

Grandes
questions

en

**écologie
&
évolution**

Qu'est-ce que **le vivant ?**

Auteurs : Purificación Lopez-García (ESE), Jean-Michel Drezen (IRBI), Philippe Jarne (CEFE)

Contributeurs : Mart Krupovic (I. Pasteur), Philippe Nghé (CBI-ESPCI), Thomas Lenormand (CEFE), Sylvain Charlat (LBBE), Téléspore Sime-Ngando (LMGE), Adrienne Kish (MCAM), Geneviève Prévost (EDYSAN)

3 PRIORITÉS SCIENTIFIQUES À ABORDER D'ICI 2030

- ▶ Étudier les branches méconnues de l'arbre du vivant et des virus et améliorer les approches phylogénomiques pour inférer les états ancestraux et l'histoire évolutive du vivant
- ▶ Décloisonner l'étude des micro- et macro-organismes pour élaborer une théorie unifiée de l'écologie et de l'évolution de l'ensemble du vivant et développer des outils de modélisation pour comprendre l'émergence des propriétés essentielles du vivant
- ▶ Soutenir la recherche fondamentale en biologie-écologie-évolution sur l'origine de la vie en renforçant l'interdisciplinarité et l'interaction avec les autres instituts

Introduction

Les objectifs de l'atelier comprenaient l'analyse des définitions et propriétés essentielles du vivant, selon différents points de vue, et l'établissement d'une définition opérationnelle qui délimite quand un système chimique devient biologique, avec la possibilité d'aborder toutes les méthodes et modèles, et qui permettent d'appréhender les origines du vivant comme transition évolutive majeure tout en retraçant son (ses) histoire(s).

État des lieux

L'origine de la vie, depuis ses racines chimiques, est à l'origine de l'ensemble de la biodiversité et constitue, pour ainsi dire, l'acte fondateur de la biologie. Pourtant, de manière paradoxale, les biologistes, qui étudient les organismes vivants, c'est-à-dire des unités de vie, évitent le plus souvent de définir la vie. En effet, définir le vivant nécessite d'explorer ce qui le différencie du non-vivant, amenant à quitter le cercle de la biologie et à concevoir ce problème dans une perspective interdisciplinaire, impliquant la chimie ou la physique. Il apparaît donc nécessaire de convenir de ce qu'est une définition en sciences naturelles. S'agit-il de lister plus ou moins exhaustivement des caractéristiques descriptives des organismes ou bien d'en extraire, par comparaison dans l'arbre du vivant, les propriétés essentielles qui leur sont communes ? Peut-on identifier ces propriétés universelles du vivant et, si oui, y en a-t-il une qui soit plus importante, fondatrice, définitive ? Si la philosophie des sciences peut éventuellement contribuer au débat épistémologique (Malaterre *et al.*, 2022), la biologie doit, de manière très pragmatique, s'emparer de la question et proposer une définition (pour le moins) opérationnelle du vivant.

Pourquoi ? Une première raison est comme souvent pédagogique, en particulier afin d'éviter que des définitions non scientifiques occupent l'espace public. Plus profondément, une définition scientifique opérationnelle est requise pour déterminer l'origine de la vie, c'est-à-dire quand un système chimique devient biologique, et pour distinguer les objets vivants des objets qui ne le sont pas dans le contexte de la recherche de la vie ailleurs dans l'univers. Penser la barrière entre vivant et non-vivant devient urgent dans un contexte scientifique et sociétal fortement intéressé par la question, comme en témoignent le

nombre grandissant de programmes de recherche de type « origines » et l'abondance d'articles, conférences et documentaires de vulgarisations dédiés au sujet. D'une part, la recherche spatiale a conduit à la découverte croissante de nombreux systèmes solaires abritant des exoplanètes, dont un certain nombre sont telluriques et pourraient, comme la Terre, disposer d'eau liquide en surface, mais aussi à la découverte de nombreux composés organiques, dont des acides aminés, dans des météorites, des comètes et des objets planétaires et satellitaires (Ehrenfreund *et al.*, 2011 ; Gargaud *et al.*, 2013). Astrophysiciens et astrochimistes, tout comme le grand public, s'interrogent donc naturellement sur la possibilité de l'existence d'une forme de vie ailleurs. Si l'on retrouve des conditions environnementales similaires à celles de la Terre primitive dans une autre planète, on peut se demander si une forme de vie a pu émerger. Il s'agit donc en particulier de différencier objets vivants et simples amas réactionnels chimiques. D'autre part, cette même question se pose pour l'origine de la vie sur Terre. Au-delà des aspects historiques, qui peuvent être étudiés rétrospectivement jusqu'à un certain point par la phylogénie moléculaire à travers la comparaison des protéines et des gènes conservés universellement (Gargaud *et al.*, 2013 ; Scornavacca *et al.*, 2020), l'étude des aspects plus mécanistes, tels l'établissement de réseaux chimiques autocatalytiques ou la mise en place de mécanismes de sélection et d'évolution à partir des molécules organiques (peptides, petits ARNs...), est de plus en plus abordable en laboratoire par le biais des approches de la chimie et de la biologie de synthèse. Si la question est interdisciplinaire, elle doit interpeler en premier lieu la biologie : quand est-ce qu'un système chimique complexe devient biologique ?

Définitions de la vie ou du vivant

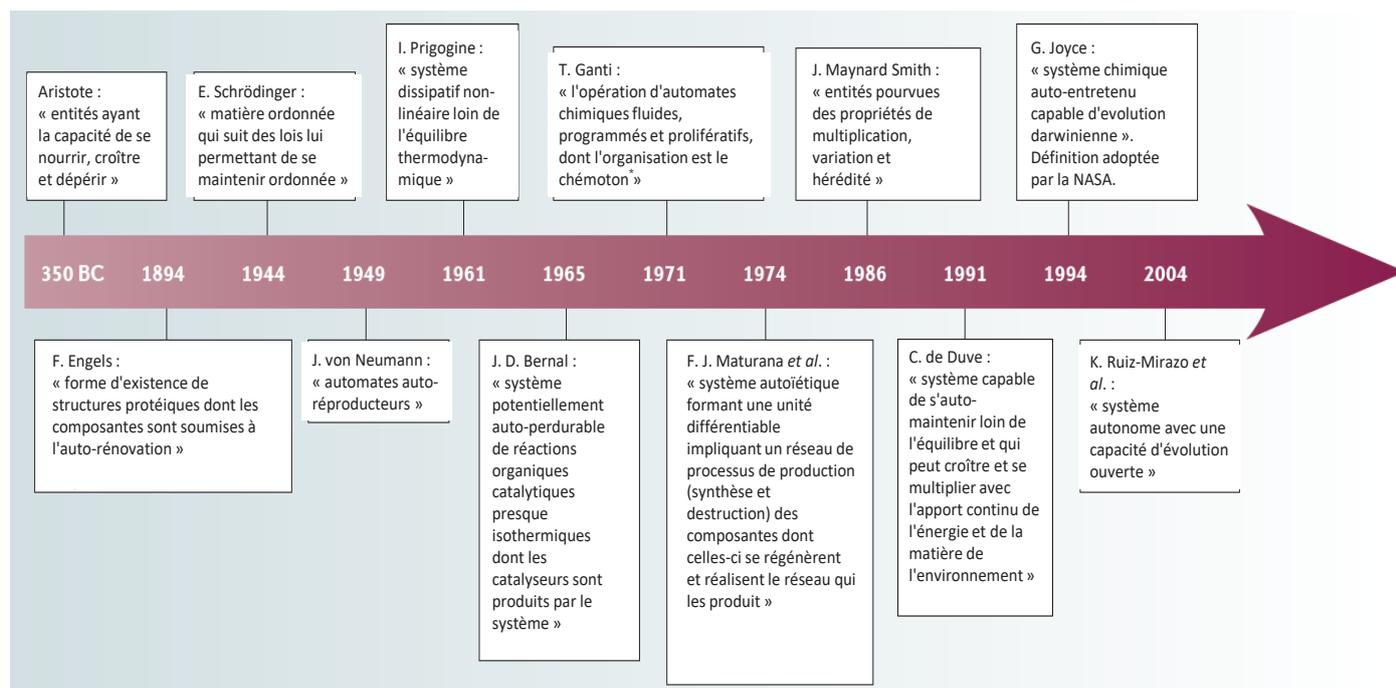
Une définition conceptuelle devrait permettre de clarifier la, ou les, propriétés essentielles de la vie ou du vivant et d'élaborer un scénario plausible du passage du monde chimique au monde vivant. D'une certaine manière, la vie est la propriété fondamentale du vivant, les organismes vivants n'étant que des unités de vie. Peut-on identifier une ou des propriétés fondamentales sous-jacentes ? Une définition opérationnelle est forcément moins ambitieuse puisqu'il s'agira surtout d'identifier et de s'accorder sur des indices ou des indications de vie, en situation d'information limitée, par exemple en exobiologie. Idéalement, une définition de la vie devrait allier ces deux aspects.

Historiquement, plusieurs définitions de la vie ou du vivant ont été proposées (Figure 1), surtout à partir de la fin du XIX^e siècle, suite à l'établissement de la théorie de l'évolution des espèces par sélection naturelle par Charles Darwin et à un moment où les progrès de la chimie organique et de la biochimie permettaient d'envisager un processus de complexification chimique aboutissant à l'émergence de systèmes biologiques.

Ces définitions mettent globalement deux propriétés en avant et, poussant à l'extrême, l'une ou l'autre d'entre elles comme fondamentale et donc, primordiale dans le contexte d'apparition de la vie. D'un côté, certaines définitions considèrent la capacité d'auto-maintien comme primordiale. Les organismes vivants sont vus comme des systèmes hors équilibre thermodynamique, qui créent de l'ordre à partir du chaos moyennant une source d'énergie. De l'autre côté, on a des définitions basées sur la capacité d'évolution darwinienne, qui découle de la capacité à s'auto-reproduire en répliquant de l'information génétique dont les mutations engendrent des variants sur lesquels la sélection naturelle peut agir.

Ces deux définitions mettent en avant l'une ou l'autre des deux propriétés extrêmement imbriquées dans la cellule qui est souvent considérée comme l'unité fondamentale du vivant : d'une part, le métabolisme, c'est-à-dire la capacité à transformer de la matière et de l'énergie, et, d'autre part, la génétique, la capacité à stocker de l'information codée sur

Figure 1.
Quelques définitions de la vie ou du vivant proposées à travers l'histoire (Moreira & López-García, 2009).



* Chémoton - l'unité fondamentale des systèmes vivants consistant dans trois systèmes autocatalytiques fonctionnellement dépendants : un réseau métabolique chimique, un polymère matriciel et un sous-système membranaire qui les encercle

des hétéropolymères (les acides nucléiques) qui peut être transférée à la descendance via une réplication semi-conservative. L'information génétique peut être exprimée au sein de la cellule avec le concours du métabolisme pour fabriquer des protéines et d'autres molécules qui vont assurer des structures ou la catalyse. L'ensemble « métabolisme et système génétique » est entouré par une membrane formant un compartiment qui permet l'échange semi-perméable avec l'extérieur en délimitant des individus qui sont autant d'unités de sélection.

D'autres définitions, plus intégratives, impliquent ces deux propriétés simultanément, voire la présence de compartiments. La définition la plus répandue est celle proposée par Gerald Joyce, retenue par la NASA : les organismes vivants sont des systèmes chimiques auto-entretenus capables d'évolution darwinienne. Elle allie métabolisme et génétique, mais n'est pas explicite sur la présence de compartiments. Elle ouvre ainsi la voie à ce que des réseaux métaboliques de surface (par exemple, sur des

minéraux dans des systèmes hydrothermaux), associés à un système de codage, puissent être considérées comme vivants. Toutefois, pour que la sélection naturelle puisse agir sur des réseaux auto-catalytiques associés à des réplicateurs, il faut des unités de sélection qu'on imagine mal en absence d'un compartiment (« véhicule » de l'information). Ainsi, cette définition peut associer, de manière certes implicite, la présence d'unités spatialisées dans une membrane.

On voit donc qu'une définition du vivant peut s'appuyer sur un processus, l'évolution darwinienne, en faisant l'économie des processus métaboliques sous-jacents, mais qu'opérationnellement, elle requiert de tels processus qui, hors équilibre thermodynamique, maintiennent activement l'ordre face à l'entropie autrement grandissante de tout système physique. Elle renvoie aussi à la distinction fondamentale, popularisée par Richard Dawkins, entre réplicateur (génétique) et véhicule d'information (métabolique et compartiment), et donc directement à la notion d'individu.

Origine de la vie : de la chimie à la biologie

L'origine de la vie est une question profondément interdisciplinaire qui peut être abordée scientifiquement par deux approches convergentes. La première part de l'étude des briques élémentaires du vivant et explore comment elles peuvent interagir pour donner naissance à une chimie organique abiotique de plus en plus complexe tendant vers une biochimie minimale. Astrophysique, chimie et géologie y contribuent à travers l'étude de la formation des systèmes solaires, de la chimie prébiotique et des conditions géochimiques environnementales qui régnaient quand la vie est apparue sur Terre (Gargaud *et al.*, 2013 ; Scharf *et al.*, 2015). L'autre approche, complémentaire, part de l'étude comparative de l'ensemble de la biodiversité, par le biais de l'analyse de génomes des organismes de l'arbre du vivant (Figure 2), en essayant de déterminer ses limites physico-chimiques, ses propriétés fondamentales et son histoire évolutive (Gargaud *et al.*, 2013 ; Krupovic *et al.*, 2020). On infère ainsi l'existence d'un dernier ancêtre universel (LUCA, *last universal common ancestor*) ou cenancêtre, commun aux organismes des trois domaines du vivant (archées, bactéries, eucaryotes). Cet

ancêtre avait les mêmes fondements biochimiques, notamment le même choix d'acides aminés constituant les protéines et de nucléotides faisant partie des acides nucléiques, et utilisait le même code génétique que les organismes actuels. De cet ancêtre, déjà complexe et possédant plusieurs centaines de gènes, dérivent les deux lignées procaryotes, archées et bactéries. Les eucaryotes, quant à eux, constituent un domaine secondaire qui a évolué environ deux milliards d'années plus tard suite à l'intégration d'une symbiose archée-bactérie. Déjà présents chez LUCA, la machinerie de traduction, le ribosome, qui est un ribozyme, et l'ATPase de membrane permettant de générer de l'ATP à partir d'un gradient chimiosmotique sont parmi les éléments biologiques les plus conservés dans le vivant. À partir de ces éléments, des approches moléculaires comparatives peuvent encore permettre d'envisager des étapes d'évolution encore plus précoces, mais on ne peut plus les reconstruire par phylogénie moléculaire. Il y a donc un fossé temporel entre LUCA et ses prédécesseurs immédiats et les toutes premières formes de vie, et entre celles-ci et l'origine véritable de la vie (Figure 3).

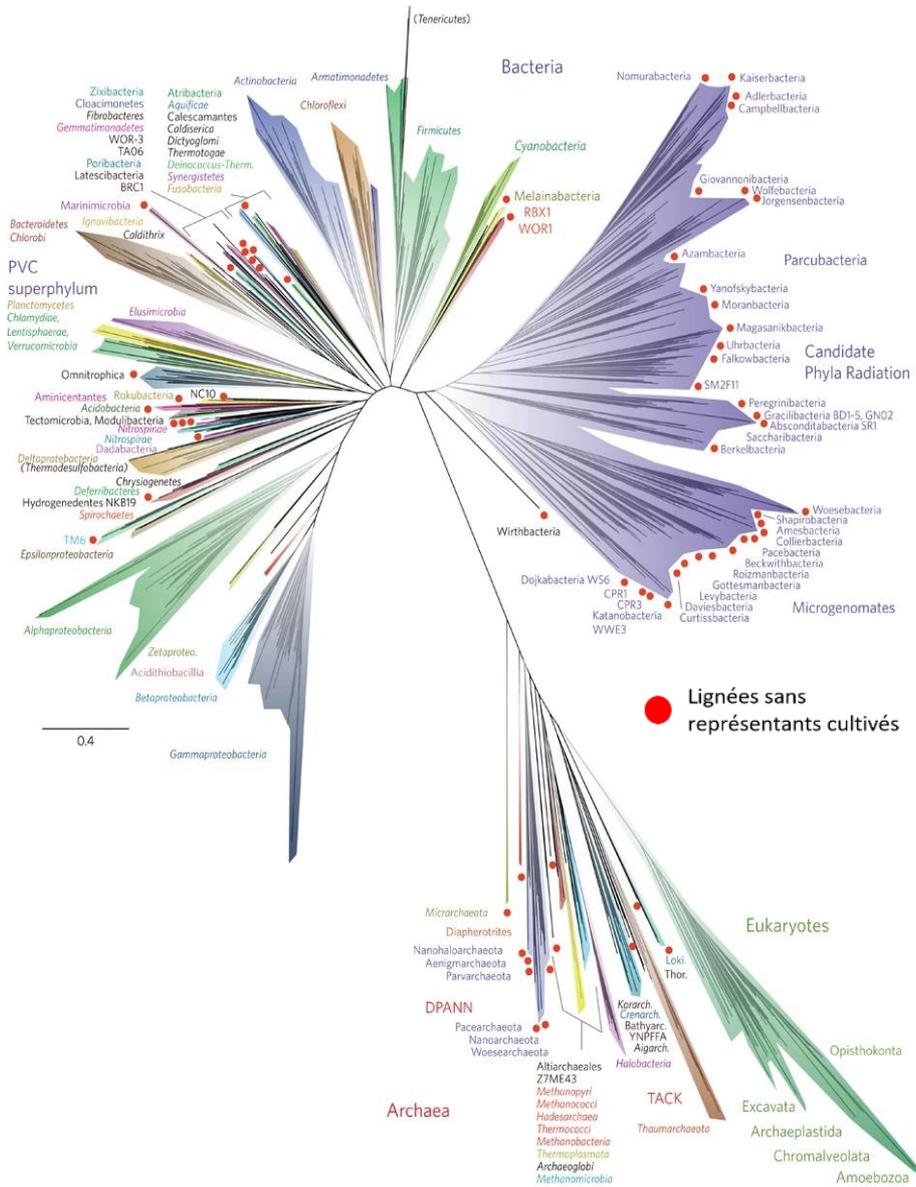


Figure 2. Une vision mise à jour de l'arbre du vivant. Cet arbre phylogénétique, reconstruit en utilisant des protéines ribosomiques conservées dans le vivant (Hug et al., 2016), montre les relations de parenté entre représentants des grands taxons (niveau *phylum*) des trois domaines du vivant. Il illustre bien que la plus grande partie de la biodiversité correspond au monde microbien, notamment au domaine des bactéries. Mais la plupart des grands taxons procaryotes n'ont pas de représentants cultivés et ne sont connus qu'à travers leurs génomes assemblés à partir de métagénomés ou par des approches « *single-cell* ».

Comment la vie a-t-elle émergée sur notre planète ? Historiquement, en fonction de la propriété du vivant, c'est-à-dire de la définition de la vie (énergie/métabolisme vs. évolution darwinienne), mise en avant par les chercheurs comme primordiale, on dispose de deux grandes catégories d'hypothèses sur l'origine de la vie (Podolsky, 1996 ; Fry, 2000). Les unes (« métabolistes ») postulent que des réseaux auto-catalytiques sont apparus en premier, avant qu'un système génétique n'apparaisse, les autres (« génétistes ») qu'une molécule auto-répliquative est apparue en premier, que l'on pourrait déjà qualifier de vivante, avant qu'un métabolisme

ne s'accrète autour. Une sorte de dialectique s'est ainsi mise en place entre des modèles prônant le métabolisme d'abord et ceux favorisant la génétique d'abord. Dans les premiers, on

Figure 3. Origine de la vie : de l'évolution chimique à l'évolution biologique. Ce processus a eu lieu quelque part entre le moment où des océans d'eau liquide se sont formés – associés à l'apparition des premiers continents – il y a environ 4,2 milliards d'années et le moment où les traces de vie les plus anciennes non soumises à controverse sont attestées (~3,5 milliards d'années). Ces traces correspondent à des stromatolites fossiles dans la région de Pilbara (Australie) qui impliquent la présence de communautés complexes comprenant des bactéries photosynthétiques probablement anoxygéniques, suggérant que le temps du dernier ancêtre commun était déjà révolu. © P Lopez-Garcia



trouve des idées d'émergence de la vie à partir des cycles réactionnels hétérotrophes, dans une « soupe » primitive riche en briques organiques d'origine abiotique, ou autotrophes, sur des surfaces minérales en contexte hydrothermal où le CO₂ est fixé pour former les molécules organiques du vivant. D'ailleurs, on peut recréer des voies de fixation du carbone utilisées aujourd'hui par des cellules abiotiquement (Muchowska et al., 2020). Les seconds types de modèles incorporent l'idée d'une molécule auto-répliquative portant de l'information génétique. Cette idée d'un réplicateur initial auto-suffisant était relativement peu élaborée au départ de la réflexion, mais a pris de l'ampleur avec les premières versions de l'hypothèse du monde à ARN.

