Globalement, la méthodologie utilisée est la même que pour l'exemple de *F. heteroclitus*, avec cependant ici $M = 3$ pour les trois allèles jaune, rose et brun codant pour la couleur.

L'hypothèse fondamentale qui permet de rendre compte de clines inverses dans notre formalisme suppose la perte de l'indépendance des allèles. Jusqu'ici, nous avons en effet considéré que les allèles étaient isolés et que, génétiquement parlant, la présence d'un allèle à un locus donné était indépendante de la nature de l'autre allèle de ce même locus. Dans ce cas, les contraintes sur les sensibilités étaient seulement celles imposées par le processus de partition. Pour expliquer les clines inverses, nous sommes amenés à postuler la perte de cette indépendance, qui s'exprime par une relation supplémentaire au niveau des sensibilités. La forme générale de cette dépendance s'exprimant par :

$$\alpha_i = h_{ik}(\alpha_k)$$

Dans le cas de *C. nemoralis*, nous avons utilisé une relation simple :

$$\alpha_R = \alpha_J^2$$

où R représente l'allèle « rose » et J l'allèle « jaune ».

La figure 4 montre un accord semi-quantitatif entre les données dérivées de Wolda et les distributions de fréquences calculées.

L'écart entre données et calcul se marque particulièrement aux extrémités du cline, ce qui pourrait s'expliquer par des « effets de bords », mais il faut sûrement tenir compte de ce que les résultats ont été obtenus à partir de données concernant les phénotypes et non pas directement par la mesure des fréquences alléliques, comme dans l'exemple précédent. L'allure générale au centre des clines est acceptable, mais il faudra encore d'autres exemples avant de démontrer sans ambiguïté que les clines inverses sont dus à l'action de gènes non isolés. Nous pouvons cependant accepter cette illustration comme probante pour le fait que la méthode des partitions appliquée au modèle allélique permet de rendre compte des quatre classes de Powers, moyennant une hypothèse non exorbitante pour inclure la classe III. La relation quadratique utilisée ici pour caractériser les clines inverses est, à ce stade, largement empirique et mériterait d'être développée plus

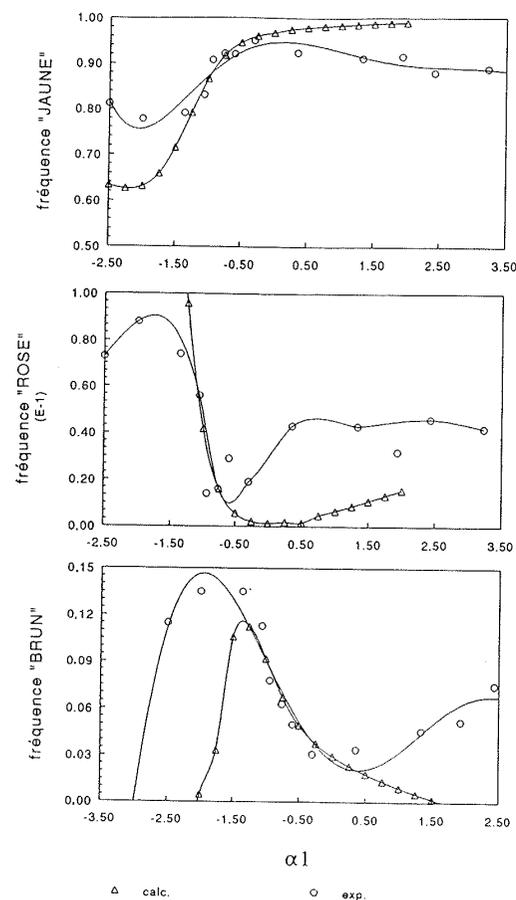


Figure 4. Clines des allèles « couleurs » chez *Cepaea nemoralis*. La fréquence des trois allèles portée en fonction de la sensibilité après « calage » de celle-ci en fonction de l'espace. (Les cercles représentent les valeurs expérimentales (d'après Wolda, 1969), les triangles, les fréquences calculées. Les courbes en traits pleins sont des ajustements ou des splines destinés à marquer l'allure générale des clines.)

rigoureusement. Cependant, le fait de devoir rompre l'isolement du locus pour rendre compte du phénomène nécessite d'inclure d'autres types d'interactions (comme les interactions épistasiques, qui concernent plusieurs locus (Mayr, 1974)) dont la nature et les mécanismes sont encore assez mal connus.