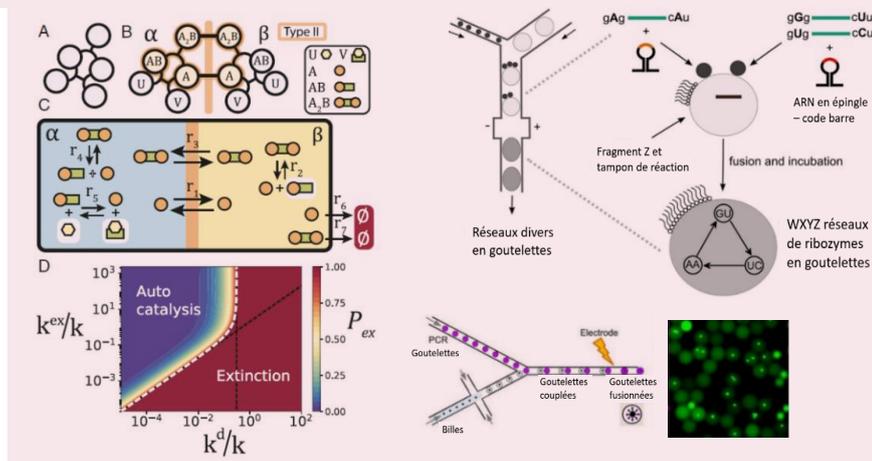
Si la découverte des ARNs catalytiques a offert une solution apparente à la dichotomie de type œuf-poule du « métabolisme versus génétique » en proposant que les premières formes de vie étaient des ARNs auto-catalytiques, précédant l'apparition des protéines, l'idée d'un monde à ARN pur est confrontée à de sérieux problèmes (Gargaud et al., 2013). Non seulement l'ARN est plus instable que l'ADN, et sa synthèse est difficile dans les conditions environnementales de la Terre primitive, même si des voies de synthèse abiotiques de nucléotides ont pu être proposées récemment (Powner et al., 2009 ; Xu et al., 2020), mais la présence d'acides aminés et petits peptides est inéluctable de par leur universalité (Ehrenfreund et al., 2011 ; Danger et al., 2012 ;

ENCADRÉ 1

Synthétiser et modéliser la vie

La modélisation *in silico* et l'évolution expérimentale en laboratoire peuvent permettre de reproduire l'émergence de propriétés du vivant à partir de briques plus élémentaires. Les approches théoriques et la modélisation existent depuis plusieurs décennies, par exemple avec l'idée de co-évolution à trois composantes (membrane – réseau auto-catalytique – réplicateur) de Tibor Ganti (Gánti, 1971), les automates de von Neumann (Von Neumann, 1949) ou le jeu de la vie de John Conway (Gardner, 1970). Depuis, la modélisation a été largement utilisée pour explorer des aspects plus concrets d'évolution de réplicateurs biologiques ou de cycles auto-catalytiques (Szostak et al., 2001 ; Szathmáry, 2007 ; Nghe et al., 2015). Dans le même temps, depuis les premières expériences SELEX d'évolution *in vitro* des ARNs, le volet expérimental et ses possibilités se sont considérablement élargis avec la possibilité de former des vésicules à plus ou moins haut débit (par exemple travaux de Jack W. Szostak) à travers, notamment, des systèmes microfluidiques couplés à l'imagerie fluorescente (Joyce & Szostak, 2018 ; Blokhuis et al., 2020 ; Ameta et al., 2022) (Figure 4). Ces deux approches seront amenées à se développer davantage dans les années à venir.

Figure 4. Synthétiser et modéliser la vie. À gauche, exemple de modélisation de l'effet de compartiments sur l'autocatalyse en absence (A) ou présence (B-C) de compartiments (Blokhuis et al., 2020). À droite, exemple de mise en place d'un système expérimental de microfluidique pour analyser l'apparition de propriétés darwiniennes à partir de réseaux d'ARNs autocatalytiques (Ameta et al., 2022). © P. Nghe



Öberg, 2016 ; Muchowska & Moran, 2020). De plus, les capacités catalytiques des ARNs sont limitées et incompatibles avec les réactions du métabolisme énergétique impliquant des atomes métalliques, ces derniers facilitant l'hydrolyse de l'ARN. Un autre problème classique est que, pour que des molécules d'ARN ne subissent pas une catastrophe répliquative (en l'absence d'enzymes avec capacité de correction, dès lors que le taux de mutation est assez élevé), elles doivent avoir une taille inférieure à ~100 nucléotides, alors qu'il faut au moins ~100 nucléotides pour coder une réplicase avec cette capacité – c'est le fameux paradoxe d'Eigen –. De plus, un ribozyme doit avoir une taille supérieure à 60-100 nucléotides qui lui permette d'adopter une configuration tridimensionnelle fonctionnelle et, donc, avoir une quelconque activité réplicase à l'ARN. Or, pour atteindre cette taille, il faut passer par des molécules plus petites. Plus encore, pour qu'un ribozyme puisse s'auto-réplicuer, il faut que la molécule soit repliée dans l'espace pour être fonctionnelle, ce qui est incompatible avec un rôle simultané de matrice pour la réplication. De ce fait, aucun ARN auto-réplicatif n'est connu, mais seulement des ARNs qui peuvent effectuer une catalyse croisée (Szostak *et al.*, 2001 ; Pavlinova *et al.*, 2022). Aujourd'hui, des versions d'un « monde à ARN » plus réa-

listes sont généralement favorisées, proposant la coexistence de l'ARN et de peptides et même la présence des deux dans des vésicules (Higgs & Lehman, 2015 ; Kun *et al.*, 2015 ; Pressman *et al.*, 2015 ; van der Gulik & Speijer, 2015 ; Joyce & Szostak, 2018). Ces dernières hypothèses convergent vers des visions plus « métabolistes », où des vésicules d'amphiphiles (par exemple, des hydrocarbures partiellement oxydés issus d'une synthèse hydrothermale), formant donc des compartiments, auraient servi d'autant de réacteurs chimiques entraînant l'apparition de réseaux auto-catalytiques primordiaux.

Pour l'heure, les modèles de coévolution des trois composantes (métabolisme, génétique, compartiment), dans un contexte de chimie prébiotique complexe, semblent donc les plus plausibles pour expliquer l'origine de la vie. On peut analyser les contraintes ayant porté sur les aspects historiques du passage inerte-vivant, même si les reconstruire fidèlement reste impossible. Il est possible, en revanche, de modéliser et de reproduire en laboratoire, via des expériences de chimie et de biologie de synthèse, l'apparition des propriétés évolutives des polymères réplicatifs et de réseaux auto-catalytiques, notamment dans des compartiments vésiculaires ou microfluidiques (Encadré 1).

Une polémique : les virus sont-ils vivants ?

Les virus, comme beaucoup d'autres éléments génétiques égoïstes, sont des parasites génétiques stricts. Très abondants dans les écosystèmes et extraordinairement divers, ils jouent des rôles fondamentaux en écologie (par exemple, contrôle de populations, libération de nutriments cellulaires et accélération du cycle du carbone, maintien de la biodiversité...) et en évolution (course aux armements stimulant l'évolution cellulaire, accélération des taux d'évolution de gènes menant à l'innovation, véhicules de transfert horizontal de gènes...) (Koonin *et al.*, 2020). Les virus géants possèdent des génomes de grande taille et portent souvent des gènes d'origine cellulaire impliqués dans le métabolisme de l'hôte qui sont utiles lors de l'infection. On reconnaît actuellement six grands royaumes viraux ou « *realms* » qui ont, au minimum, autant d'origines évolutives indépendantes (Koonin *et al.*, 2020). Les lignées virales ont évolué à partir de molécules d'ARN ou d'ADN simple ou double-brin,

certaines partiellement homologues à des plasmides, qui se sont entourées d'une capsid permettant le transfert extracellulaire vers de nouveaux hôtes. Des études récentes, mettant en lumière des similarités de structure, ont montré que les protéines de capsides ont été recrutées à partir de diverses protéines d'origine cellulaire (Krupovic & Koonin, 2017). Par conséquent, l'origine de virus modernes, c'est-à-dire à capsid, résulte de molécules répliquatives égoïstes qui se seraient échappées de cellules (Figure 5). Même si certains virus ont une origine relativement récente, par exemple les *Nucleocytoviricota*, plusieurs lignées virales ont vraisemblablement évolué très précocement, peut-être même avant LUCA, à partir des toutes premières cellules (Krupovic *et al.*, 2019 ; Koonin *et al.*, 2020). L'origine des molécules répliquatives virales reste plus difficile à cerner ; certaines hypothèses, dans le contexte des modèles « génétique d'abord », proposent qu'elles faisaient partie d'un ensemble

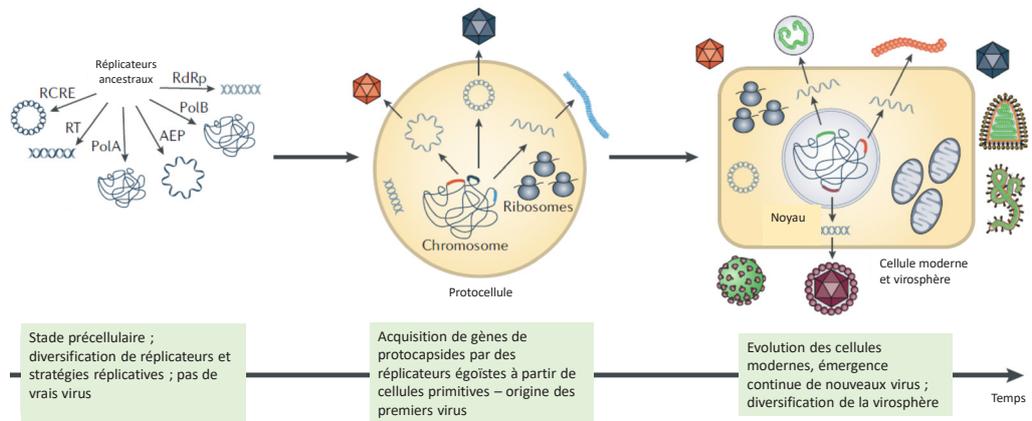


Figure 5. Scénario probable de l'origine indépendante de différents domaines viraux à partir de réplicateurs, dont certains ont pu être très anciens, ayant recruté des protéines cellulaires pour constituer leurs capsides (Krupovic et al. 2019).

de réplicateurs primordiaux dont quelques-uns auraient formé le génome cellulaire et d'autres, des proto-virus précédant l'acquisition de la capside. Les virus géants, parasitant des eucaryotes, sont apparus bien plus tard et leur origine a été un sujet de controverse (Encadré 2).

Les virus sont au centre d'un débat : sont-ils vivants ou pas ? (Moreira & López-García, 2009 ; Koonin & Starokadomsky, 2016 ; van Regenmortel, 2016 ; Selosse, 2022). En réalité, tout dépend de la définition retenue pour la vie ou le vivant. Empruntant le métabolisme cellulaire pour leur réplication et la fabrication de ses composantes, les virus sont incapables de transformer de la matière et de l'énergie par eux-mêmes. Par conséquent, pour des définitions « métabolistes », les virus ne sont pas vivants. Ils sont aussi exclus de la définition de la NASA, car ils ne peuvent pas s'auto-entretenir. Néanmoins, certains scientifiques considèrent qu'un virus s'auto-entretient pourvu que l'on considère sa cellule hôte comme son environnement dans le cadre du concept de « phénotype étendu » ; le virus manipule son hôte en lui « faisant faire » des tâches qui lui sont favorables. Le virus authentique ne serait alors pas la particule, mais la cellule complètement transformée par le programme du virus pour fabriquer de nouvelles particules, constituant ainsi une usine virale « la virocellule ». Cependant, définir un parasite

comme un parasite et son hôte est sujet à discussion. Le cas des virus serait dans ce sens comparable à celui de parasites cellulaires ou même d'organismes à vie libre qui dépendent étroitement de leur écosystème (par exemple, un lion dépendant de la présence de gazelles). Toutefois, il convient de distinguer les concepts de dépendance et d'autonomie. Si les organismes à vie libre dépendent de leur écosystème et les parasites cellulaires de leurs hôtes, ils sont autonomes ou gardent un degré plus ou moins important d'autonomie (auto-reproduction, transformation de la matière et de l'énergie). En revanche, les virus manquent d'autonomie, car ils ne sont pas capables d'exprimer par eux-mêmes les gènes qu'ils portent. On pourrait d'ailleurs faire la même remarque pour les gènes ou les génomes ; ils ne seraient pas non plus vivants à eux seuls et seraient des entités biologiques qui participent à la structure vivante qu'est la cellule. Pour les définitions « génétistes », les virus sont souvent considérés comme vivants, puisqu'ils évoluent. Cependant, l'évolution darwinienne implique l'auto-réplication, ce dont les virus ne sont pas capables puisque ce sont les cellules hôtes qui expriment les gènes viraux. Il serait toutefois possible de définir le vivant comme tout ce qui évolue (par soi-même ou par un agent externe). Une définition de cette nature permettrait *in fine* de considérer les virus comme vivants, mais aussi les virus informatiques, les langues, la technologie... (Moreira & López-García, 2009), ce qui ne ferait qu'élargir le débat à d'autres entités qui, certes, évoluent (à travers l'action de l'homme), mais en l'éloignant de la réalité biologique.

ENCADRÉ 2

L'origine de virus géants

Les Mimivirus et autres virus géants parasitent des cellules eucaryotes et ont de grands génomes (parfois $\gg 1$ Mpb) comportant quelques gènes homologues à des gènes cellulaires. Au départ, des phylogénies moléculaires utilisant de méthodes de reconstruction simple, plaçaient ces gènes à la base des eucaryotes, ce qui a favorisé l'idée que les virus géants formaient un quatrième domaine du vivant proche des eucaryotes (La Scola *et al.*, 2003), (Raoult & Forterre, 2008). Toutefois, des méthodes de reconstruction phylogénétique plus robustes et l'inclusion d'un échantillonnage taxonomique plus complet ont permis de montrer que ces gènes avaient été acquis par transfert horizontal à partir d'hôtes eucaryotes, réfutant l'idée d'un quatrième domaine. Les virus géants ont aussi acquis des gènes à partir de bactéries, et sont donc de véritables chimères (Moreira & Brochier-Armanet, 2008 ; Boyer *et al.*, 2009 ; Moreira & López-García, 2009 ; Williams *et al.*, 2011). Si l'idée d'un quatrième domaine a été vite écartée, quelques chercheurs ont proposé que ces virus pourraient être le résultat d'une évolution régressive à partir de cellules. Depuis les travaux d'André Lwoff, on sait que les parasites ont tendance à évoluer par réduction, en éliminant progressivement des fonctions dont ils n'ont plus besoin. Est-ce que les virus géants pourraient constituer un tel cas ? En réalité, il n'y a pas de support solide à ce sujet. D'une part, cellules et virus n'ont aucune continuité structurelle (les cellules se divisent à partir de cellules, et les virus sont formés *de novo* par la cellule hôte à chaque génération). On n'a pas non plus la trace de stades évolutifs intermédiaires (des virus géants avec plus de gènes ou des structures eucaryotes). Et finalement, on peut montrer que les gènes eucaryotes ont été acquis par transfert horizontal par les virus (Moreira & Brochier-Armanet, 2008 ; Boyer *et al.*, 2009 ; Williams *et al.*, 2011). Etant anciens, ces gènes transférés se comportent comme les autres gènes viraux ; ils ont des biais compositionnels similaires et évoluent vite, ce qui rend plus probable un placement artéfactuel dans des arbres phylogénétiques avec des méthodes non appropriées. Finalement, la réponse la plus probable vient de l'analyse de gènes typiquement viraux de ces virus géants, qui sont apparentés aux polintons et, *in fine*, à certains virus bactériens (Figure 6). Ainsi, le scénario favorisé est celui des virus géants dérivant de virus bactériens qui se sont complexifiés par accrétion de gènes divers (Koonin & Yutin, 2019 ; Koonin *et al.*, 2020).

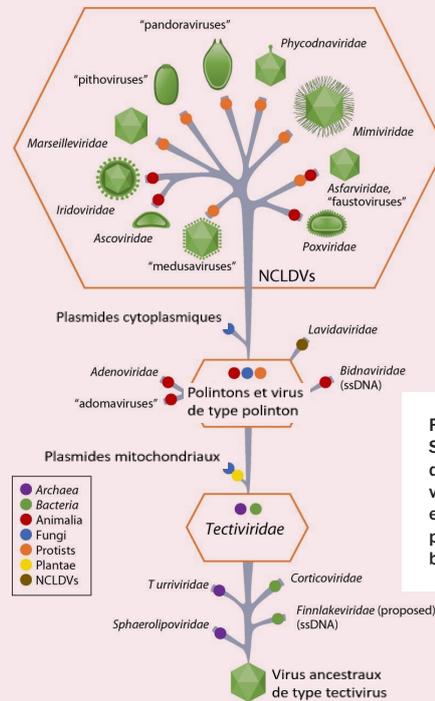


Figure 6. Scénario d'évolution des virus géants eucaryotes à partir de virus bactériens.

La question « les virus sont-ils vivants ou pas ? » dépend donc de la définition du vivant. Toutefois, cette question est marginale par rapport à celle primordiale de la définition du vivant dans le contexte d'origine de la vie et de la détection d'une vie extraterrestre potentielle. Dans ce cas, et quel que soit le modèle d'origine de la vie envi-

sagé, on peut faire plusieurs remarques : les parasites ne peuvent apparaître avant leurs hôtes, pas plus qu'un monde vivant ne peut être peuplé que de virus, en l'absence d'organismes qui opèrent des fonctions métaboliques directes. La détection de virus dans un tel cas impliquerait la présence d'organismes incontestablement vivants.

Questions ouvertes

Au-delà d'établir, ou d'adopter, une définition consensuelle de la vie/du vivant qui, pour le seul exemple dont on dispose (la vie sur Terre), implique le couplage d'un système génétique et d'un système de transformation de la matière et de l'énergie, la grande question reste celle de l'origine de la vie. Dans le domaine de la biologie, plusieurs questions ouvertes à l'interface biologie-(géo)chimie et d'inférence de processus d'évolution et d'écologie précoces peuvent être formulées.

Comment un système génétique et un système métabolique peuvent (co)évoluer et s'associer pour permettre le passage d'une chimie organique complexe à la biochimie ?

Il faut faire converger les modèles d'origine de la vie vers un modèle plausible, dont les éléments, en particulier déterministes, soient validés expérimentalement, et compatible avec les conditions de la planète au début de l'Archéen. Les approches de la biologie synthétique et de la chimie de systèmes seront utiles.

L'origine de la vie est la première grande transition évolutive (Maynard-Smith & Száthmary, 1995 ; Száthmáry, 2015 ; West et al., 2015). Comment passer d'une évolution chimique à une évolution biologique ?

Des réflexions sur la notion d'évolution sont souhaitables. L'évolution biologique inclut l'évolution darwinienne, qui s'appuie sur la sélection naturelle de la variation héréditaire, et la dérive ou évolution neutre. Or, les deux processus ont des analogues pré-biotiques. Des phénomènes stochastiques interviennent, par exemple, dans l'évolution planétaire ou des systèmes solaires, y compris le nôtre (Hoffmann et al., 2017). La sélection naturelle opère, par exemple, dans le monde chimique, de tel sorte que, à partir d'une chimie organique diverse, certaines molécules et réseaux catalytiques ont dû être sélectionnés - on pourrait dire qu'ils avaient une meilleure « fitness » chimique. L'évolution biologique découle d'une évolution physico-chimique préexistante (Vasas et al., 2012 ; Vasas et al., 2015). Certains chercheurs évoquent la possibilité de construire un concept de méta-évolution (Charlat et al., 2021). Est-ce nécessaire ? Un dialogue avec les autres disciplines impliquées (physique, chimie) semble important.

Hasard versus nécessité = chance versus déterminisme à l'origine de la vie (à un niveau plus réduit, cette opposition se retrouve entre dérive génétique et sélection naturelle, même si la stochasticité joue à bien d'autres niveaux, par exemple sur la mutation). Quel rôle relatif pour chaque composante ?

Ce débat, toujours actif, est illustré par les positions opposées de Jacques Monod (origine improbable de la vie) et de Christian de Duve (origine très probable, étant données certaines conditions initiales). Est-ce que la vie sur Terre a eu une origine unique ou multiple ? Les formes de vie actuelles découlent d'un même ancêtre, mais d'autres formes de vie moins compétitives et ayant pu contribuer à la forme de vie qui a pris le dessus ont pu émerger en parallèle. Les réponses à ces questions conditionnent l'espoir de retrouver la vie ailleurs dans l'univers.

Le nœud gordien dans l'émergence de la vie sur Terre semble l'origine du code génétique – le lien entre un message codé (gènes) et la fonction exprimée (protéines, *in fine* responsables du métabolisme), en d'autres termes entre génotype et phénotype, est critique. Comment ce lien s'est-il mis en place ?

L'origine des parasites moléculaires – virus et autres répliqueurs égoïstes, des « tricheurs » en tout genre semble inévitable, et profondément liée à la nature même du processus d'évolution biologique. Pourquoi ?

Quelle(s) est/sont leur(s) origine(s) ? Sont-elles convergentes ? Les éléments parasites peuvent être apprivoisés, suivant un *continuum* mutualisme-parasitisme. Est-ce que ces processus ont joué un rôle lors de l'émergence et l'évolution précoce de la vie ?

Quelles sont les limites physico-chimiques de la vie ?

Bien que les limites de distribution de la vie terrestre soient plus ou moins établies pour des paramètres donnés, par exemple la température (limite supérieure environ 115-120 °C), nous ne connaissons pas encore avec exactitude la distribution de la vie et ses adaptations moléculaires face à des conditions poly-extrêmes. Connaître les limites physico-chimiques de la vie sur Terre permet de circonscrire le type

d'environnements extra-terrestres où l'on s'attend à trouver une vie basée sur une chimie organique comparable avec l'eau comme solvant. Une telle chimie organique constitue le fondement le plus réaliste pour une autre forme de vie potentielle dans notre univers. On peut aussi se demander si, jusqu'à un certain point, ces limites sont intrinsèquement liées causalement à l'apparition de la vie, et sont donc fixées, ou si elles ont pu évoluer dans le temps.

Reconstruire l'histoire précoce de la vie. Peut-on affiner le portrait de LUCA ? Peut-on envisager des étapes d'évolution plus précoces, pré-LUCA ?

La combinaison de phylogénomique et de modélisation moléculaire à partir des structures ancestrales inférées avec des approches expérimentales pourraient aider à envisager, voire à mimer, ces étapes. De même, la reconstruction des stades ancestraux des organismes des trois domaines du vivant peut permettre

de mieux comprendre les grandes diversifications du vivant, de l'origine de la vie aux autres grandes transitions évolutives (en individualité) : origine de la cellule eucaryote et origines (diverses) des multicellularités complexes (c'est-à-dire d'organismes possédant des tissus plus ou moins organisés). Quel sont les rôles des grandes forces évolutives (dérive, sélection, compétition, coopération, symbiose...) dans ces transitions majeures ? On peut aussi se demander comment la co-évolution entre le monde vivant et le non-vivant (bioturbation, bio-minéralisation...) a pu conduire au monde tel que nous le connaissons (voir Atelier « À la frontière entre écologie et évolution »). Historiquement, un exemple emblématique est l'oxygénation de l'atmosphère par l'activité photosynthétique oxygénique de cyanobactéries il y a ~2,4 Ga qui a permis l'évolution des organismes aérobies qui aujourd'hui dominent la surface planétaire et, indirectement, l'apparition des eucaryotes.

Verrous à lever

Décloisonner l'étude des micro- et macro-organismes

L'origine de la vie est l'origine de la biodiversité et implique la mise en place des mécanismes de l'évolution biologique. Ceux-ci sont essentiellement basés sur les mêmes quatre grands processus à l'œuvre en évolution mais sont souvent déclinés différemment en fonction du type d'organismes, micro- ou macro-organismes. Il s'agit de la spéciation, la migration, l'extinction et la dérive chez les macro-organismes, dont les correspondants en écologie microbienne seraient la diversification, la dispersion, la sélection et la dérive. Il en va de même pour certains mécanismes sous-jacents tels la nature et l'intensité des échanges génétiques (transfert horizontal de gènes, recombinaison homologue ou non-homologue, sexe méiotique). En écologie et en évolution, ces processus sont étudiés depuis longtemps, et largement, chez les macro-organismes ou certains micro-organismes sexués

(levures, ciliés...). C'est beaucoup moins le cas chez le reste de micro-organismes eucaryotes et procaryotes dont l'étude est d'ailleurs basée sur quelques modèles très spécifiques. Or, ces derniers ne reflètent peut-être pas, ou pas complètement, l'ensemble des processus éco-évolutifs à l'échelle de l'histoire de la vie sur Terre et de la vie à l'aube de son histoire. Il est impératif de remettre la biodiversité à la bonne échelle temporelle et de reconnaître la vastitude du monde microbien (archées, bactéries, eucaryotes unicellulaires) pour produire une théorie unifiée de l'écologie et de l'évolution du vivant. Ici, le verrou se situe dans la tradition de n'utiliser que certains modèles biologiques et l'extension, sans vérification ou sans considération d'alternatives, à l'ensemble du vivant. D'un point de vue strictement scientifique, un travail conceptuel plus audacieux et approfondi pour intégrer écologie et évolution micro- et macro-biennes semble nécessaire (voir Atelier « À la frontière entre écologie et évolution »).

Renforcer et améliorer des approches de reconstruction phylogénomique et de modélisation...

...en vue de la reconstruction des premières diversifications du vivant et œuvrer à améliorer l'échantillonnage taxonomique, notamment en favorisant l'étude de branches méconnues de l'arbre du vivant et des virus. Si CNRS Écologie & Environnement est fort sur ce type de thématiques, les scientifiques travaillant sur ces domaines sont relativement peu nombreux.

Favoriser une véritable interdisciplinarité au-delà de la simple multidisciplinarité

Pour comprendre l'origine de la vie, la seule approche biologique est restrictive, comme nous l'avons montré. Un travail interdisciplinaire entre biologie, géosciences, chimie et

physique, dans un contexte de large utilisation d'outils mathématiques et informatiques, est requis ; l'apport de la philosophie serait aussi considérable.

Former et transmettre

Un travail de pédagogie auprès des chercheurs pour mieux intégrer l'ensemble de la biodiversité (micro- et macrobienne) dans leur contexte écosystémique serait souhaitable, ainsi qu'une meilleure communication dans ce sens vers le grand public, très concerné par la perte de biodiversité, mais peu au fait de la diversité microbienne. Il faut aussi traiter la question de la définition et de l'origine de la vie dans un contexte pragmatique, loin de la métaphysique, et communiquer dans un cadre scientifique. Ceci devrait attirer des chercheurs et étudiants vers le domaine et sa diversité d'approches.

Quels outils et quelles actions ?

Comme mentionné plus haut, une simple approche disciplinaire paraît nécessaire, mais pas suffisante, d'où les propositions ci-dessous largement interdisciplinaires.

Soutien direct aux études / recherche sur la vie et son origine

Outils possibles, dans un travail à l'interface entre différents instituts du CNRS :

- Petits moyens incitatifs, de type PEPS* CNRS Écologie & Environnement ou équivalent, pour tester des points de blocage (sur des thèmes un peu plus larges, peut-être, comme l'évolution de la vie à grande échelle temporelle et les grandes diversifications en domaines du vivant) ; on pourrait aussi penser à un réseau thématique (RT ancien GDR*) sur ce sujet.
- Action et/ou contribution aux actions de type « Origins ». Plusieurs universités ont mis en place des programmes ou des instituts « Origins » qui se penchent sur la question de l'origine de la vie (Paris, Marseille, Bordeaux, Grenoble) et le CNRS pilote via CNRS Terre & Univers un PEPR* « Origins ». Ces initiatives témoignent de l'intérêt porté à la question, mais ce sont des actions

initiées essentiellement par des astrophysiciens et chimistes intéressés par l'exobiologie. La Société Française d'Exobiologie (SFE) pourrait avoir un rôle fédérateur à jouer. L'implication de CNRS Écologie & Environnement et de CNRS Biologie serait fortement souhaitable. Un véritable appel à projets MITI* sur le sujet, avec appel aux sciences humaines et sociales (philosophie, en particulier), serait un soutien conséquent.

- Postes de chercheurs et chercheuses interdisciplinaires et/ou coloriés, et postes de soutien à la recherche.
- Thèses interdisciplinaires de type 80 Prime (chimie-bio, géochimie-bio) pour soutenir la double formation aux interfaces. Le soutien aux masters et autres formations interdisciplinaires et surtout, la mise en place d'offres de thèse en interface, par exemple sous des co-directions impliquant plusieurs instituts du CNRS, qui soient plus longues, avec un financement possible de quatre ans, seraient des outils utiles.

Soutien direct aux plates-formes/équipement

Des plate-formes dédiées (ou du moins des moyens techniques), dans un cadre, à définir, seraient souhaitables, notamment en partenariat ou en collaboration avec CNRS Terre & Univers, CNRS Chimie et CNRS Nucléaire & Particules. Il faudrait aussi intégrer les moyens de calcul pour la modélisation (pour modéliser la vie, pour inférer des processus à partir des observations dans un contexte « origines ») et pour la reconstruction phylogénomique à grande échelle.

Transfert et formation

Faciliter l'intégration conceptuelle d'une théorie de l'écologie et évolution de l'ensemble du vivant et les interactions inter-disciplinaires en vue d'analyser l'origine et les premières étapes évolutives du vivant. Cela peut se faire à travers un RT pour soutenir des ateliers, des écoles d'été et en imaginant la publication d'un livre, à terme, sur l'origine de la vie qui pourrait servir de source d'inspiration/vulgarisation.

RÉFÉRENCES

- Ameta, S., Blokhuis, A., Jeancolas, C. & Nghe, P. (2022). Toward Evolution in Chemical Reaction Networks. In: Prebiotic Chemistry and Life's Origin. The Royal Society of Chemistry, pp. 379-423.
- Blokhuis, A., Lacoste, D. & Nghe, P. (2020). Universal motifs and the diversity of autocatalytic systems. *Proc Natl Acad Sci USA*, 117, 25230-25236.
- Boyer, M., Yutin, N., Pagnier, I., Barrassi, L., Fournous, G., Espinosa, L. et al. (2009). Giant Marsellevirus highlights the role of amoebae as a melting pot in emergence of chimeric microorganisms. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 106, 21848-21853.
- Charlat, S., Ariew, A., Bourrat, P., Ferreira Ruiz, M., Heams, T., Huneman, P. et al. (2021). Natural Selection beyond Life? A Workshop Report. In: *Life*.
- Danger, G., Plasson, R. & Pascal, R. (2012). Pathways for the formation and evolution of peptides in prebiotic environments. *Chem. Soc. Rev.*, 41, 5416-5429.
- Ehrenfreund, E., Spaans, M. & Holm, N.G. (2011). The evolution of organic matter in space. *Phil Trans R Soc A*, 369, 538-554.
- Fry, I. (2000). *The emergence of life on Earth: a historical and scientific overview*. Rutgers University Press, New Brunswick, NJ, USA.
- Gánti, T. (1971). *The principle of life*. 1st edition edn. Gondolat, Budapest.
- Gardner, M. (1970). *Mathematical Games - The fantastic combinations of John Conway's new solitaire game «life»*. *Sci. Am.*, 223, 120-123.
- Gargaud, M., Martin, H., López-García, P., Montmerle, T. & Pascal, R. (2013). *Young Sun, Early Earth and the Origins of Life. Lessons for Astrobiology*. 2012 edn. Springer, Heidelberg.
- Higgs, P.G. & Lehman, N. (2015). The RNA World: molecular cooperation at the origins of life. *Nature reviews. Genetics*, 16, 7-17.
- Hoffmann, V., Grimm, S.L., Moore, B. & Stadel, J. (2017). Stochasticity and predictability in terrestrial planet formation. *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*, 465, 2170-2188.
- Hug, L.A., Baker, B.J., Anantharaman, K., Brown, C.T., Probst, A.J., Castelle, C.J. et al. (2016). A new view of the tree of life. *Nat Microbiol*, 1, 16048.
- Joyce, G.F. & Szostak, J.W. (2018). Protocells and RNA Self-Replication. *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.*, 10.
- Koonin, E.V., Dolja, V.V., Krupovic, M., Varsani, A., Wolf, Y.I., Yutin, N. et al. (2020). Global organization and proposed megataxonomy of the virus world. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, 84.
- Koonin, E.V. & Starokadomsky, P. (2016). Are viruses alive? The replicator paradigm sheds decisive light on an old but misguided question. *Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci.*, 59, 125-134.
- Koonin, E.V. & Yutin, N. (2019). Evolution of the Large Nucleocytoplasmic DNA Viruses of Eukaryotes and Convergent Origins of Viral Gigantism. *Adv. Virus Res.*, 103, 167-202.
- Krupovic, M., Dolja, V.V. & Koonin, E.V. (2019). Origin of viruses: primordial replicators recruiting capsids from hosts. *Nature Reviews Microbiology*, 17, 449-458.
- Krupovic, M., Dolja, V.V. & Koonin, E.V. (2020). The LUCA and its complex virome. *Nat. Rev. Microbiol.*, 18, 661-670.
- Krupovic, M. & Koonin, E.V. (2017). Multiple origins of viral capsid proteins from cellular ancestors. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 114, E2401-e2410.
- Kun, A., Szilagy, A., Konnyu, B., Boza, G., Zachar, I. & Szathmari, E. (2015). The dynamics of the RNA world: insights and challenges. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1341, 75-95.
- La Scola, B., Audic, S., Robert, C., Jungang, L., de Lamballerie, X., Drancourt, M. et al. (2003). A giant virus in amoebae. *Science*, 299, 2033.
- Malaterre, C., Jeancolas, C. & Nghe, P. (2022). *The Origin of Life: What Is the Question?* *Astrobiology*, 22, 851-862.
- Maynard-Smith, J. & Szathmari, E. (1995). *The major transitions in evolution*. Oxford University Press, New York.
- Moreira, D. & Brochier-Armanet, C. (2008). Giant viruses, giant chimeras: The multiple evolutionary histories of Mimivirus genes. *BMC Evol. Biol.*, 8, e12.
- Moreira, D. & López-García, P. (2009). Ten reasons to exclude viruses from the tree of life. *Nat. Rev. Microbiol.*, 7, 306-311.
- Muchowska, K.B. & Moran, J. (2020). Peptide synthesis at the origin of life. *Science*, 370, 767-768.
- Muchowska, K.B., Varma, S.J. & Moran, J. (2020). Nonenzymatic Metabolic Reactions and Life's Origins. *Chem. Rev.*, 120, 7708-7744.
- Nghe, P., Hordijk, W., Kauffman, S.A., Walker, S.L., Schmidt, F.J., Kemble, H. et al. (2015). Prebiotic network evolution: six key parameters. *Mol. Biosyst.*, 11, 3206-3217.
- Öberg, K.I. (2016). Photochemistry and Astrochemistry:

RÉFÉRENCES

- Photochemical Pathways to Interstellar Complex Organic Molecules. *Chem. Rev.*, 116, 9631-9663.
- Pavlinova, P., Lambert, C.N., Malaterre, C. & Nghe, P. (2022). Abiogenesis through gradual evolution of autocatalysis into template-based replication. *FEBS Lett.*, n/a.
 - Podolsky, S. (1996). The role of the virus in origin-of-life theorizing. *J. Hist. Biol.*, 29, 79-126.
 - Powner, M.W., Gerland, B. & Sutherland, J.D. (2009). Synthesis of activated pyrimidine ribonucleotides in prebiotically plausible conditions. *Nature*, 459, 239-242.
 - Pressman, A., Blanco, C. & Chen, I.A. (2015). The RNA World as a Model System to Study the Origin of Life. *Curr. Biol.*, 25, R953-963.
 - Raoult, D. & Forterre, P. (2008). Redefining viruses: lessons from Mimivirus. *Nat. Rev. Microbiol.*, 6, 315-319.
 - Scharf, C., Virgo, N., Cleaves, H.J., Aono, M., Aubert-Kato, N., Aydinoglu, A. et al. (2015). A Strategy for Origins of Life Research. *Astrobiology*, 15, 1031-1042.
 - Scornavacca, C., Delsuc, F. & Galtier, N.e. (2020). Phylogenetics in the Genomic Era. No commercial publisher | Authors open access book.
 - Selosse, M.-A. (2022). Les virus sont-ils vivants ? Leçon d'interdépendance. *Med. Sci. (Paris)*, 38, 1061-1063.
 - Szathmáry, E. (2007). Coevolution of metabolic networks and membranes: the scenario of progressive sequestration. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 362, 1781-1787.
 - Szathmáry, E. (2015). Toward major evolutionary transitions theory 2.0. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 112, 10104-10111.
 - Szostak, J.W., Bartel, D.P. & Luisi, P.L. (2001). Synthesizing life. *Nature*, 409, 387-390.
 - Van der Gulik, P.T. & Speijer, D. (2015). How amino acids and peptides shaped the RNA world. *Life (Basel)*, 5, 230-246.
 - Van Regenmortel, M.H. (2016). The metaphor that viruses are living is alive and well, but it is no more than a metaphor. *Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci.*, 59, 117-124.
 - Vasas, V., Fernando, C., Santos, M., Kauffman, S. & Szathmáry, E. (2012). Evolution before genes. *Biol. Direct*, 7, 1; discussion 1.
 - Vasas, V., Fernando, C., Szilágyi, A., Zachár, I., Santos, M. & Szathmáry, E. (2015). Primordial evolvability: Impasses and challenges. *J. Theor. Biol.*, 381, 29-38.
 - Von Neumann, J. (1949). Theory of self-reproducing automata. In: *Lectures on the Theory and Organisation of Complicated Automata* (ed. Burks, A.W.). University of Illinois Press Urbana, IL.
 - West, S.A., Fisher, R.M., Gardner, A. & Kiers, E.T. (2015). Major evolutionary transitions in individuality. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 112, 10112-10119.
 - Williams, T.A., Embley, T.M. & Heinz, E. (2011). Informational gene phylogenies do not support a fourth domain of life for nucleocytoplasmic large DNA viruses. *PLoS One*, 6, e21080.
 - Xu, J., Chmela, V., Green, N.J., Russell, D.A., Janicki, M.J., Góra, R.W. et al. (2020). Selective prebiotic formation of RNA pyrimidine and DNA purine nucleosides. *Nature*, 582, 60-66.

Sexe, genre

espèce & évolution

Auteurs : Raphaëlle Chaix (Eco-Anthropologie), Mathilde Dufay (CEFE), Gabriel Marais (CIBIO), Sébastien Villotte (Eco-Anthropologie)

Contributeurs : Thomas Lenormand (CEFE), Tim Janicke (CEFE), Jeanne Tonnabel (ISEM), Michel Raymond (ISEM), Aline Thomas (Eco-Anthropologie), Thierry Hoquet (IREPH)

LES 3 PRIORITÉS SCIENTIFIQUES À ABORDER D'ICI 2030

- ▶ Définir un vocabulaire commun autour du sexe et du genre
- ▶ Organiser des rencontres interdisciplinaires sur des sujets ciblés débattus dans la littérature et la société
- ▶ Créer un incubateur d'interdisciplinarités nouvelles autour des notions de genre et de sexe

Introduction

L'objectif de cet atelier était de discuter des recherches actuelles et futures relatives aux notions de sexe et de genre, en privilégiant un éclairage évolutif. La thématique de cet atelier avait donc la particularité de se situer à l'interface entre plusieurs approches scientifiques. En effet, l'étude de l'évolution de la reproduction sexuée dans le vivant au sens large requiert les outils et concepts développés en évolution et en écologie, afin de comprendre les transitions évolutives des modalités de reproduction, les causes probables de ces transitions et les conséquences que ces différents modes de reproduction peuvent avoir sur l'écologie des espèces et des populations.