III.5. Discussion

La méthode des partitions est une manière intuitive de traiter des ensembles « d'objets », au départ tous identiques, formant un système cohérent du fait d'un comportement dynamique global, dès que l'on a des raisons de suspecter qu'une certaine discernabilité s'établit entre eux. Le principe d'isomorphisme des opérateurs locaux et global représente sans doute l'hypothèse la plus raisonnable si la discernabilité introduite est supposée laisser invariant le comportement dynamique au niveau global et local. Il y a alors, en quelque sorte, conservation des propriétés dynamiques qualitatives et modification quantitative des comportements au niveau local. Cependant, l'établissement d'une partition d'un système globalement gouverné par une dynamique non-linéaire introduit des contraintes spécifiques non prévisibles *a priori*. L'émergence de ces contraintes, sous forme de couplages entre parties et dont la forme est inhérente à la dynamique globale, est la conséquence inéluctable d'une partition qui s'impose de conserver la cohérence globale du système. Se pose alors le problème de l'interprétation de ces « nouvelles » propriétés : sont-elles des artefacts sans signification liés au formalisme mathématique ou, au contraire, représentent-elles de réelles interactions « cachées », responsables de la cohérence dynamique d'un système d'objets dont la non-discernabilité n'est qu'une première approximation ? Il y a là certes matière à discussion mais, de notre point de vue, cette question n'est pas nouvelle, car elle n'est pas introduite par la méthode des partitions elle-même. Elle s'introduit déjà au niveau global, dès lors que l'on tente une représentation mathématique d'un phénomène réel (physique ou biologique). En d'autres termes, elle se pose dès lors que l'on s'interroge sur la légitimité et sur la nature signifiante d'une loi ou d'un modèle mathématique. Partant de là, la réponse est alors que les termes de couplages émergents ont la même « puissance de signification » que la loi ou le modèle global. Si le mode de représentation est un simple ajustement empirique (polynomial, par exemple), la partition afférente n'aura pas plus de sens que l'ajustement lui-même, c'est-à-dire aucun. Si, au contraire, la description globale est déduite de connaissances antérieures significatives, elle peut prétendre au statut de loi ou de modèle. Dans ce cas, il est inévitable, nous semble-t-il, d'associer à la partition le même niveau de pertinence qu'à la loi ou au modèle lui-même. Ceci, évidemment, ne règle pas la question de la légitimité de la représentation mathématique des phénomènes naturels, mais nous laisserons pour un autre débat cette question épistémologique.

La conséquence générale de l'émergence des couplages découlant d'une partition se traduit par la nécessité *interne*, pour toutes les parties, de s'ajuster

aux changements qui affectent l'une d'entre-elles ou le système global. Mais le mode d'ajustement lui-même n'est pas quelconque : il est déterminé par la dynamique propre du système et pas par la contrainte extérieure : le système (le tout et les parties), s'ajustera d'une manière spécifique à sa dynamique, jusqu'à ce qu'un *autre mécanisme* vienne à rompre sa cohérence et, éventuellement, le lance dans un autre devenir.

En appliquant la méthode des partitions à l'évolution du vivant, la discussion se porte alors sur la pertinence des modèles associés à la dynamique des populations mais aussi, plus fondamentalement, sur la pertinence de la *cohérence* d'une population biologique, indépendamment de sa description mathématique. Il est peu probable, qu'aujourd'hui, la notion même de population puisse être remise en question ; ce niveau de description du vivant est considéré comme un ensemble cohérent « opératoire », alors même que la variabilité des individus au sein de cette population est considérée comme fondamentale pour son évolution. Il y a donc cohérence au niveau global et discernabilité des « objets », deux prérequis à l'application de la méthode des partitions.

Mais alors, la conséquence particulière des couplages émergents nous force à avoir une vision différente des modalités de l'évolution au sein d'une population : celle d'un vivant beaucoup moins passif et beaucoup moins plastique vis-à-vis des contraintes de la sélection ; celle d'une population qui *interagit* de manière spécifique avec son environnement et qui n'y est pas aveuglément soumise, dont les ajustements ne relèvent pas exclusivement d'un répertoire virtuellement infini de mutations aléatoires. La dynamique interne de la population intervient alors de manière cruciale dans le « choix » des solutions (s'il y en a) sous l'action des contraintes extérieures. Dans cette optique, il n'y aura spéciation que si la rupture de cohérence d'une population est associée à la possibilité de maintien d'au moins une fraction de celle-ci.

Références

- E. R. CREED, W. H. DOWDESWELL, E. B. FORD et K. G. Mc WRITER, Evolutionary studies on *Maniola jurtina*: The english mainland, 1956-1957 - Heredity, Lond., 1959, 13, p. 363-391.
- L. DiMICHELE L. et M. H. TAYLOR, The Environmental Control of Hatching in *Fundulus heteroclitus*, *J. Exp. Zool.*, 1980, 214, p. 181-187.
- L. DiMICHELE et M. H. TAYLOR, The Mechanism of Hatching in *Fundulus heteroclitus*: Development and Physiology, *J. Exp. Zool.*, 1981, 217, p. 73-79.
- L. DiMICHELE and D. A. POWERS, *Ldh-B* genotype-specific hatching times of *Fundulus heteroclitus* embryos, *Nature*, 1982, 296, 8 April.