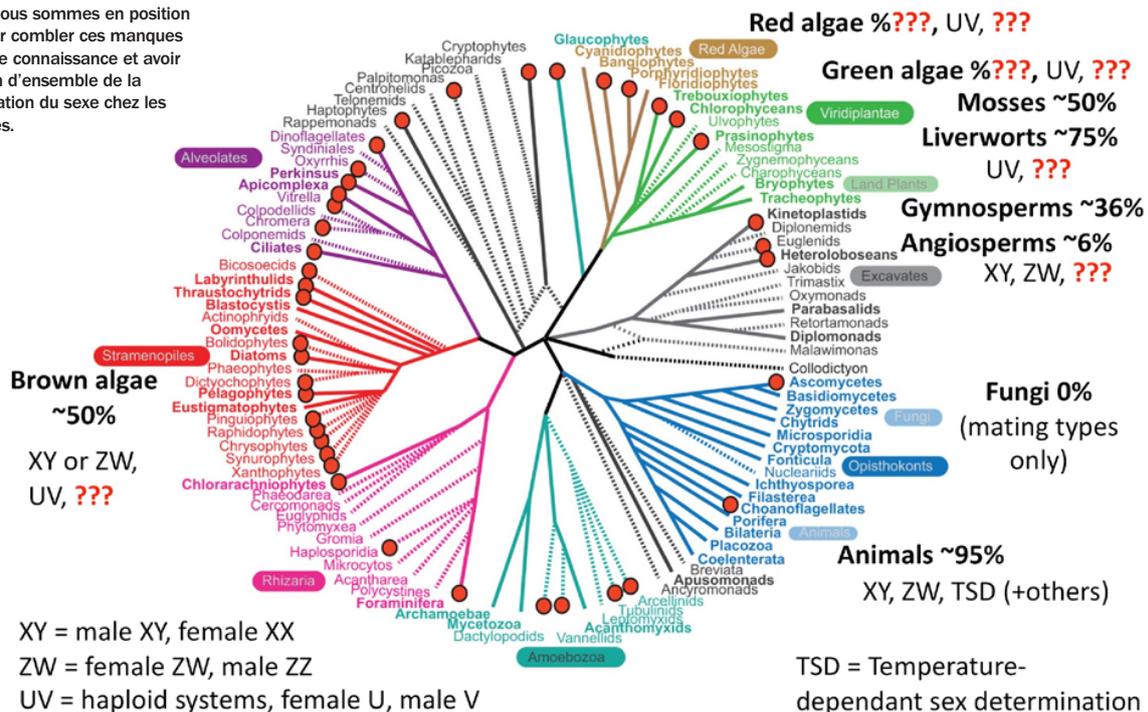
Ces travaux peuvent également s'appuyer sur des approches de génétique fonctionnelle, notamment pour la compréhension des facteurs génétiques impliqués dans la mise en place des caractères liés au sexe (Figure 1).

Lorsque la question porte sur notre espèce, les approches mêlent sciences de la vie et sciences humaines. Notre espèce, comme un certain nombre d'autres, présente un système de reproduction fondé

sur une séparation des sexes mâles et femelles entre individus. Se pose chez elle de nombreuses questions relatives aux rapports de genre. La définition du concept de genre n'a cessé d'évoluer au fil des dernières décennies. Pour la sociologie actuelle, le genre est un dispositif de différenciation binaire, portant à la fois sur des caractères biologiques et sociaux. Les genres au pluriel sont le résultat de ce dispositif (Bereni *et al.*, 2020, Chaix *et al.*, 2022). Le genre recouvre donc de nombreux processus sociaux différenciant les hommes et les femmes, par exemple la répartition des tâches, les inégalités de statut, l'organisation familiale, la mobilité, l'alimentation... Pour aborder ces questions, les recherches peuvent puiser dans des données aussi diverses que celles produites par la génomique, l'archéologie, l'anthropologie biologique et l'anthropologie sociale.

Le programme de l'atelier était donc ambitieux et embrassait un champ vaste et multidisciplinaire. Cette restitution tente d'en résumer les principaux points (état des lieux, recherches futures, verrous et moyens) suivant trois axes séparés, avant de proposer une brève conclusion.

Figure 1 : Arbre phylogénétique des eucaryotes indiquant les types de détermination du sexe et notamment les chromosomes sexuels. Les animaux sont le groupe le mieux étudiés. De nombreuses questions subsistent concernant les autres groupes. Pour certains groupes les % d'espèces à sexes séparés ou le % d'espèces avec des chromosomes sexuels, et la diversité des types de détermination du sexe ne sont pas connus. Avec les nouvelles approches développées ces dernières années et décrites dans le texte, nous sommes en position de pouvoir combler ces manques dans notre connaissance et avoir une vision d'ensemble de la détermination du sexe chez les eucaryotes.



Aux origines du sexe et des sexes

Les modalités de reproduction dans le vivant sont extrêmement diversifiées et leur étude constitue un des axes majeurs et historiques de recherches en biologie évolutive, qui peuvent être appréhendés de façon séquentielle :

- 1) comment comprendre l'évolution et le maintien de la reproduction sexuée au sens strict ?
- 2) chez les espèces à reproduction sexuée, comment se combinent la production des gamètes

mâles et femelles, quels facteurs génétiques déterminent l'appartenance des individus à une catégorie sexuelle donnée (mâle, femelle, hermaphrodite) et comment ces facteurs ont-ils évolué ?

- 3) chez les espèces à sexes séparés, comment décrire et comprendre l'évolution de différences phénotypiques entre individus mâles et femelles ?

Cinquante ans de « paradoxe du sexe », comment résoudre une des énigmes centrales de la biologie évolutive

État des lieux

En 1971, il y a tout juste cinquante ans, Maynard Smith formulait de manière percutante ce qui allait devenir « la reine des questions » de la biologie évolutive : pourquoi la reproduction sexuée (entendue ici comme un mode de reproduction impliquant un brassage génétique via la méiose et la recombinaison) se maintient-elle chez les eucaryotes ? Il expliqua alors de manière très lucide le fameux « coût de deux » associé aux mâles. En effet, dans une population sexuée ayant un sexe-ratio équilibré, un mutant parthénogénétique double en fréquence à chaque génération quand il est rare. Cet avantage sélectif semble démesuré par rapport aux bénéfices éventuels du sexe et de la recombinaison. Ce constat est à la base de ce « paradoxe du sexe ». En cinquante ans de recherches, de nombreux points se sont clarifiés, pourtant la question n'est pas totalement résolue (Otto & Lenormand, 2002). Il paraît opportun de faire un point, après ce demi-siècle de recherche, et de faire un peu de prospective sur les pistes qui permettraient peut-être de finalement résoudre cette question.

Recherches futures

Ces pistes sont au moins au nombre de deux. D'un côté il semble nécessaire de quantifier de manière plus réaliste et à l'échelle de génomes entiers le bénéfice de la recombinaison. Ce chantier a été largement entamé, notamment théoriquement, mais cette quantification n'est pas entièrement aboutie, pour

prendre en compte la diversité des mécanismes mutationnels (duplications, élément transposables...), des mécanismes de recombinaison (hotspots...) et de l'intensité de la dérive (taille efficace, structuration).

Une autre piste est de mieux comprendre les transitions sexe-asexe. Le paradoxe du sexe repose sur l'idée que ces transitions peuvent avoir lieu assez simplement via une mutation. La réalité est nettement plus complexe. Dans de très nombreux cas, cette transition s'opère via des modifications de la méiose, avec des étapes intermédiaires de faible valeur sélective du fait de pertes d'hétérozygotie qui y sont associées. L'étude des organismes asexués (plus spécifiquement leur génome et leurs modifications de méiose), en particulier lorsqu'ils sont issus de transitions récentes, offre donc la perspective de mieux comprendre ces transitions, leur mise en place concrète et leur chance de se produire. Ensemble, ces pistes de recherche offrent la perspective de résoudre cette énigme emblématique de la biologie.

Verrous et moyens

Les défis à relever pour le futur sont les suivants :

- arriver à faire des modèles mathématiques ambitieux « à l'échelle des génomes » ;
- passer d'une génomique descriptive à une génomique « outil pour tester » ;
- passer des études sur la « biodiversité d'inventaire » à des études de biodiversité de fonctionnement (des systèmes génétiques, par exemple l'initiative *Tree of Sex*, 2014).

Vers une vision synthétique de l'évolution de la détermination du sexe dans le vivant

État des lieux

La détermination du sexe est considérée comme un processus amenant au développement d'individus produisant un seul type de gamètes, mâles ou femelles, chez les eucaryotes multicellulaires, (Bachtrog *et al.*, 2014). Chez les animaux, le groupe chez lequel la détermination du sexe est la mieux documentée, il y a différents types (génétique, environnemental). Mais le plus souvent, le sexe est déterminé par des chromosomes sexuels (XY quand le sexe mâle est hétérogamétique, ZW quand c'est le sexe femelle). Jusque dans les années 2010, l'étude des chromosomes Y (et W) était très difficile car il n'existait pas d'approche facile à déployer en génomique adaptée au fait que ces chromosomes sont très riches en séquences répétées et difficiles à assembler. Depuis 2010, il y a un foisonnement de méthodes alternatives au WGS (*whole-genome shotgun*, la méthode standard en génomique) adaptées à l'étude des chromosomes sexuels avec les technologies NGS (*Next-Generation Sequencing*) avec des lectures courtes (Muyle *et al.*, 2017 ; Palmer *et al.*, 2019). Ces méthodes ont permis de lever un verrou technique ; l'étude des chromosomes sexuels s'est fortement accélérée ce qui a permis d'apporter des informations notamment chez les plantes et les algues, où très peu de choses étaient connues, mais également chez les animaux (où avant 2010, seulement une poignée de chromosomes Y/W avaient été séquencés). Par exemple, chez les plantes à fleur, des dizaines de chromosomes sexuels ont été séquencés entre 2011 et 2022 (Renner & Muller, 2021). Le premier gène maître de la détermination du sexe a été identifié en 2014. Depuis, une dizaine d'autres ont été observés. Chez les algues, les premières informations sur les chromosomes U/V (un 3^e type de chromosomes sexuels dans des espèces où les sexes sont haploïdes) ont été publiées (Coelho *et al.*, 2019). Chez les champignons, il y a des types sexuels, et non pas des sexes, et des chromosomes de types sexuels sont en cours de caractérisation (Branco *et al.*, 2018). Il est à noter qu'il existe une communauté assez grande en France sur ce sujet.

Recherches futures

Si la recherche continue à ce rythme, ou même s'accélère, nous serons prochainement en mesure d'avoir pour la première fois une vision globale de la détermination du sexe chez les eucaryotes multicellulaires. Cette vision globale permettra de comprendre l'évolution de la détermination du sexe dans un cadre phylogénétique.

Cela permettra également de mieux comprendre l'influence des chromosomes sexuels au-delà de la détermination du sexe, par exemple sur l'établissement du dimorphisme sexuel et la biologie et la santé des sexes en général. Ces données impacteront certainement la recherche très active actuellement sur l'influence des chromosomes sexuels sur les différences de longévité mâle/femelle (Marais *et al.*, 2018).

Après la phase initiale de la révolution génomique, il y a eu une grande synthèse qui a permis d'identifier certains facteurs clés expliquant l'évolution des génomes (Lynch, 2007). Les chromosomes sexuels sont restés en dehors de cette synthèse. Une nouvelle synthèse les incluant est donc nécessaire et est possible.

Verrous et moyens

La vision globale mentionnée plus haut sera sans doute facilitée par un travail collectif des chercheurs et chercheuses du domaine, ne serait-ce que pour organiser ces données dans des bases dédiées (ex. le travail précurseur de *Tree of Sex*, 2014). Des solutions originales utilisant l'*open data* sont à rechercher. De telles initiatives pourraient être soutenues par des IRNs* ou des RTs*.

Pour l'obtention de ces données, une certaine coordination pourrait également être intéressante. Des projets couvrant des groupes taxonomiques entiers pourraient également accélérer les choses. Les plateformes nationales de génomique et bioinformatique pourraient avoir un rôle à jouer dans de telles initiatives.

Les défis mentionnés dans la section précédente, sont également valables pour cette section.

Dimorphisme sexuel et sélection sexuelle

État des lieux

Les travaux pionniers de Darwin sur la sélection sexuelle (Darwin, 1859, 1871), reformulés et élargis par la suite (Bateman, 1948, Trivers, 1972) constituent le point de départ d'une immense cohorte de travaux visant à comprendre les mécanismes explicatifs aux très nombreux cas de dimorphisme sexuel au sein des espèces à sexes séparés. La sélection sexuelle, définie comme la sélection pour l'accès aux partenaires de reproduction et/ou à leurs gamètes a très tôt été prédite comme devant être plus forte chez les mâles que chez les femelles. Cette théorie, émergeant directement de l'anisogamie (*i.e.* le fait que les ovules soient produits en nombre plus réduit que les gamètes mâles), a ainsi été cristallisée en ce qu'on nomme aujourd'hui le concept des « *Darwinian sex roles* ». Un moyen de vérifier cet attendu est de mesurer le gradient de Bateman (régression du succès reproducteur individuel sur le nombre de partenaires de reproduction) et de la comparer entre mâles et femelles. La pente de ce gradient constitue une mesure de l'intensité de la sélection sexuelle. Des analyses comparatives récentes ont confirmé l'existence d'une sélection sexuelle plus forte chez les mâles (Janicke *et al.*, 2016).

Recherches futures

L'universalité de ces résultats est néanmoins sujette à questionnement pour deux raisons majeures, ce qui permet de définir deux perspectives de recherches dans le domaine. D'une part, un nombre grandissant d'études démontre que les femelles peuvent aussi être en compétition pour les mâles, de façon peut être moins anecdotique qu'on ne le pensait auparavant (Hare *et al.*, 2019, Fritzsche *et al.*, 2021, Fromonteil *et al.*, 2023). D'autre part, l'immense majorité des études, théoriques comme empiriques, se concentre sur les animaux, groupe, certes historique pour la formalisation de la sélection sexuelle, mais qui n'est pas le seul dans lequel des fonctions reproductives mâles et femelles, associées à l'anisogamie, sont observables. Sur ce second point, l'inclusion des plantes, bien que

la littérature en évolution reconnaisse largement l'application des concepts et des prédictions de sélection sexuelle à ce groupe (Willson, 1990 ; Tonnabel *et al.*, 2021), est encore relativement mineure. L'application des méthodologies classiques ayant contribué aux tests de la théorie de la sélection sexuelle (génétique quantitative, évolution expérimentale...) chez les animaux a été faite ou est en cours chez quelques rares modèles végétaux (Tonnabel *et al.*, 2019 ; Kwok & Dorken, 2022 ; Johnson & Shaw, 2016). Ces études, encore rares, mettent en lumière des résultats souvent relativement comparables à ceux obtenus chez les animaux, tout en ouvrant un grand nombre de questions sur l'effet des spécificités végétales (recours aux insectes pour la réalisation des événements de reproduction, absence de capacités cognitives, immobilité des individus) sur le fonctionnement de la sélection sexuelle et ses conséquences évolutives. L'inclusion systématique d'espèces n'appartenant pas aux groupes historiquement étudiés pour la sélection sexuelle permettrait d'obtenir une vision plus globale des différences d'intensité de sélection sexuelle entre mâles et femelles, dans des espèces où l'anisogamie existe mais sans qu'elle soit forcément accompagnée par des événements d'accouplement et/ou des comportements (parades, combats, choix) qui peuvent les contrôler. Le groupe des Angiospermes, où la séparation complète des sexes constitue un système de reproduction relativement rare, dérivé et en général moins fixé que chez les animaux, est un groupe de choix pour l'étude de la sélection sexuelle dans un contexte évolutif très contrasté à celui des animaux.

Verrous et moyens

Concernant l'étude de la sélection sexuelle chez les femelles, un premier verrou concerne un possible biais de publications focalisées sur les individus mâles (Fromonteil *et al.*, 2023). Dans ce contexte, l'encouragement du développement (1) d'études empiriques focalisées sur les traits femelles et sur l'amplitude et la modalité de la compétition entre elles et (2) d'études théoriques explorant les interrelations entre les processus de sélection sexuelle chez les femelles et chez

les mâles permettrait une compréhension plus équilibrée de ces processus.

Quant à la question de l'ubiquité des processus de sélection sexuelle dans le vivant, on constate une forte hétérogénéité du vocabulaire, de métriques et d'approches entre les études portant sur les plantes et celles portant sur les ani-

maux, qui freinent probablement l'émergence d'une vision globale. Les pistes à envisager ici seraient d'encourager d'une part les études de la sélection sur les modèles non « classiques » et d'autre part la collaboration et le dialogue entre les équipes de recherches travaillant sur des modèles biologiques contrastés.

Aux origines du genre et des genres

État des lieux

Pour la sociologie actuelle, le genre est un dispositif social de différenciation binaire des identités sexuées (Bereni *et al.*, 2020, Chaix *et al.*, 2022). Ses modalités d'expression sont extrêmement variables au sein des populations humaines actuelles, mais elles présentent aussi certaines constantes. Par exemple, la domination masculine est quasiment universelle, ce qui crée des normes de genre défavorisant généralement les femmes : elles ont moins d'accès aux ressources, moins d'autonomie, moins de soutien social et reçoivent moins d'investissement parental (Jayachandran, 2015, Weber *et al.*, 2019). Mais l'intensité de ces effets varient d'une population à l'autre. L'évolution des rapports de genre à travers l'espace et le temps fait l'objet d'un nombre grandissant d'études.

Peu comparable à une analyse fondée sur l'observation directe des comportements humains ou sur leur traduction écrite, l'étude des sociétés passées sans écriture ne peut être qu'indirecte et suppose une méthodologie adaptée. Les différentes modalités d'expression du genre et les attributs biologiques et sociaux sur lesquels il s'appuie laissent des traces potentiellement accessibles aux chercheurs. La confrontation des données anthropobiologiques, archéologiques et génétiques permet notamment de documenter certains faits sociaux spécifiques relatifs au genre (division des tâches, inégalités, systèmes de parenté, statuts, mobilité...) dans les populations du passé et d'en discuter les dynamiques (Figure 2). Ainsi, les recherches françaises en archéologie funéraire, qui ont accordé depuis une trentaine d'années un intérêt particulier à la fiabilité d'une diagnose sexuelle des squelettes, ont posé les jalons d'un

discours objectif (statistique) sur les traitements funéraires différenciés entre les hommes et les femmes (ex. identification a posteriori du caractère genré de telle position d'inhumation, tel objet d'accompagnement...). Aujourd'hui, grâce à la combinaison d'analyses morphologiques, pathologiques, isotopiques et génétiques, l'ostéobiographie des squelettes atteint une haute résolution. Outre l'identité biologique élémentaire (âge, sexe), les restes humains donnent ainsi l'accès à divers aspects de la vie des sujets : activité, diète, santé, mobilité... En contexte funéraire, la démarche croisée bioarchéologique la plus intégrée possible permet d'évaluer ce qu'une structuration plus ou moins genrée du monde des morts traduit de l'organisation sociale des vivants (Thomas, 2022).

La division du travail est l'un des aspects des rapports de genre qui peut être tracé dans le passé. C'est notamment possible grâce à l'étude des indicateurs squelettiques d'activités, c'est-à-dire des modifications des os et des dents associables aux tâches pratiquées durant la vie des individus (Lozano *et al.*, 2021, Sparacello *et al.*, 2017, Villotte & Knüsel, 2014). Des études récentes ont illustré des différences marquées entre hommes et femmes en termes de localisation des contraintes biomécaniques exercées au niveau des membres supérieurs, indiquant l'existence très probables de « strictes » divisions de certaines activités en fonction du sexe dans la majorité des échantillons préhistoriques analysés (Sparacello *et al.*, 2017, Villotte & Knüsel, 2014). Ces résultats tendent à montrer que la division genrée des tâches, universelle actuellement, a une histoire ancienne :



©MaFSaK

Analyse du squelette

(morphologie, marqueurs d'activité, isotopes, ADN...)

- âge et sexe
- alimentation
- santé
- mobilité
- activité

Analyse du funéraire (tombe, position, objets...)

- statut social



Division des tâches ?

Inégalités de statut ?

Inégalités alimentaires ?

Organisation sociale ?

elle était par exemple très probablement présente en Europe au Paléolithique supérieur, et peut-être également au Paléolithique moyen.

Les généticiens développent plus spécifiquement des outils permettant de reconstruire l'histoire des organisations sociales humaines à partir de l'ADN moderne (Zeng *et al.*, 2018), et de l'ADN ancien extrait de vestiges osseux (Racimo *et al.*, 2020). L'organisation sociale, structurée autour de la règle de filiation, de résidence et d'alliance, détermine la place et le rôle des femmes au sein de la famille et constitue un des facteurs prédictifs de l'intensité des normes de genre : les femmes sont particulièrement défavorisées dans les systèmes patri- néaires (les enfants sont rattachés au clan de leur père) et patrilocaux (les femmes vont vivre chez leur mari au moment du mariage) (Sander- son *et al.*, 2015).

Des données issues de la primatologie et de l'éthologie apportent également de nouvelles informations sur l'origine évolutive des traits

Figure 2. La confrontation des données anthropobiologiques, génétiques et archéologiques (en particulier funéraires) permet de documenter certains faits sociaux relatifs au genre dans les populations du passé (statuts et rôles sociaux, systèmes de parenté, mobilité résidentielle...) et d'en discuter les dynamiques. L'analyse intégrative des restes humains (morphologiques, pathologiques, isotopiques, génétiques) permet d'accéder à l'identité et au parcours de vie des individus (âge au décès, sexe, alimentation, état de santé, activité...), tandis que l'analyse de leur traitement funéraire (type de tombe, position, objets d'accompagnement...) permet de collecter des informations relatives à leur statut social. La comparaison de ces données pour les individus dont le sexe est identifié permet d'inférer les règles sociales corrélées au sexe et d'éventuelles inégalités de genre : division des tâches, comportements alimentaires contrastés, inégalités des statuts, organisation patri- ou matrilineaire, patri- ou matrilocale.

sociaux liés au sexe, comme la vie en couple, la dominance d'un sexe sur l'autre, l'investissement paternel, la matrilocalité, la patrilocalité... (Davidian *et al.*, 2022).

Recherches futures

Notre connaissance des rapports de genre dans les populations humaines du passé est encore très parcellaire. Retracer leur évolution à travers l'espace et le temps reste un enjeu majeur. Il s'agit d'une étape préalable qui permettra ensuite de tester différentes hypothèses relatives aux déterminants écologiques, socio-économiques et culturels influençant ces rapports de genre.

L'analyse des squelettes permet d'aborder la question des inégalités de genre à différents

stades de la vie des individus par le prisme de la santé, entendue ici au sens large, c'est-à-dire incluant les maladies, les trajectoires de croissance, les comportements alimentaires... Elle renseigne également sur la division des tâches. Sur ce dernier point, il conviendra d'évaluer si la division genrée des tâches se retrouve pour la majorité (ou la totalité) des groupes préhistoriques et historiques, de documenter les variations d'expression de cette division du travail,

d'identifier les possibles constantes, et d'évaluer la relation entre la santé des sujets féminins et leurs activités quotidiennes dans les groupes humains du passé.

L'étude des données funéraires est également un moyen privilégié d'identifier dans les populations du passé des « statuts sociaux » en fonction des sexes, et de potentielles hiérarchisations hommes/femmes. Ces données funéraires sont ainsi complémentaires de celles obtenues à partir de l'analyse des squelettes car elles renseignent sur la « valeur sociale » différentielle de telle activité, de tel groupe d'individus, de tel sexe. Il est ainsi possible de mettre en évidence certaines différences en termes d'inégalité sociale : qui/quoi est valorisé ou invisibilisé, selon quelle variabilité et quelle constante ? Par exemple, en Europe néolithique, le masculin est valorisé dès lors qu'une forte hiérarchisation sociale est exprimée dans le monde des morts. Les raisons de ces valorisations différentielles peuvent ensuite être interrogées : ce rôle est-il nécessaire à la « survie » du groupe ou est-il au contraire totalement indépendant d'une quelconque nécessité vitale ? Ce rôle est-il acquis au cours de la vie de l'individu ou résulte-t-il d'un héritage familial ?...

De nombreuses publications utilisant l'ADN moderne et ancien pour reconstruire les organisations sociales humaines passées sont parues ces dernières années dans des revues prestigieuses. Il s'agit d'études centrées sur des approches purement génétiques ou combinant également d'autres types de données (approches dites multi-proxy) (Rivollat *et al.*, 2022). La France, qui a été un des pays leader des recherches en anthropologie de la parenté au XX^e siècle, doit saisir l'opportunité de maintenir son leadership sur ces questions, en utilisant ce nouvel outil qu'est l'ADN. Plusieurs équipes notamment à Paris, Bordeaux et Toulouse publient dans ce domaine. Les généticiens doivent favoriser les collaborations avec des anthropologues sociaux sur ces questions de manière à produire de la recherche interdisciplinaire de qualité, notamment dans l'interprétation des résultats. En outre, l'étude de l'ADN donne maintenant accès à l'épigénome, qui est un médiateur potentiel entre environnement

culturel (notamment normes de genre) et santé. Deux projets ANR fondés sur des données épigénétiques modernes et anciennes démarrent en France.

Vu le développement rapide des recherches montrant une composante culturelle dans le déterminisme de nombreux comportements chez les non humains, il apparaît en outre nécessaire de développer des recherches intégrant la construction culturelle des comportements mâles et femelles dans les modèles animaux non humains.

Les liens de cause à effet entre différents traits sociaux liés au genre (division des tâches, inégalités de statuts sociaux, monogamie, soins parentaux...) restent largement méconnus et hypothétiques, surtout lorsqu'on cherche à les situer les uns par rapport aux autres dans le temps de l'évolution humaine. Par exemple, la division sexuelle des activités implique-t-elle *de facto* des inégalités entre genres ? Quelle conséquence a-t-elle sur les organisations familiales et sur la mobilité des deux sexes ? Comment les organisations sociales rétroagissent-elles sur les inégalités entre les sexes ? Quel est le lien entre division des tâches, monogamie et investissement paternel ? Ces questions sont très complexes d'autant qu'elles mobilisent des disciplines multiples, notamment l'anthropologie sociale et biologique, la paléoanthropologie, l'archéologie, l'évolution, la génétique des populations, l'éthologie... De nouvelles formes d'interdisciplinarité vont être nécessaires pour construire et tester des modèles d'évolution des différentes composantes du genre dans les sociétés humaines et non humaines, prenant en compte les dimensions à la fois biologiques, évolutives et culturelles. Notons aussi que le recours à des données ethnologiques actuelles, pour ensuite projeter les résultats sur les populations du passé, est une démarche courante (visant à pallier le manque de données sur le passé) mais elle pose des questions épistémologiques spécifiques et leur champ d'application doit être discuté.

Verrous et moyens

La portée des interprétations fondées sur l'analyse du squelette humain reste limitée par des écueils méthodologiques importants. Les recherches fondamentales sur la détermination du sexe et l'estimation de l'âge au décès (notamment des sujets adultes) à partir du squelette, de même que sur les indicateurs squelettiques d'activité et de santé, doivent être poursuivies. Le cadre interprétatif mérite également d'être clarifié afin que l'ensemble de la communauté ait conscience du degré de précision qu'il est possible d'attendre concernant les modes de vie et l'état de santé des populations du passé.

Plus généralement, l'interdisciplinarité requise par ces questions de recherche représente un défi majeur. Par exemple, des collaborations fructueuses se sont créées ces dernières années entre archéologues et généticiens, notamment pour identifier les organisations sociales passées à partir de l'ADN. Cependant, les anthropologues culturels, qui détiennent un savoir théorique et empirique sur les systèmes de parenté, à l'exception de quelques projets (Ly *et al.*, 2018), n'ont souvent pas pris part à ces recherches. Les généticiens et archéologues n'étant généralement pas formés à l'anthropologie de la parenté, il apparaît nécessaire de recréer des ponts entre ces disciplines et/ou de leur proposer des formations dédiées afin de leur donner les bases nécessaires à l'interprétation rigoureuse de leurs résultats dans ce domaine. De la même façon, alors que les anglo-saxons ont développé une archéologie du genre (*Gender Archeology*) reposant sur un socle théorique défini (qui peut être discuté), cette discipline n'a pas « pris » en France, privant les chercheuses et les chercheurs français d'une réflexion collective sur ces questions. Une telle réflexion permettrait de rassembler épistémologues, sociologues, archéologues et spécialistes d'autres disciplines afin de traiter différents enjeux de cette thématique et de développer une base de réflexion commune. Plus généralement, les recherches relatives aux origines du genre nécessitent le développement d'approches interdisciplinaires nouvelles entre biologie et sciences humaines. L'anthropologie

culturelle et biologique, la paléoanthropologie, l'archéologie, l'évolution, la génétique des populations, l'éthologie sont toutes concernées par ces questions, mais les chercheurs de ces disciplines se parlent trop rarement. La mise en place d'un réseau thématique de dialogue interdisciplinaire pourrait favoriser ces échanges et, surtout, servir d'incubateur d'interdisciplinarités nouvelles.

Un autre enjeu majeur réside dans les relations entre sciences et société autour de cette question des origines du genre. L'intérêt du grand public pour ces questions s'est accru considérablement dans les dernières années, d'autant que celles-ci sont liées à des enjeux sociétaux extrêmement importants relatifs à l'égalité des sexes et aux identités de genre. Au XX^e siècle, certaines générations de chercheurs ont ignoré le rôle des femmes dans la préhistoire et développé des discours très androcentrés (*Man the Hunter*), quand d'autres ont cherché à remettre les femmes au cœur du discours (hypothèses du matriarcat originel, de *Woman the Gatherer* ou plus récemment de *Lady Sapiens*), par des prises de position souvent plus idéologiques que scientifiques. L'attente de la société (et des journaux scientifiques) étant si grande, il apparaît nécessaire de réfléchir à des dispositifs garantissant l'intégrité des travaux de recherche dans ce domaine. Privilégier des approches quantitatives plus que qualitatives est certainement une des manières d'éviter que des biais idéologiques contaminent l'interprétation des données. Plus généralement, une réflexion sur la communication des travaux scientifiques vers le grand public apparaît nécessaire.

À l'heure actuelle, diverses productions (des chercheurs eux-mêmes ou des journalistes) surfent sur le « buzz », faisant des effets d'annonce en procédant à une relecture plus ou moins radicale des données pour satisfaire un récit davantage idéologique que scientifique. Côté grand public, une partie de l'audience, fatiguée par ces effets d'annonce, devient réfractaire à la notion même du genre, quand d'autres rejettent l'idée même de la démarche scientifique visant à traiter des rapports homme/femme dans le passé.

Du sexe au genre et du genre au sexe

Etat des lieux

Les hommes et les femmes présentent un certain nombre de différences phénotypiques (dimorphisme de taille, différences de santé...) et comportementales. Comment expliquer ces différences ? Certains scientifiques cherchent dans les mécanismes biologiques proximaux (comme les chromosomes sexuels) ou évolutifs (comme l'anisogamie), l'origine de ces différences, quand d'autres rejettent toute implication du biologique sur ces traits, ramenant ces variations à des facteurs socio-culturels. Les différences de comportement entre individus sont plus généralement au cœur de ces débats. En particulier, le cas d'une possible origine biologique des orientations sexuelles a été source de discussion, entre deux points de vue opposés, lors de cet atelier.

En effet, certains déplorent les croyances et opinions de personnes, particulièrement en sciences humaines, qui refuseraient systématiquement de considérer la possibilité d'une influence biologique sur l'orientation sexuelle et plus généralement sur les comportements. D'après ces chercheurs, plusieurs recherches, dans le domaine des sciences biologiques, soutiendraient l'hypothèse d'un déterminisme biologique sur ces traits (ex. les travaux de M. Raymond sur l'homosexualité, ou encore Luoto *et al.*, 2019). Par ailleurs, certaines personnes appartenant à la communauté LGBTQIA+ ont pu se mettre elles-mêmes en quête de déterminants biologiques de l'homosexualité, notamment parce que cela permettrait de naturaliser ce comportement jugé « contre-nature » (Des recherches de Simon LeVay...).

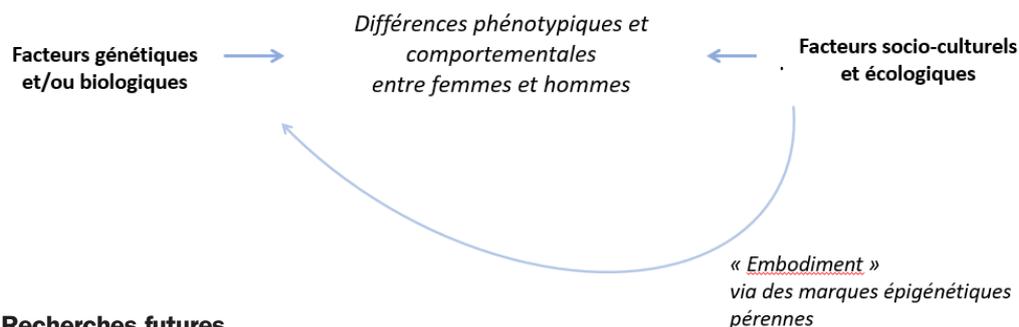
D'autres chercheurs, souvent en sciences humaines, refusent quant à eux de « naturaliser » les comportements, s'opposant par exemple à l'idée que le sexe biologique serait la variable adéquate pour prédire le comportement des individus. Ils remettent en cause la notion de rôles mâles et femelles darwiniens. Ils citent à l'appui des biais dans les données (les mâles seraient plus étudiés que les femelles), ou questionnent la validité du gradient de Bate-

man comme métrique de sélection sexuelle. Ils proposent des modèles *sex-neutral* ou bien des modèles insistants sur la dimension stochastique des comportements (Gowaty & Hubbell, 2009). Ces chercheurs interrogent également la définition et la pertinence des traits étudiés par les biologistes. Par exemple, qu'entend-on vraiment par préférence homosexuelle ? Pour les sciences humaines et sociales, qui adoptent une méthodologie historique de caractère nominaliste, l'« homosexualité » est analysée comme une catégorie artificielle, construite dans le cadre psycho-médical à la fin du XIX^e siècle.

Ce concept est venu remplacer d'autres concepts, utilisés auparavant pour qualifier cette orientation sexuelle, tout à fait différents dans leurs significations et connotations (ex. « sodomite », « inverti », « uraniste »...).

L'« homosexualité » n'est pas, pour certains chercheurs en sciences humaines et sociales (SHS), une « réalité naturelle », mais une concrétion historiquement variable, qui a un acte de naissance et qui est vouée à évoluer.

En outre, du point de vue sociologique, si filles et garçons, femmes et hommes, agissent différemment, c'est non la conséquence inéluctable d'un fondement biologique, mais l'effet du genre : un vaste dispositif de contraintes imposant en particulier la partition de l'espèce en deux groupes distincts. Ce caractère binaire fut mis en question par les phénomènes d'intersexuation dans l'espèce humaine (enfants naissant avec des génitoires non typiquement masculines ou féminines). Le genre apparaît alors comme un dispositif qui impose, chirurgicalement et socialement, à des anatomies diverses, de choisir entre deux (et seulement deux) catégories possibles. Les études de genre (histoire, sociologie, psychologie...) soulignent donc une forme de contingence ou d'artificialité, mais aussi d'un puissant système de contraintes qui oriente la formation et le devenir, notamment pour la production des corps (os, cerveaux, hormones, génitoires...) (Hoquet, 2016, 2022).



Recherches futures

L'objectif ici est de sortir de ces visions réductionnistes (le tout biologique *versus* le tout culturel) et de recréer du dialogue entre disciplines pour prendre en compte à la fois les facteurs génétiques, environnementaux et sociaux-culturels (ainsi que leurs interactions) dans la genèse des différences phénotypiques et comportementales entre mâles et femelles, hommes et femmes (Figure 3). Ces interactions peuvent être étudiées sur le temps long de l'évolution (ex. sélection sexuelle et sélection sexuellement antagoniste), mais aussi à l'échelle de la vie de l'individu. De nouvelles recherches mettent ainsi en lumière l'influence des facteurs environnementaux et socio-culturels sur l'expression de gènes modulant les différences phénotypiques et comportementales mâles-femelles, notamment via des mécanismes épigénétiques (instinct maternel par exemple). L'étude de l'épigénome devrait permettre de mieux évaluer dans quelle mesure certains facteurs écologiques et socio-culturels deviennent « *embodied* » (« incorporés »).

L'étude de ces interactions devrait également permettre une meilleure compréhension de la plasticité du sexe et du dimorphisme sexuel en fonction du contexte environnemental et/ou socio-culturel, et ainsi de s'extraire des oppositions simplistes entre biologie et culture.

Verrous et moyens

Développer ces approches plus « intégratives » demande de recréer des ponts entre sciences humaines et sociales et biologie, notamment pour s'entendre sur un vocabulaire commun, collecter des données permettant de caractériser l'environnement socio-culturel des individus et des populations, interpréter les données. Mais les

Ces études pourront également nous informer sur les facteurs expliquant l'évolution actuelle de la santé reproductive dans les populations humaines (fréquence des individus intersexes, baisse du nombre de spermatozoïdes chez les hommes...), ainsi que sur les différences de vieillissement et longévité entre hommes et femmes. Les recherches récentes ont ainsi mis en évidence que les différences de vieillissement entre femmes et hommes relèvent à la fois de facteurs évolutifs (la sélection sexuelle plus forte chez les mâles) (Lemaître et al., 2020), mais aussi de facteurs socio-culturels comme les normes de genre, qui du fait de la domination masculine, seraient délétères pour la santé des femmes (Reynolds et al., 2021).

Figure 3. Les différences phénotypiques et comportementales entre femmes et hommes dépendent à la fois de facteurs génétiques et/ou biologiques et de facteurs socio-culturels et écologiques. L'épigénome joue un rôle potentiel de médiateur entre les facteurs écologiques et socio-culturels et le phénotype (par exemple la santé humaine). L'étude de l'épigénome devrait permettre de mieux comprendre dans quelle mesure certains facteurs écologiques et socio-culturels deviennent « *embodied* » (« incorporés »). Ces approches questionnent la frontière entre inné et acquis, entre biologie et culture.

affecté l'état des relations sciences humaines et sociales et biologie : créant, d'un côté, une méfiance à l'égard de toute approche biologique des phénomènes humains et de l'autre, un sentiment de lassitude face aux résistances opposées et à une incompréhension persistante (notamment sur la signification des recherches portant sur le rôle des « gènes » et la question du « déterminisme »).

Aujourd'hui, ces oppositions peinent à être dépassées, malgré le fait que les paradigmes en sciences de l'évolution se soient largement renouvelés (mis à part quelques courants de pensée comme la psychologie évolutive qui s'inscrit dans une vision déterministe et adaptative du comportement humain). Aujourd'hui, les anthropologues généticiens cherchent moins dans l'ADN la raison d'être des comportements et des structures sociales, qu'ils ne découvrent dans les pratiques culturelles, un moteur d'évolution qui façonne la diversité génétique des populations. C'est le cas, par exemple, des pratiques alimentaires, ou des systèmes de parenté (Laland, Odling-Smee & Myles, 2010 ; Ly *et al.*, 2019). L'ADN est également désormais analysé comme « témoin » de pratiques culturelles, par exemple pour reconstruire des systèmes de parenté passés (voir partie 2).

Plus généralement, de nombreux laboratoires de biologie sont engagés aujourd'hui dans des recherches et des méthodologies qui s'opposent à tout réductionnisme génétique. On peut citer

l'exemple de « l'exposome » ou encore des recherches nouvelles sur l'épigénome.

Un réseau thématique de dialogue interdisciplinaire pourrait permettre de recréer du lien entre disciplines. Il s'agirait de s'entendre sur un vocabulaire commun : par exemple, définir les concepts de sexe et de genre (le genre est-il un concept utile en biologie ?) mais aussi qu'est-ce qu'un facteur ? un déterminisme ? une hérédité ? Qu'entend-on par inné ? acquis ? Qu'est-ce que l'environnement ? Il y a de l'incompréhension entre les généticiens d'une part, qui ont l'impression de déjà prendre en compte la dimension environnementale dans leurs approches (notamment via la part de variance environnementale en génétique quantitative), et les sciences humaines et sociales d'autre part, qui se réfèrent au « milieu », à la « culture », à la « société », ce qui ne peut à leur sens être résumé sous l'étiquette « environnement ».

Ce réseau thématique pourrait également servir à fédérer une communauté autour de ce champ de recherche qui, à l'heure actuelle, apparaît dispersé entre différentes disciplines avec des méthodologies variées, si bien qu'il est parfois difficile de faire un bilan des connaissances.

Enfin, ce réseau thématique aurait vocation, comme pour la partie « Aux origines du genre et des genres », à être un incubateur de nouveaux projets interdisciplinaires entre biologistes et sciences humaines et sociales.

Conclusion

De nombreuses pistes émergent de cet atelier et elles sont globalement de deux natures. D'une part, une série de perspectives spécifiques à chaque sous-thématique a permis d'identifier des sujets de recherche, tant empiriques que théoriques, à encourager pour le futur. Nous ne reprenons pas ici l'ensemble de ces pistes, car elles sont explicitées pour chacun des axes présentés dans ce document et constituent en cela un cadrage très stimulant des futures thématiques de recherche qu'il faudrait développer. D'autre part, sur de nombreux sujets, un besoin

de dialogue entre disciplines et sous disciplines a été clairement identifié. Ces réflexions motivent la formation d'un réseau thématique de dialogue interdisciplinaire sur la question sexe et genre. Ce réseau thématique aurait vocation à réunir chercheurs des sciences de la vie et des sciences humaines dont les sujets de recherche se rattachent à ce thème afin de :

- Discuter des définitions et s'entendre sur un vocabulaire commun : la polysémie et l'utilisation hétérogène entre communautés scien-

tifiques de termes tels que sexe, genre, inné vs. acquis, effet de l'environnement, déterminisme biologique, ont été relevées lors de cet atelier et freinent parfois la mise en place de discussions constructives.