- L. DiMICHELE, D. A. POWERS et J. A. DiMICHELE, Developmental and Physiological Consequences of Genetic Variation at Enzyme Synthesizing Loci in *Fundulus heteroclitus*, *Amer. Zool.*, 1986^a, 26, p. 201-208.
- L. DiMICHELE, D. A. POWERS et M. H. TAYLOR Eds, The Biology of *Fundulus heteroclitus*, *Amer. Zool.*, 1986^b, 26, p. 107-288.
- V. A. LOTRICH, Summer home range and movements of *Fundulus heteroclitus* (Pisces: Cyprinodontidae) in a tidal creek, *Ecology*, 1975, 56, p. 191-198.
- E. MAYR, Populations, espèces et évolution, Hermann, 1974, Paris.
- G. NICOLIS et I. PRIGOGINE, Self-Organization in Nonequilibrium Systems, John Wiley & Sons, 1977.
- D. A. POWERS, I. ROPSON, D. C. BROWN, R. VAN BENEDEN, R. CASHON, L. I. GONZALEZ-VILLASENOR et J. A. DiMICHELE, Genetic Variation in *Fundulus heteroclitus*: Geographic distribution, *Amer. Zool.*, 1986, 26, p. 131-144.
- D. A. POWERS, A multidisciplinary approach to the study of genetics variation within species, Chap. 5 in: New Directions in Ecological Physiology, M. E. FEDER *et al.* Eds., Cambridge University Press, 1987.
- J. THIERIE, Partition d'un système global cohérent en parties faiblement discernables. *Revue Internationale de Systémique*, 1990, 4, n° 4, p. 441-470.
- J. THIERIE, Explaining the spatial distribution of allelic frequencies using the partition method: The lactate dehydrogenase-B morph ration cline in *Fundulus heteroclitus*, 1994 (soumis pour publication).
- P. WALTMAN, Competition Models in Population Biology, Society for Industrial and Applied Mathematics, nombre 45, 1983.
- H. WOLDA, Stability of a steep cline in morph frequencies of the snail *Cepea nemoralis* (L.), *Journal of Animal Ecology*, 1969, 38, p. 623-633.

NOTES DE LECTURE

Cognition et système, essai d'épistémo-praxéologie de Robert Vallée, Lyon-Limonest, 1995, 136 pages, 195 F. L'interdisciplinaire.

Le premier chapitre de cet intéressant ouvrage est consacré aux origines de la théorie des systèmes et de la cybernétique. Partant de Bertalanffy et de McCulloch, Vallée cite les savants les plus importants qui ont joué un rôle dans le développement de ces sciences. Il se trouve dans une excellente position pour le faire car il a eu, durant sa vie, l'occasion de rencontrer nombre d'entre eux. Il connut bien Norbert Wiener et écrivit même un article biographique le concernant. Vallée explique les synergies qui se sont opérées entre la pensée de Wiener et celle de Bertalanffy et qui les menèrent à leurs incursions dans l'étude des systèmes cybernétiques, la théorie de la commande et la science commençante des systèmes. On nous rappelle des auteurs tels que Ashby et Conant aussi bien que Couffignal et Brillouin du côté français. Puis, Vallée introduit les concepts systémiques, les symboles et les équations les plus importantes qu'il utilise dans sa théorie de la cognition. Brièvement Vallée concentre son attention sur les systèmes dynamiques dont l'équation d'évolution peut s'exprimer en termes d'équations différentielles, utilisées dans les années quatre-vingt par Jay Forrester pour constituer sa « dynamique des systèmes ».

Nous consacrerons un temps assez long pour présenter le second chapitre de Vallée. Son contenu se situe au cœur du problème constant à savoir si cette sorte de travail atteint son but, qui est de faire avancer la science de la cognition et la théorie des systèmes, ou s'il est seulement l'occasion pour l'auteur d'un exercice de virtuosité dans l'usage du langage mathématique.

Dans la description de ce qu'il appelle « chaîne observationnelle » (impliquant ce qu'il introduit sous le nom d'« opérateur d'observation »), Vallée pose au début la question suivante : « une image de l'évolution de l'univers peut-elle, en particulier, comporter celle de l'évolution de la partie de l'univers constituée par l'organe perceptif du système ? ». Il ajoute : « Il y a là un problème qui touche à l'autoréférence. L'œil peut-il « dire » : je me vois ? ». Pour répondre à cette question et à d'autres qui lui sont liées, Vallée pose les fondations d'une « théorie générale de l'observation ». Il introduit des définitions pour des expressions telles que : « chaîne décisionnelle » (pour marquer la différence avec la