- Organiser des journées d'étude sur des sujets ciblés, auquel les chercheurs de ces différentes disciplines seraient conviés pour une réflexion qui dépasse les frontières disciplinaires. Quelques exemples de journées d'étude qui apparaissent nécessaires :

- Qu'est-ce que la sélection sexuelle et comment la mesurer, de façon homogène dans les différents groupes du vivant ?
- Comment garantir l'intégrité scientifique autour de la question du genre, étant donné les fortes attentes sociétales ?
- Comment communiquer sur la question des origines du genre ?
- Quels facteurs à l'origine des différences phénotypiques et comportementales entre femmes et hommes ?
- Quel rôle de la construction sociale dans les différences comportementales mâles/femelles dans les espèces non humaines ?

- Créer des ponts entre disciplines et être l'incubateur d'interdisciplinarités nouvelles. Certains ponts interdisciplinaires sont apparus particulièrement nécessaires au cours de l'atelier :

- Intégrer davantage les anthropologues sociaux à l'effort actuel des généticiens et des archéologues de reconstruire conjointement l'histoire des systèmes des parentés.
- Développer une "*gender archeology*" à la française ?
- Proposer et tester de nouveaux modèles des relations causales entre les différents aspects du genre (divisions des tâches, statuts sociaux, inégalités, organisation sociale, mobilité...) en intégrant les données de l'éthologie, l'anthropologie sociale, la génomique et l'archéologie...
- Réunir biologistes et sciences humaines pour discuter de modèles non réductionnistes des différences phénotypiques et comportementales hommes femmes, et recréer des échanges sereins après plusieurs décennies d'incompréhension mutuelle.

RÉFÉRENCES

- Bachtrog, D., Mank, J. E., Peichel, C. L., Kirkpatrick, M., Otto, S. P., Ashman, T. L., Hahn, M. W., Kitano, J., Mayrose, I., Ming, R., Perrin, N., Ross, L., Valenzuela, N., Vamosi, J. C., & Tree of Sex Consortium (2014). Sex determination: why so many ways of doing it? *PLoS Biology*, 12(7), e1001899. doi: 10.1371/journal.pbio.1001899. PMID: 24983465; PMCID: PMC4077654.
- Bateman, A. J. (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2, 349-368.
- Bereni, L., Chauvin, S., Jaunait, A., & Revillard, A. (2020). Introduction aux études sur le genre. Deboeck Supérieur.
- Branco, S., Carpentier, F., Rodríguez de la Vega, R. C., Badouin, H., Snirc, A., Le Prieur, S., Coelho, M. A., de Vienne, D. M., Hartmann, F. E., Begerow, D., Hood, M. E., & Giraud, T. (2018). Multiple convergent supergene evolution events in mating-type chromosomes. *Nature Communications*, 9(1), 2000. doi: 10.1038/s41467-018-04380-9. PMID: 29784936; PMCID: PMC5962589.
- Chaix, R., David, B., Hoquet, T., Karlin, C., Lecointre, G., Pfefferkorn, R., Touraille, P., & Vignal, C. (2022). Aux origines du genre. *Reliefs*, MNHN.
- Coelho, S. M., Mignerot, L., & Cock, J. M. (2019). Origin and evolution of sex-determination systems in the brown algae. *New Phytologist*, 222(4), 1751-1756. doi: 10.1111/nph.15694. Epub 2019 Feb 21. PMID: 30667071.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species*. John Murray.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray.
- Davidian, E., Surbeck, M., Lukas, D., Kappeler, P. M., & Huchard, E. (2022). The eco-evolutionary landscape of power relationships between males and females. *Trends in Ecology & Evolution*, 37, 706-718. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.04.004>.
- Fritzsche, K., Henshaw, J. M., Johnson, B. D., & Jones, A. G. (2021). The 150th anniversary of *The Descent of Man*: Darwin and the impact of sex-role reversal on sexual selection research. *Biological Journal of the Linnean Society*, 134, 525-540.
- Fromonteil, S., Marie-Orleach, L., Winkler, L., & Janicke, T. (2023). Sexual selection in females and the evolution of polyandry. *PLoS Biology*, 21(4), e3001916.
- Gowaty, P. A., & Hubbell, S. P. (2009). Reproductive decisions under ecological constraints: it's about time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106 Suppl 1, 10017-10024. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901130106>
- Hare, R. M., & Simmons, L. W. (2019). Sexual selection and its evolutionary consequences in female animals. *Biol. Rev.*, 94, 929-956. doi:10.1111/brv.12484
- Hoquet, T. (2016). *Des sexes innombrables*. Seuil.

RÉFÉRENCES

- Hoquet, T. (2022). *Le nouvel esprit biologique*. PUF.
- Janicke, T., Häderer, I. K., Lajeunesse, M. J., & Anthes, N. (2016). Darwinian sex roles confirmed across the animal kingdom. *Science Advances*, 2, e1500983.
- Jayachandran, S. (2015). The Roots of Gender Inequality in Developing Countries. *Annu. Rev. Econom.*, 7, 63–88.
- Johnson, M. G., & Shaw, A. J. (2016). The effects of quantitative fecundity in the haploid stage on reproductive success and diploid fitness in the aquatic peat moss *Sphagnum macrophyllum*. *Heredity*, 116, 523–530.
- Kwok, A., & Dorken, M. E. (2022). Sexual selection on male but not female function in monoecious and dioecious populations of broadleaf arrowhead (*Sagittaria latifolia*). *Proc. R. Soc. B*, 289, 20220919.
- Laland, K. N., Odling-Smee, J., & Myles, S. (2010). How culture shaped the human genome: bringing genetics and the human sciences together. *Nat. Rev. Genet.*, 11(2), 137–148. <https://doi.org/10.1038/nrg2734>
- Lemaître, J. F., Ronget, V., Tidière, M., Allainé, D., Berger, V., Cohas, A., ... Gaillard, J. M. (2020). Sex differences in adult lifespan and aging rates of mortality across wild mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(15), 8546–8553. <https://doi.org/10.1073/pnas.1911999117>
- Lozano, M., Jiménez-Brobeil, S. A., Willman, J. C., Sánchez-Barba, L. P., Molina, F., & Rubio, Á. (2021). Argaric craftswomen: Sex-based division of labor in the Bronze Age southeastern Iberia. *J. Archaeol. Sci.*, 127, 105239.
- Luoto, S., Krams, I., & Rantala, M. J. (2019). A life history approach to the female sexual orientation spectrum: Evolution, development, causal mechanisms, and health. *Arch. Sex. Behav.*, 48(5), 1273–1308. <https://doi.org/10.1007/s10508-018-1261-0>
- Ly, G., Laurent, R., Lafosse, S., Monidarin, C., Diffloth, G., Bourdier, F., ... Chaix, R. (2019). From matrimonial practices to genetic diversity in Southeast Asian populations: The signature of the matrilineal puzzle. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 374(1780), <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0434>.
- Lynch, M. (2007). *The origins of genome architecture*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Marais, G.A.B., Gaillard, J.M., Vieira, C., Plotton, I., Sanlaville, D., Gueyffier, F., & Lemaître, J.F. (2018). Sex gap in aging and longevity: can sex chromosomes play a role? *Biological Sex Differences*, 9(1), 33. doi: 10.1186/s13293-018-0181-y. PMID: 30016998; PMCID: PMC6050741.
- Muyle, A., Shearn, R., & Marais, G.A. (2017). The Evolution of Sex Chromosomes and Dosage Compensation in Plants. *Genome Biology and Evolution*, 9(3), 627-645. doi: 10.1093/gbe/evw282. PMID: 28391324; PMCID: PMC5629387.
- Otto, S.P., & Lenormand, T. (2002). Resolving the paradox of sex and recombination. *Nature Reviews Genetics*, 3(4), 252-261. doi: 10.1038/nrg761. PMID: 11967550.
- Palmer, D.H., Rogers, T.F., Dean, R., & Wright, A.E. (2019). How to identify sex chromosomes and their turnover. *Molecular Ecology*, 28(21), 4709-4724. doi: 10.1111/mec.15245. Epub 2019 Oct 10. PMID: 31538682; PMCID: PMC6900093.
- Racimo, F., Sikora, M., Vander Linden, M., Schroeder, H., & Lalueza-Fox, C. (2020). Beyond broad strokes: sociocultural insights from the study of ancient genomes. *Nature Reviews Genetics*, 21, 355–366. Available at: <http://dx.doi.org/10.1038/s41576-020-0218-z>.
- Raymond, M., Turek, D., Durand, V., Nila, S., Suryobroto, B., Vadez, J., Barthes, J., Apostoulou, M., & Crochet, P.A. (2022). Increased birth rank of homosexual males: Disentangling the older brother effect and sexual antagonism hypothesis. *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2022.02.22.481477>.
- Renner, S.S., & Müller, N.A. (2021). Plant sex chromosomes defy evolutionary models of expanding recombination suppression and genetic degeneration. *Nature Plants*, 7(4), 392-402. doi: 10.1038/s41477-021-00884-3. Epub 2021 Mar 29. PMID: 33782581.
- Reynolds, Z., Wander, K., Sum, C., Su, M., Thompson, M. E., Hooper, P.L., ... Blumenfeld, T. (2021). Matriliney reverses gender disparities in inflammation and hypertension among the Mosuo of China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(37), <https://doi.org/10.1073/pnas.2112699118>.
- Rivollat, M., Thomas, A., Ghesquière, E., Rohrlarch, A.B., Späth, E., Pemonge, M.-H., Haak, W., Chambon, P., & Deguilloux, M.-F. (2022). Ancient DNA gives new insights into a Norman Neolithic monumental cemetery dedicated to male elites. *PNAS*, 119(18).
- Sanderson, S.K., Heckert, D.A., & Dubrow, J.K. (2005). Militarist, Marxian, and non-Marxian materialist theories of gender inequality: A cross-cultural test. *Social Forces*, 83, 1425–1442.
- Smith, J. Maynard. (1971). What use is sex? *Journal of Theoretical Biology*, 30(2), 319-335.
- Sparacello, V.S., Villotte, S., Shackelford, L.L., & Trinkaus, E. (2017). Patterns of humeral asymmetry among Late Pleistocene humans. *Comptes Rendus Palevol*, 16, 680–689.
- Thomas, A. (2022). Faire parler les morts : comportements des hommes et des femmes néolithiques. In C. Darmangeat & A. Augereau (Eds.), *Aux origines du Genre* (pp. 77-86). PUF/La vie des idées.
- Tonnabel, J., David, P., Janicke, T., Lehner, A., Mollet, J.C., Pannell, J.R., & Dufay, M. (2021). The scope for postmating sexual selection in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 36, 556-567.
- Tonnabel, J., David, P., & Pannell, J.R. (2019). Do metrics of sexual selection conform to Bateman's principles in a wind-pollinated plant? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286, 20190532.
- Tree of Sex Consortium. (2014). Tree of Sex: a database of sexual systems. *Scientific Data*, 1, 140015. doi: 10.1038/sdata.2014.15.
- Villotte, S., & Knüsel, C.J. (2014). "I sing of arms and of a man...": medial epicondylitis and the sexual division of labour in prehistoric Europe. *Journal of Archaeological Science*, 43, 168–174.
- Weber, A.M., Cislighi, B., Meausoone, V., Abdalla, S., Mejía-Guevara, I., Loftus, P., Hallgren, E., Seff, I., Stark, L., Victora, C.G., et al. (2019). Gender norms and health: insights from global survey data. *The Lancet*, 393, 2455–2468.
- Willson, M.F. (1990). Sexual selection in plants and animals. *Trends in Ecology & Evolution*, 5, 210-214.
- Zeng, T.C., Aw, A.J., & Feldman, M.W. (2018). Cultural hitchhiking and competition between patrilineal kin groups explain the post-Neolithic Y-chromosome bottleneck. *Nature Communications*, 9. Available at: <http://dx.doi.org/10.1038/s41467-018-04375-6>.

de la **Le passé,**
dizaine au milliard d'années,
au service **du présent**
& **du futur**

Auteurs : Charline Giguët-Covex (EDYTEM), Catherine Larose (Ampère), Alexandra Schuh (PACEA), Boris Vannière (MSHE & OCCR)

Contributeurs : Jean-Renaud Boisserie (PALEVOPRIM), Sébastien Joannin (ISEM), Catherine Larose (Ampère), Thomas Servais (EVO-ECO-PALEO), Antoine Souron (PACEA)

3 PRIORITÉS SCIENTIFIQUES À ABORDER D'ICI 2030

- ▶ Favoriser les appels à projet « toutes thématiques » incluant une approche temporelle pluri-décennale et au-delà, et des travaux d'observation et/ou de modélisation du passé à visées exploratoires
- ▶ Mettre en place des outils pour la conservation et l'analyse des données de recherche anciennes et futures
- ▶ Rallonger la durée des thèses et des projets de recherche d'une année en moyenne afin d'augmenter la qualité des travaux pour des expériences d'immersion et une maîtrise plus aboutie de l'interdisciplinarité et du dialogue avec la société

Introduction

L'expérience du « temps » est une des grandes questions en écologie et évolution, davantage aujourd'hui, méritant d'être mise en avant comme une réponse à la précipitation qui nous guette face au changement global en cours. Nos comportements, réflexions et actions en tant qu'humains sont guidés et influencés par les histoires et récits du passé. Dans le contexte actuel de défis environnementaux, climatiques et sociaux sans précédent, notre mémoire du passé n'est pas assez lointaine et pas assez riche des expériences vécues par la nature et les sociétés (Colombaroli *et al.*, 2017 ; Dubois *et al.*, 2017 ; Fischer *et al.*, 2018 ; Gillson, Marchand, 2014). Peut-on concevoir un avenir sans expérience et sans mémoire du passé ? Pourquoi et quel intérêt peut-il y avoir à étudier le passé ?

Cet atelier invite à une réflexion fondamentale mais aussi appliquée sur l'usage du passé, non seulement d'un point de vue narratif, mais également comme outil de la démarche scientifique, car il ouvre à des temporalités et des échelles de temps uniques pour appréhender les processus écosystémiques, les boucles de rétroactions qui gouvernent le système Terre et les interactions sociétés/environnements (Crucifix *et al.*, 2017 ; Gillson *et al.*, 2017, 2022 ; Latorre *et al.*, 2016). Quels sont les intérêts des approches temporelles ? Comment maîtriser et décomposer les processus suivant des échelles temporelles et spatiales différenciées ? Dynamique, trajectoire, bascule et héritage, quels sont les enjeux de la paléoperspective ?

Si la mémoire est un trésor à partager, c'est aussi une arme qui peut être manipulée ou un savoir que l'on ignore, volontairement ou pas. Les scientifiques, une fois de plus, peuvent faire le lien et créer du sens dans ces expériences passées pour éviter les pièges de l'ignorance face aux risques environnementaux et leurs conséquences socioéconomiques et écologiques trop souvent non assumés par nos sociétés modernes. L'exploration du passé est également une invitation à développer la curiosité et la modestie au regard d'une compréhension plus nuancée des similarités entre l'humain et le reste du monde vivant. Quelles sont alors les priorités et les orientations

à privilégier en paléosciences, faut-il en avoir, et comment les définir ? Comment combler le fossé entre l'actuel et ses enjeux, et les expériences passées ?

En s'attachant à comprendre les éco- et anthroposystèmes, les interactions complexes entre leurs nombreux constituants et leurs changements sur des échelles de temps longues – depuis l'origine de la vie jusqu'à l'actuel – les sciences du passé ou paléosciences (géologie, paléontologie, paléoécologie, archéologie, histoire) représentent des sources essentielles pour comprendre le temps passé et ainsi informer le présent et le futur. Comment alors appréhender et documenter au mieux le passé ? Quels principes et quelles méthodes en sciences du passé faut-il promouvoir ?

Pour documenter toutes ces questions, nous proposons ici un texte sur le thème de la mémoire « environnementale » dans la société – comment le passé peut-il être au service du présent et du futur ? Ce texte rend compte des contributions et échanges réalisés entre tous les participants à l'atelier « Le passé, de la dizaine au milliard d'années, au service du présent et du futur » des prospectives de CNRS Écologie & Environnement. Il est décomposé en trois parties abordant successivement le pourquoi, les temporalités¹ et les priorités en sciences du passé telles qu'elles pourraient contribuer à la politique scientifique de CNRS Écologie & Environnement dans les années à venir.

1) La mythologie grecque identifie trois temporalités différentes et intéressantes :

- Chronos incarne le temps qui défile de manière linéaire, il fait écho à des tendances sur le long terme, impossibles à percevoir sans étude du passé ;

- Aiôn représente le temps qui se répète comme celui des saisons et, à long terme, les cycles orbitaux de la terre tels que ceux décrits par Milutin Milankovic ;

- Kairos incarne « l'inattendu », c'est-à-dire un basculement avec un « avant » et un « après », il rappelle les concepts de tipping points, transitions critiques et d'événements extrêmes qui interviennent avec des fréquences variables souvent hors de portée des observations courantes et seulement accessibles par des reconstructions du passé.

Le pourquoi ou l'affirmation des sciences du passé : quel est l'intérêt d'étudier le passé ?

Les recherches qui documentent, analysent et interprètent le passé de la Terre, de ses écosystèmes et des sociétés recouvrent un très vaste domaine de connaissances avec une très grande variété d'usages et d'impacts. Ces recherches s'étendent à l'ensemble du domaine des sciences de la Terre et de ses écosystèmes, l'histoire de l'humanité et des sociétés selon des approches aussi variées que la géologie, les paléoenvironnements, la paléontologie, la paléoécologie, la paléoclimatologie, l'anthropologie, l'archéologie, l'histoire et bien d'autres. Il semble utile, dans

le contexte actuel, de faire un tour d'horizon de ces approches et de faire valoir le potentiel des sciences du passé, à la fois pour mieux communiquer sur leur intérêt et pour élaborer la feuille de route de leurs contributions, à la recherche scientifique dans son ensemble et à l'évolution de la société et de son rapport à la nature en particulier. Il s'agit notamment de définir la multitude des apports potentiels de la recherche sur le passé à l'identification, l'analyse, la compréhension ou encore la gestion des enjeux socio-environnementaux contemporains et à venir.

Comment les données du passé, mêmes incomplètes, peuvent-elles aider à comprendre la complexité du monde actuel ?

La diversité des disciplines, des méthodes et des approches couvertes par les sciences du passé permet d'aborder l'ensemble des questionnements autour des enjeux socio-environnementaux actuels. Quelques exemples illustrant la diversité des sujets traités et montrant comment les connaissances acquises sur notre passé peuvent être utilisées pour comprendre notre monde d'aujourd'hui et réfléchir à celui de demain, sont présentés ci-dessous.

L'étude des archives naturelles par des approches sédimentologiques, géochimiques, minéralogiques, isotopiques, l'analyse des microfossiles ou encore de molécules spécifiques permettent de documenter la réponse de divers écosystèmes et des cycles biogéochimiques aux changements globaux. Les archives naturelles renferment également des indices des changements climatiques passés. Toutes ces connaissances uniques peuvent apporter des arguments permettant d'orienter les décideurs dans leurs choix : doit-on agir avec des technologies « innovantes » ou promouvoir les rétroactions naturelles apprises du passé ? Les sciences du passé fournissent aussi des reconstitutions sur plusieurs millénaires des activités humaines passées telles que l'usage des terres, l'exploitation et/ou la gestion des ressources, ce qui permet de questionner nos stratégies de gestion/adaptation actuelles, notamment en termes de durabilité, et les temporalités de cette « durabilité » sous-entendues (Bajard *et al.*,

2017 ; Dearing *et al.*, 2008 ; Jouffroy-Bapicot *et al.*, 2021). Concernant le devenir des espèces sauvages et/ou domestiques (diffusions, expansions, déclin, extinctions), les études du passé fournissent des exemples permettant d'imaginer les bouleversements écologiques induits auxquels on peut s'attendre dans les décennies et siècles à venir (Alsos *et al.*, 2022 ; Connor *et al.*, 2021 ; Liu *et al.*, 2021). L'étude des migrations démographiques et des métissages biologiques et culturels humains passés permet de définir les échelles géographiques et temporelles utiles à leur analyse face au bouleversement climatique en cours.

D'un point de vue théorique, les sciences du passé, par l'analyse des archives sédimentaires et/ou biologiques, apportent le recul nécessaire pour accéder à des référentiels dits « naturels » et ainsi mieux appréhender l'impact des sociétés depuis la Préhistoire, et plus particulièrement avec le développement des grandes civilisations, et surtout de nos économies ou modes d'exploitation modernes (Bennion *et al.*, 2011). Elles permettent aussi de mettre en perspective les observations actuelles, par exemple sur l'évolution des écosystèmes et du climat, avec pour défi de réconcilier les échelles temporelles de l'observation et de la « rétro-observation » (Battarbee *et al.*, 2005). Cette prise de recul apportée par les sciences du passé est indispensable pour démontrer l'existence et évaluer l'ampleur

des changements globaux dans toutes leurs composantes environnementales et climatiques (Vanni re *et al.*, 2016 ; Power *et al.*, 2008).

Un autre atout des sciences du pass  est de produire des donn es multi-indicateurs int gr es dans des approches syst miques visant   mettre en exergue   la fois les for ages et les impacts, et permettant de proposer des hypoth ses sur les m canismes sous-jacents (Dearing *et al.*, 2012 ; Feurdean *et al.*, 2020). Cela permet notamment de mettre en  vidence la complexit  du fonctionnement des  co- et anthroposyst mes et d'investiguer cette complexit  temporelle compl mentaire aux autres sciences d'observation et/ou de mod lisation actuelles et subactuelles (Dearing *et al.*, 2010 ; Lestienne *et al.*, 2022).

D'une part, cette mise en  vidence de la complexit  nous alerte et nourrit le principe de pr caution ; les sciences du pass  se doivent alors d'accompagner la prise de d cision dans les politiques territoriale, environnementale et climatique (Birck *et al.*, 2014). Les  chelles temporelles des processus environnementaux et climatiques peuvent  tre bien plus longues que celles d'une

vie humaine. Les sciences du pass  ont donc un r le   jouer pour int grer la profondeur du temps et les processus lents dans les r flexions politiques et les strat gies de gestion (Dearing *et al.*, 2010 ; Gillson *et al.*, 2017).

D'autre part, les sciences du pass  nous apportent une multitude de connaissances devant nous permettre de faire reculer les th ories fixistes encore bien trop partag es par les soci t s humaines   l' chelle de la plan te. Elles permettent de remettre en cause ou r interroger des paradigmes, tels que celui des premiers peuplements de l'Am rique longtemps attribu s   la culture du peuple Clovis  mergeant vers 13500 ans avant aujourd'hui (Becerra-Valdivia & Higham, 2020 ; Braje *et al.*, 2017 ; Hebda *et al.*, 2022 ; Pedersen *et al.*, 2016).

Enfin, bien que beaucoup de connaissances acquises par les sciences du pass  aient une utilit  imm diate pour nos soci t s d'aujourd'hui, d'autres ne pr sentent pas, ou pas encore, d'application et de valorisation, du moins de prime abord. Elles restent cependant acquises et doivent  tre  galement diffus es au plus grand nombre.

Les sciences du pass  : vers un outil pour les d cideurs

Les connaissances apport es par les sciences du pass  peuvent ou devraient probablement impr gner plus profond ment les politiques de gestion (Dearing *et al.*, 2019 ; Gillson *et al.*, 2022), en particulier dans le contexte actuel d'un recours   des strat gies interventionnistes. Bien qu'il n'y ait rien d' vident ou de certain   observer le pass , les sciences du pass  peuvent pr tendre expliquer ce qui se passe et nourrir notre prospective sur ce qui pourrait se passer, contribuer   anticiper et donc aider   pr venir. D'une part, seule la conjugaison de plusieurs temporalit s permet d'appr hender la notion d'h ritage dans l'analyse du pr sent et la pr paration de l'avenir. D'autre part, compar    l'unicit  du pr sent, la multitude des pass s de la terre, plus ou moins lointains, sont les seuls   offrir plusieurs strat gies et futurs possibles.

Les sciences du pass  ne sont pas uniquement th oriques, elles s'appuient sur des mesures de variables qui refl tent l' volution pass e du syst me Terre, des  co- et anthroposyst mes. Ces

mesures qui nourrissent ou valident des mod les fonctionnels ou pr dictifs dans certains cas sont donc essentiellement pratiques, utilisables pour *a minima* documenter, comprendre et d cider. La soci t  a une envie de connaissance, de savoirs, de savoir d'o  l'on vient. Cet app tit se veut rassurant pour envisager un avenir dans lequel il para t impossible de s'engager sans exp rience et sans m moire du pass . Alors, comment promouvoir ces connaissances et faire en sorte qu'elles impr gnent nos politiques de gestion ?

Les sciences du pass  ont un r le majeur   jouer dans l' ducation scientifique afin de participer d s maintenant   la d finition des enjeux soci taux, environnementaux et  conomiques d'une part, et afin de faciliter la ma trise des diff rentes  chelles de temps par tous les futurs gestionnaires et d cideurs d'autre part. L' tude des origines multiples et complexes, des processus et r troactions s culaires   mill naires et la diffusion de ces savoirs   tous les niveaux de la soci t  doivent permettre une prise de conscience

de la nature de nos liens avec le reste du vivant, de nos cadres de vie, des temporalités de la planète et de celles des humains et de leurs fragilités respectives. Elle doit aussi permettre de lutter contre une forme d'amnésie écologique qui fait prendre pour point de référence un état hérité d'une succession de perturbations passées d'origines parfois totalement anthropiques. Le passé est une mine de connaissances encore à peine exploitée. Les données acquises par les sciences du passé pourraient être utilisées

pour générer des bibliothèques de cas (Messerli *et al.*, 2000). Des exemples, qui illustrent les relations de causes et conséquences, les temporalités des interactions et processus, et qui paraissent indispensables pour avancer dans des stratégies de gestion et de développement décennal à séculaire durables. Les données des sciences du passé pourraient également éclairer l'idée visant à multiplier la diversité des modes de gestion afin de maintenir la diversité, à toutes les échelles du vivant.

L'épreuve du temps : dynamique, trajectoire, bascule et héritage ; enjeux de la paléoperspective, intérêts des approches temporelles !

Dans quelle mesure est-il nécessaire de connaître les mécanismes propres à chaque échelle de temps, de l'année au milliard d'années, pour comprendre la dynamique des écosystèmes aujourd'hui ?

Chaque situation résulte d'une évolution ponctuée par des moments clés qui peuvent constituer des tournants ou des ruptures. Les recherches sur le passé permettent d'établir ces trajectoires, ces périodes de bascule ou de changement qui fondent le pourquoi et le comment de nos socioécosystèmes (Dearing, 2008 ; Dearing *et al.*, 2010 ; Giguet-Covex *et al.*, 2023). Cette épreuve du temps constitue

donc un héritage unique et indispensable pour comprendre notre présent et envisager le futur. Comment les études des dynamiques et limites systémiques passées peuvent-elles peser dans l'analyse des anthroposystèmes actuels et la mise en place des stratégies de gestion pour l'avenir ? Quelle est la part héritée de l'histoire passée en regard des forçages modernes dans le fonctionnement actuel et futur des socioécosystèmes ? Comment évaluer le poids potentiel et la durée d'impact possible des choix socioéconomiques et environnementaux présents sur les dynamiques (trajectoires, points de bascule) écosystémiques et climatiques futures ?

Qu'entend-on par notion d'héritage ?

La notion d'héritage comporte plusieurs facettes. Une des facettes de cette notion repose sur la trajectoire suivie par l'écosystème² étudié. Cette trajectoire, intégrant des tournants et des ruptures, pèse de manière évidente sur l'état actuel de nos écosystèmes par ailleurs soumis à de nouveaux forçages climatiques, anthropiques, géologiques... Les derniers tournants, ruptures, changements d'état conditionnent fortement l'état actuel des systèmes/écosystèmes étudiés. Ces moments-clés peuvent être plus ou moins anciens. Il est indispensable de connaître

cette trajectoire et les mécanismes sous-jacents pour comprendre où nous en sommes aujourd'hui et vers quoi nous nous dirigeons (Dearing *et al.*, 2010). Il est aussi important de connaître le poids de cet héritage car celui-ci va influencer la réponse du système aux forçages actuels. Il conditionne en quelque sorte la sensibilité actuelle et future du système aux nouveaux forçages. Les approches pluridisciplinaires (histoire, politique, sociologie, paléobiologie, archéologie...) permettent d'intégrer et de mieux comprendre la complexité des trajectoires des écosystèmes.

2) L'écosystème ici intègre les sociétés humaines. Il est préféré au terme « socioécosystème », car les humains et par extension les sociétés qu'ils ont créées, font partie intégrante de l'écosystème. Ce terme permet sans doute de mieux illustrer l'imbrication et la complexité des interactions sociétés/environnements, et de ne pas mettre en opposition l'humanité et la « nature ».

Quelques exemples illustrent cette notion d'héritage et son poids potentiel :

- L'activité humaine passée a diminué la biodiversité des forêts et a impacté leur fonctionnement. Dans certains cas, ces milieux sont devenus plus sensibles aux stress climatiques et environnementaux (Spiecker, 2003), ce qui engendre des répercussions sur leur système de gestion. Quels arbres peut-on planter ? Quelles espèces peuvent être réintroduites ?
- Le passage d'un paysage forestier à un paysage agricole a pour conséquence de rendre plus sensible les sols aux processus d'érosion. La réponse du système à une augmentation des précipitations sera donc accentuée (Giguet-Covex *et al.*, 2012).
- Les fluctuations climatiques passées influencent la migration des animaux et celle des sociétés (Castañeda *et al.*, 2009 ; Hoffmann *et al.*, 2016). La distribution actuelle des espèces et des populations résulte en partie de ces changements passés.
- La transformation par les sociétés humaines des systèmes fluviaux, par exemple pour l'exploitation des graviers, est un héritage actif qui a des conséquences multiples et durables :

incision du lit, niveau d'eau, stabilité des rives, modifications écologiques (Costea, 2018). On ne peut recréer de la charge de gravier. Il y a ici un découplage dans la résolution des processus de production des graviers et la vitesse d'exploitation de cette ressource.

Une autre facette de la notion d'héritage est celle que l'on pourrait qualifier de « mémoire et oubli ». Elle est très bien illustrée par les stocks plus ou moins anciens de matières contaminantes, par exemple le plomb antique/médiéval, les pesticides, les plastiques, qui sont remobilisés et rejetés dans l'environnement ultérieurement (Bajard *et al.*, 2018 ; Guillevic *et al.*, 2023 ; Mottes *et al.*, 2022 ; Sabatier *et al.*, 2014). L'identification de ces zones de stockage et la quantification des stocks et des rejets peuvent être réalisées par des mesures *in situ* : l'instrumentation, ou encore le recours aux archives historiques lorsqu'il s'agit de polluants produits et utilisés récemment. En revanche, cet examen est beaucoup moins évident pour les productions anciennes considérées comme « oubliées », ce qui rend difficile l'identification de la contribution de cet héritage potentiel. Cette facette de la notion d'héritage, au contraire de la précédente, ne s'appuie pas sur une continuité temporelle mais superpose en quelque sorte différentes temporalités.

Étude des trajectoires passées et futures des écosystèmes : importance de la prise en compte des échelles temporelles et spatiales des processus et défis associés

Emboîtement d'échelles des processus

Un des défis actuels est l'articulation entre les différentes échelles non seulement temporelles, mais aussi spatiales des processus régissant le fonctionnement des écosystèmes et donc leur trajectoire. Les interactions ou imbrications entre ces différentes échelles peuvent rendre complexe la compréhension et l'étude de l'évolution des écosystèmes. Par exemple, des rétroactions peuvent se dérouler à différentes échelles : il peut exister de l'inertie à la suite d'une action. Ces questions d'emboîtement d'échelles et d'interactions temporelles peuvent être explorées, notamment à l'aide de modèles mécanistiques.

Résolution temporelle des études

Les sciences du passé permettent d'accéder à la profondeur du temps, mais pas toujours à la résolution temporelle nécessaire pour obtenir des enregistrements comparables à ceux des observations des changements actuels, ce qui constitue une des limites à leur compréhension et donc à l'extrapolation des changements futurs. Par exemple, en ce qui concerne les mesures de concentrations de CO₂ dans l'atmosphère et les relations avec la température, sur de longues échelles de temps (Mills *et al.*, 2019), nous ne sommes pas capables de capter des variations à haute résolution

temporelles alors que les changements observés aujourd'hui s'opèrent rapidement. Il est donc difficile d'évaluer plus précisément, à l'échelle de temps correspondant à la contribution anthropique notamment, le rôle du CO₂ et d'autres gaz sur les variations de la température globale et des océans en particulier. On a ici un exemple concret illustrant la difficulté de réconcilier les échelles temporelles de l'observation et de la « rétro-observation » avec les implications sur notre capacité de compréhension des phénomènes. Nos disciplines s'appuient aussi beaucoup sur le paradigme de l'actualisme, c'est-à-dire sur l'idée que les mêmes causes ont eu les mêmes effets aujourd'hui et hier. Mais est-ce toujours applicable ? Ceci peut être vu comme une limite de l'utilisation des sciences du passé et doit être expérimenté, car, pour prévoir demain, on ne peut pas non plus uniquement s'appuyer sur la compréhension des mécanismes actuels d'autant que le passé peut offrir un éventail des possibles plus large.

Projection et temporalité

La prise en compte des échelles temporelles des processus est essentielle pour la prédiction, ou plutôt la projection, de scénarios futurs. Il faut intégrer une symétrie passée/future dans la distance temporelle et la résolution des processus, rechercher la résolution et la profondeur temporelle correspondant précisément à la dynamique étudiée. Un exemple probant est la question de l'extinction, ou plutôt de l'érosion de la biodiversité, et de sa perception au cours du temps ; en fonction de l'échelle temporelle à laquelle on se place, l'appréciation du phénomène et ses implications correspondent à des enjeux différents. Toutes les espèces seraient-elles amenées à disparaître ?

Débloquer les verrous

Relever les défis autour des questions des échelles de temps nécessite non seulement de fournir des efforts pour augmenter la résolution temporelle et spatiale de nos études, mais également de développer les méthodes d'analyses et les outils adéquats (Seddon *et al.*, 2014). Intégrer au sein de projets uniques

des approches de suivis environnementaux, de rétro-observation, d'expérimentation et de modélisation est probablement une des clés pour mieux comprendre les processus et les échelles de temps et d'espaces auxquels ils opèrent.

De la mer Méditerranée à l'océan profond, des écosystèmes construits par les sociétés humaines depuis des millénaires à ceux encore « vierges » ; il existe, pour chacun d'entre eux, une urgence à en comprendre les temporalités et l'équilibre « durable ». Les fronts pionniers de colonisation moderne pour l'exploitation des ressources minérales ou simplement l'étendue des terres agropastorales, tels qu'en forêts tropicales, dans les grands deltas et marais de la planète (comme en Amazonie ou au Congo), ou encore dans les écosystèmes des hautes latitudes, manquent cruellement d'appréciation des impacts à moyen et long termes des actions qui y sont menées. Les travaux de recherche sur ces temporalités et ces espaces clés représentent l'épsilon des investissements consentis à l'exploitation et empêchent toute discussion équilibrée vis-à-vis des enjeux environnementaux et de leurs implications socioéconomiques face aux bulldozers de la « croissance » et de son appétit gargantuesque pour les ressources de toutes sortes. Il paraît indispensable de débloquer le verrou de la durabilité de nos actions en mesurant leur coût environnemental à moyenne et longue échelle de temps en valeurs écologique, sociale et économique.

Priorités et orientations de la recherche sur le passé : faut-il en avoir ? Comment les définir ?

L'établissement de priorités de recherche et d'orientations stratégiques dans le domaine des sciences écologiques et environnementales répond-il à un besoin défini par les enjeux actuels et futurs ou s'agit-il d'un leurre face à notre ignorance du passé et aux inconnues à venir ? L'immensité du passé et des futurs nous invite aussi à faire des choix, à prioriser l'effort de recherche mais aussi à garantir la découverte inattendue. Par exemple, les travaux sur les flores du Carbonifère ne présageaient pas, mais ont été fort utiles à l'essor de l'industrie du charbon au XIX^e siècle qui a été identifiée plus

récemment comme une des causes du changement climatique en cours. Il s'agit donc de définir des orientations thématiques de recherche incluant la recherche sur le passé et basées sur les motivations du présent, tout en préservant si possible la diversité des approches, des objets et des périodes d'études. Quelles sont donc les motivations qui pourraient présider aux choix de thématiques de recherche prioritaires, et comment préserver la diversité des spécialités de recherche pour garantir une anticipation de tous les possibles et une recherche aux frontières de la connaissance ?

Le changement global : une évidente priorité reflétant les enjeux actuels à toutes les échelles spatiales

L'histoire des sciences montre que la fabrication des connaissances est conjoncturelle ; cette énergie créatrice de savoirs et de sciences émane des aspirations politiques, sociales, culturelles, économiques et environnementales des sociétés à des moments-clés de leur histoire. La science répond donc à des questions de sociétés contemporaines de celles-ci ou inscrites dans une trajectoire d'évolution de ces mêmes sociétés. Les exemples les plus évidents aujourd'hui sur le plan environnemental concernent bien évidemment le réchauffement climatique et la perte de la biodiversité. Ceux-ci s'imposent aux sociétés, et quelles qu'en soient les réponses possibles : conservation, mitigation ou adaptations, il y a un besoin urgent de connaissances sur les implications et risques à venir, sur les chaînes de processus et les mécanismes de rétroactions, et sur la réalité de ce qu'il peut advenir si l'on ne fait rien, pas assez, ou pas ce qu'il aurait fallu. Il y a donc certainement un enjeu de priorités quand il s'agit de donner des perspectives temporelles et mécanistiques concrètes à un sujet brûlant d'actualité (IPCC, 2021).

Notre compréhension partielle et notre manque de réactivité face à ce qui se joue actuellement, s'expliquent en partie par notre méconnaissance du passé. En effet, il semble difficile d'argumenter que mieux connaître notre passé,

l'histoire environnementale et la vie de la Terre puissent ne pas être utiles et/ou n'avoir aucune applicabilité. L'étude du passé ne peut pas être considérée comme une recherche fondamentale aux débouchés incertains, puisque cette connaissance représente l'un des outils fondamentaux de la prise de décision quant à la gestion temporelle des écosystèmes et environnements actuels et futurs. L'intérêt socio-économique des recherches en sciences du passé réside donc dans la maîtrise et l'expertise acquise sur les processus et trajectoires passées. Dans cette logique, les observations de nos environnements et écosystèmes aujourd'hui incompris peuvent être ce qui préside en partie aux choix des priorités de recherche sur le passé. Il s'agit d'une approche actualiste ou contemporanéiste de la stratégie visant à établir les priorités de recherche. Les observations et enjeux ne manqueront certainement pas, mais les limites de la recherche « au présent » s'établissent dans le fait que celle-ci est intrinsèquement liée à l'actualité, qui est un prisme grossissant et altère ainsi notre intérêt pour des enjeux à d'autres échelles de temps, moins évidents à nos yeux aujourd'hui. Par exemple, concernant la question de l'érosion de la biodiversité, on est probablement trop enclin à donner beaucoup d'importance à la protection de certaines espèces emblématiques. Il pourrait être essentiel de cibler aussi des espèces clés des chaînes

trophiques afin de préserver un maximum de services écosystémiques, tout en continuant les actions de communications indispensables

pour convaincre et recueillir l'adhésion à un investissement public dans la gestion durable des écosystèmes et du système Terre.

Favoriser une science de tous les possibles : une nécessité

L'étude du passé et les paléosciences se définissent respectivement comme une seule et une multitude de spécialités scientifiques couvrant un domaine aussi vaste que l'univers, la vie et les sociétés réunis. Depuis plusieurs années maintenant, la recherche s'appuie sur des approches intégratives combinant plusieurs disciplines, méthodes et/ou indicateurs. Cependant, la pratique se heurte bien souvent à des difficultés épistémologiques, théoriques ou encore parfois structurelles qui limitent la réalisation de ces travaux aux interfaces. Il s'agit donc aussi d'établir les jalons pour dépasser ces limites et accélérer la mise en pratique quotidienne de recherches intégratives, inter- et transdisciplinaires en sciences du passé.

Par ailleurs, malgré l'évidence que représentent certains enjeux actuels dans l'établissement des priorités de recherche sur le passé, considérer seulement les sciences du passé comme un ensemble de disciplines à « buts déterminés » semble risqué. Une recherche tous azimuts dans le passé, guidée principalement par la qualité de la démarche scientifique, semble également nécessaire. Sans faire de la sérendipité une fin en soi, il est important d'établir la recherche sur le passé au travers d'une grande diversité de sujets, dans de multiples directions et de spé-

cialités avec pour objectif à court, moyen et long terme, d'étendre nos connaissances sans limites prédéterminées. Il y a une nécessité d'inscrire les priorités de recherche sur le passé dans une logique à la fois de conservation et d'extension de la diversité des profils et des compétences (disciplinaires, thématiques, méthodologiques, chronologiques...), d'investir dans l'interdisciplinarité des parcours de recherche, tout autant que de favoriser l'émergence de nouvelles disciplines et/ou technologies. Pour cela, il apparaît primordial de continuer à soutenir les travaux d'observation et de documentation à visées exploratoires, sans lien direct et nécessaire avec le présent, qui puissent préfigurer l'analyse et la compréhension d'enjeux inconnus et l'acquisition de connaissances originales. Ces travaux contribuent alors à nourrir petit à petit la diversité des savoirs communs, telle une « grande » base de données sur le passé ouverte vers le futur représentant une conscience universelle, socle des choix à venir. Cela doit inévitablement s'accorder avec un renforcement des programmes et stratégies sur l'inventaire, l'archivage, la gestion et la réutilisation des données de la recherche existantes et futures, selon les principes récemment établis de la science ouverte entre partenaires académiques, mais aussi pour et avec la société.

Propositions

L'accessibilité aux données et l'interdisciplinarité associée à une amélioration de la communication entre chercheurs apparaissent comme des priorités centrales au sein de la communauté scientifique travaillant sur le passé et au-delà. Premièrement, la mise en place d'outils pour la conservation, l'analyse et la mise en relation des données de recherche anciennes et récentes constituent une préoccupation majeure. En effet, l'accumulation et le traitement des données représentent des enjeux auxquels une réponse efficace se doit d'être proposée afin de favoriser l'établissement de modèles prédictifs à grande échelle, non seulement dans le temps,

mais aussi à une échelle mondiale (Goring *et al.*, 2015 ; Seddon *et al.*, 2014 ; Williams *et al.*, 2018). Le partage de données à travers une science plus ouverte favoriserait également l'émergence d'une science plus « écologique », en accord avec les enjeux actuels. Enfin, le croisement de disciplines pour répondre à une question scientifique représente un moyen indispensable de proposer une science de qualité. En cela, la diversité des spécialités de recherche sur le passé ainsi que la variabilité des expériences doivent être entretenues de toutes les manières. Pour ce faire, la capacité de monter des projets en partenariat avec des

chercheurs de différents horizons est indispensable, elle doit être favorisée par la création d'outils permettant une identification mutuelle et une communication plus facile entre ces derniers. Il serait pour cela utile d'établir une cartographie fine et accessible à toutes et tous des compétences et expertises de recherche dans les sciences du passé afin de permettre une recherche spontanée et un réseautage efficace pour le montage de projets. Par ailleurs, les sciences du passé ont besoin de développer des « avenues », au-delà des ponts actuels, avec les sciences du présent dans leur ensemble (par exemple l'agronomie, l'hydrologie, l'écologie, l'écotoxicologie) et plus spécifiquement avec les sciences exactes (telles que les mathématiques, la physique/chimie...), mais aussi les sciences sociales (sociologie, économie...). Ces rapprochements apparaissent essentiels pour avancer sur la compréhension des trajectoires, pour quantifier, modéliser et mesurer les effets et conséquences de nos actions, pour proposer des projections avec les incertitudes associées, indispensables à l'évaluation des risques géosystémiques, écologiques et sociétaux (Dearing *et al.*, 2015 ; Seddon *et al.*, 2014).

Un des moyens indispensables pour faire émerger des priorités basées sur l'excellence et les compétences existantes est probablement de favoriser les appels à projet « blancs ». Cela permet de préserver une vision pragmatique de la politique scientifique dans un domaine aussi large que la recherche sur le passé en général. Nous retiendrons aussi l'intérêt que l'on pourrait avoir à promouvoir la recherche au sein d'une plus grande diversité de « figures » écosystémiques emblématiques telles que l'océan profond, les forêts tropicales, les grands deltas, le bassin méditerranéen, les milieux de montagne, les zones arides et bien d'autres milieux à forts enjeux d'exploitation, de vie et de durabilité. Il y a depuis quelques années des focus de recherche sur des espaces géographiques de dimension mondiale, comme l'Arctique, et d'autres anthroposystèmes d'échelle plus régionale, étudiés dans le cadre des observatoires homme/milieux (OHM) ou des zones ateliers (ZA). Ces expériences acquises peuvent certainement en ouvrir de nouvelles concernant des terrains et espaces différents, qui seront sources de diversification et de développement d'études interdisciplinaires à long terme. Cette

ouverture pourrait alors contribuer à une veille active de plus grande échelle sur l'avenir et les enjeux environnementaux de notre planète. Nous proposons que soient avant tout promus les travaux qui documentent et analysent les enjeux pluridécennaux à pluriséculaires, se rapportant à divers choix de gestion et d'exploitation environnementale, et qui nous permettent donc de regarder au-delà du cadre trop étroit d'une seule génération de décideurs. Thématiquement, il s'agit de mettre la question des temporalités environnementales au cœur des priorités de la programmation scientifique.

Une autre piste pour promouvoir les approches intégratives devrait inclure l'expérience de cette démarche le plus tôt possible dans les formations à l'université, en favorisant la personnalisation des parcours et en valorisant cette diversification. Il est aussi fondamental de la présenter dès l'école dans la formulation de la culture scientifique. Sans oublier la dernière étape de la formation universitaire, les thèses, qui pourraient être également plus longues afin d'augmenter la qualité du travail au travers d'expériences d'immersion et d'une maîtrise plus aboutie de l'interdisciplinarité, du dialogue avec la société et de l'apport de la recherche académique.

Les scientifiques ont aussi un rôle important à jouer dans la transmission des savoirs vers les politiques et le grand public. Il existe des liens étroits notamment avec les gestionnaires d'espaces protégés, mais les relations à d'autres niveaux de décision sont encore peu développées, ce qui constitue un frein à la transmission des connaissances les plus récentes et à la co-construction de nouveaux projets de recherche à la frontière entre enjeux socio-environnementaux et besoins de connaissances fondamentales. Des solutions doivent être mises en place pour améliorer le dialogue et la communication de nos travaux vers les décideurs. Les difficultés de dialogue restent encore trop liées à des problèmes structurels, caractérisant la relation entre le monde académique et les organismes de gestion et de décision. Un système de médiation entre les scientifiques et les gestionnaires et/ou décideurs pourrait être une des solutions permettant de faciliter le dialogue. Il serait également pertinent de réfléchir à des outils et des pratiques de travail permettant de faire le pont entre la nécessité de gestion et le besoin de recherche.

Les sciences du passé doivent permettre de promouvoir auprès des politiques et du grand public la notion de changements à toutes les échelles de temps et de former à la maîtrise des échelles temporelles. Par exemple, elles nourrissent les réflexions sur les impacts ou plutôt sur les effets de certains forçages sur les écosystèmes à différentes échelles temporelles, et permettent de proposer des approches moins binaires des changements, avec notamment l'intégration des notions de trajectoire et interactions. Il est aussi

important de ne pas négliger les incertitudes dans notre perception de l'environnement. Les médias constituent un moyen efficace de transmission des connaissances acquises par les sciences du passé à travers de projets coconstruits avec les scientifiques. Ils sont également un moyen d'intervenir dans le débat public pour informer et promouvoir les approches « paléo » afin de juger des choix et stratégies d'aménagement du territoire, des choix énergétiques, des risques et enjeux patrimoniaux et environnementaux.

Conclusion

Un écosystème, ou une société et son environnement, pour lequel les temporalités multiples ne sont pas prises en compte, de même que leur trajectoire à toutes les échelles de temps et d'espace, entraînera une incapacité à faire face aux perturbations récurrentes et ou épisodiques, de faible et/ou forte intensité. Les recherches sur le passé représentent donc un héritage précieux, capable de nourrir notre besoin de projection et mener à bien des politiques d'anticipation. Parmi les diverses crises actuellement traversées par nos sociétés et écosystèmes (climatique, écologique, sanitaire...), toutes sont d'ordre scientifique : elles alertent les chercheurs sur leur méconnaissance des systèmes, des processus passés et en cours. Le rôle fondamental des sciences du passé réside donc dans la compréhension des trajectoires de ces derniers au cours du temps. Il paraît alors indispensable, afin de comprendre le fonctionnement des éco- et anthroposystèmes, de s'affranchir d'une vision extemporanée de nos enjeux actuels qui pourrait nous enfermer dans une approche utilitariste du vivant. Pour ce faire, l'accumulation et la mise en relation des données à différentes échelles (dans le temps mais également à un niveau international),

le maintien d'une diversité des spécialisations et l'interdisciplinarité, représentent des facteurs primordiaux. Favoriser la diversité des recherches/disciplines/spécialités nécessite cependant des moyens financiers et dépend de prises de décisions qui ne sont pas toujours du ressort des scientifiques. Les décisions scientifiques et politiques sont indissociables, mais nécessitent un degré de communication entre elles, car celles-ci ne se conçoivent pas sur la même échelle de temps. Le rôle du chercheur dans la société, acteur d'une science ouverte et écologique, doit être repensé, en offrant plus de temps (thèse rallongée à 4 ans, financement pluriannuel...) et de motivation (appels à projet dédiés) à l'exploration, l'archivage, la transmission et la communication du passé de la Terre, des écosystèmes et des sociétés. Il s'agit de n'oublier aucun écosystème, qu'il soit froid ou chaud, sec ou humide, proche ou lointain, passé ou présent. Les temporalités des dynamiques environnementales naturelles ou induites par les activités anthropiques peuvent, en revanche, servir de colonne vertébrale à la priorisation des actions de recherche. Ensemble, ces facteurs sont proposés comme profitables à l'établissement de priorités de recherche.

RÉFÉRENCES

- Alsos, I.G., Rijal, D.P., Ehrich, D., Karger, D.N., Yoccoz, N.G., Heintzman, P.D., Brown, A.G., Lammers, Y., Pellissier, L., Alm, T., Bråthen, K.A., Coissac, E., Merkel, M.K.F., Alberti, A., Denoed, F., Bakke, J., PhyloNorway Consortium. (2022). Postglacial species arrival and diversity buildup of northern ecosystems took millennia. *Sci. Adv.* 8, eabo7434. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abo7434>
- Bajard, M., Etienne, D., Quinsac, S., Dambrine, E., Sabatier, P., Frossard, V., Gaillard, J., Develle, A.-L., Poulenard, J., Arnaud, F., Dorioz, J.-M. (2018). Legacy of early anthropogenic effects on recent lake eutrophication (Lake Bénit, northern French Alps). *Anthropocene* 24, 72–87. <https://doi.org/10.1016/j.ancene.2018.11.005>
- Bajard, M., Poulenard, J., Sabatier, P., Develle, A.-L., Giguët-Covex, C., Jacob, J., Crouzet, C., David, F., Pignol, C., Arnaud, F. (2017). Progressive and regressive soil evolution phases in the Anthropocene. *CATENA* 150, 39–52. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.11.001>
- Battarbee, R.W., John Anderson, N., Jeppesen, E., Leavitt, P.R., 2005. Combining palaeolimnological and limnological approaches in assessing lake ecosystem response to nutrient reduction. *Freshwater Biology* 50, 1772–1780. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01427.x>
- Becerra-Valdivia, L., Higham, T. (2020). The timing and effect of the earliest human arrivals in North America. *Nature* 584, 93–97. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2491-6>
- Bennion, H., Battarbee, R.W., Sayer, C.D., Simpson, G.L., Davidson, T.A. (2011). Defining reference conditions and restoration targets for lake ecosystems using palaeolimnology: a synthesis. *Journal of Paleolimnology* 45, 533–544. <https://doi.org/10.1007/s10933-010-9419-3>
- Birck, C., Epailard, I., Leccia, M.-F., Morand, A., Miaud, C., Bertrand, C., Cavalli, L., Jacquet, S., Moulllec, P., Bonnet, R., Sagot, C., Franquet, E., Nellier, Y.M., Perga, M.E., Cottin, N., Pignol, C., Malet, E., Naffrechoux, E., Giguët-Covex, C., Jouffroy-Bapicot, I., Etienne, D., Millet, L., Sabatier, P., Wilhelm, B., Perren, B., Arnaud, F. (2014). Sentinel lakes: a network for the study and management of mountain lakes in the French Alps and in Corsica. *ecomont* 5, 63–69. <https://doi.org/10.1553/eco.mont-5-1s63>
- Braje, T.J., Dillehay, T.D., Erlandson, J.M., Klein, R.G., Rick, T.C. (2017). Finding the first Americans. *Science* 358, 592–594. <https://doi.org/10.1126/science.aao5473>
- Castañeda, I.S., Mulitza, S., Schefuß, E., Lopes dos Santos, R.A., Sinninghe Damsté, J.S., Schouten, S. (2009). Wet phases in the Sahara/Sahel region and human migration patterns in North Africa. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106, 20159–20163.
- Colombaroli, D., Whitlock, C., Tinner, W., Conedera, M. (2017). Paleo records as a guide for ecosystem management and biodiversity conservation. *PAGES Magazine* 25, 2, 78-79. <https://doi.org/10.22498/pages.25.2.78>
- Connor, S.E., Araújo, J., Boski, T., Gomes, A., Gomes, S.D., Leira, M., Freitas, M.C., Andrade, C., Morales-Molino, C., Franco-Múgica, F., Akindola, R.B., Vannière, B. (2021). Drought, fire and grazing precursors to large-scale pine forest decline. *Diversity and Distributions* 27, 7, 1138-1151 <https://doi.org/10.1111/ddi.13261>
- Crucifix, M., de vernal, A., Franzke, C., von Gunten, L. (2017). Centennial to Millennial Climate Variability 25, 3, 131-166. <https://doi.org/10.22498/pages.25.3>
- Dearing, J., Acma, B., Bub, S., Chambers, F., Chen, X., Cooper, J., Crook, D., Dong, X., Dotterweich, M., Edwards, M., Foster, T., Gaillard, M.-J., Galop, D., Gell, P., Gil, A., Jeffers, E., Jones, R., Anupama, K., Langdon, P., Marchant, R., Mazier, F., McLean, C., Nunes, L., Sukumar, R., Suryaprakash, I., Umer, M., Yang, X., Wang, R., Zhang, K. (2015). Social-ecological systems in the Anthropocene: The need for integrating social and biophysical records at regional scales. *The Anthropocene Review* 2, 220–246.
- Dearing, J.A. (2008). Landscape change and resilience theory: a palaeoenvironmental assessment from Yunnan, SW China. *The Holocene* 18, 117–127. <https://doi.org/10.1177/0959683607085601>
- Dearing, J.A., Braimoh, A.K., Reenberg, A., Turner, B.L., van der Leeuw, S. (2010). Complex Land Systems: the Need for Long Time Perspectives to Assess their Future. *Ecology and Society* 15. <https://doi.org/10.5751/ES-03645-150421>
- Dearing, J.A., Jones, R.T., Shen, J., Yang, X., Boyle, J.F., Foster, G.C., Crook, D.S., Elvin, M.J.D. (2008). Using multiple archives to understand past and present climate–human–environment interactions: the lake Erhai catchment, Yunnan Province, China. *J Paleolimnol* 40, 3–31. <https://doi.org/10.1007/s10933-007-9182-2>
- Dearing, J.A., Yang, X., Dong, X., Zhang, E., Chen, X., Langdon, P.G., Zhang, K., Zhang, W., Dawson, T.P. (2012). Extending the timescale and range of ecosystem services through paleoenvironmental analyses, exemplified in the lower Yangtze basin. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109, E1111–E1120. <https://doi.org/10.1073/pnas.1118263109>
- Dearing, J.A., Zhang, K., Cao, W., Dawson, T.P., McKay, D.A., Sillitoe, P., Treves, R., Yang, X. (2019). Who determines the trade-offs between agricultural production and environmental quality? An evolutionary perspective from rural eastern China. *International Journal of Agricultural Sustainability* 17, 347–366. <https://doi.org/10.1080/14735903.2019.1667141>
- Dubois, N., Saulnier-Talbot, É., Mills, K. et al. (2018). First human impacts and responses of aquatic systems: A review of palaeolimnological records from around the world. *The Anthropocene Review*, 5(1), 28–68. <https://doi.org/10.1177/2053019617740365>
- Feurdean, A., Vannière, B., Finsinger, W. et al. (2020). Fire risk modulation by long-term dynamics in land cover and dominant forest type in Eastern and Central Europe. *Biogeosciences* 17, 1213-1230. <https://doi.org/10.5194/bg-17-1213-2020>
- Fischer, H., Meissner, K.J., Mix, A.C. et al. (2018). Palaeoclimate constraints on the impact of 2 °C anthropogenic warming and beyond. *Nature Geoscience* 11, 474–485. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0146-0>
- Giguët-Covex, C., Arnaud, F., Enters, D., Poulenard, J., Millet, L., Francus, P., David, F., Rey, P.J., Wilhelm, B., Delannoy, J.-J. (2012). Frequency and intensity of high-altitude floods over the last 3.5 ka in northwestern French Alps (Lake Anterne). *Quaternary Research* 77, 12–22. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2011.11.003>
- Giguët-Covex, C., Bajard, M., Chen, W., Walsh, K.J., Rey, P.J., Messenger, E., Etienne, D., Sabatier, P., Ficaretola, F.G., Gielly, L., Blanchet, C., Guffond, C., Chiquet, P., Arnaud, F., Poulenard, J. (2023). Long-term trajectories of mountain agro-ecosystems in the North-Western Alps. *Reg Environ Change* 23, 58. <https://doi.org/10.1007/s10113-023-02030-5>
- Gillson, L., Gell, P., von Gunten, L. (2017). Sustaining Earth's Biodiversity. *PAGES Magazine* 25, 2, 76-130. <https://doi.org/10.22498/pages.25.2>
- Gillson, L., Marchand, R. (2014). From myopia to clarity: sharpening the focus of ecosystem management through the lens of palaeoecology. in *Ecology & Evolution* 29, 6, 317-325. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.03.010>
- Gillson, L., Whitlock, C., Gell, P., Prader, S., Tinner, W., Eggleston, S. (2022). Using Paleoeecology in Restoration Ecology. *PAGES Magazine* 30, 1, 64p. <https://doi.org/10.22498/pages.30.1>
- Goring, S., Dawson, A., Simpson, G.L., Ram, K., Graham, R.W., Grimm, E.C., Williams, J.W. (2015). Neotoma: A Programmatic Interface to the Neotoma Paleoeecological Database. *Open Quaternary* 1. <https://doi.org/10.5334/oq.ab>
- Guillevic, F., Rossi, M., Develle, A.-L., Spadini, L., Martins, J.M.F., Arnaud, F., Poulenard, J. (2023). Pb dispersion pathways in mountain soils contaminated by ancient mining and smelting activities. *Applied Geochemistry* 150, 105556. <https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2022.105556>
- Hebda, C.F.G., McLaren, D., Mackie, Q., Fedje, D., Pedersen, M.W., Willerslev, E., Brown, K.J., Hebda, R.J. (2022). Late Pleistocene palaeoenvironments and a possible glacial refugium on northern Vancouver Island, Canada: Evidence for the viability of early human settlement on the northwest coast of North America. *Quaternary Science Reviews* 279, 107388. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2022.107388>

- Hoffmann, D.L., Rogerson, M., Spötl, C., Luetscher, M., Vance, D., Osborne, A.H., Fello, N.M., Moseley, G.E. (2016). Timing and causes of North African wet phases during the last glacial period and implications for modern human migration. *Sci Rep* 6, 36367. <https://doi.org/10.1038/srep36367>
- IPCC. (2021). *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Masson-Delmotte, V., P.Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leit-zell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 2391 pp. <https://doi.org/10.1017/9781009157896>
- Jouffroy-Bapicot, I., Pedrotta, T., Debret, M., Field, S., Sulpizio, R., Zanchetta, G., Sabatier, P., Roberts, N., Tinner, W., Walsh, K., Vannièrè, B. (2021). Olive groves around the lake. A ten-thousand-year history of a Cretan landscape (Greece) reveals the dominant role of humans in making this Mediterranean ecosystem. *Quaternary Science Reviews* 267, 107072 <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2021.107072>
- Latorre, C., Wilmshurst, J.M., von Gunten, L. (2016). Climate change and cultural evolution. *PAGES Magazine* 24, 2, 53-84. <https://doi.org/10.22498/pages.24.2>
- Lestienne, M., Vannièrè, B., Curt, T., Jouffroy-Bapicot, I., Hély, C. (2022). Integrating past variability in climate-driven Mediterranean fire hazard assessments for 2020-2100. *Climatic Change* 170, 14. <https://doi.org/10.1007/s10584-021-03258-y>
- Liu, S., Kruse, S., Scherler, D., Ree, R.H., Zimmermann, H.H., Stoof-Leichsenring, K.R., Epp, L.S., Mischke, S., Herzsuh, U. (2021). Sedimentary ancient DNA reveals a threat of warming-induced alpine habitat loss to Tibetan Plateau plant diversity. *Nat Commun* 12, 2995. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22986-4>
- Messerli, B., Grosjean, M., Hofer, T., Nu, L. (2000). From nature-dominated to human-dominated environmental changes. *Quaternary Science Reviews* 19, 1-5, 459-479. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(99\)00075-X](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(99)00075-X)
- Mills, B.J.W., Krause, A.J., Scotese, C.R., Hill, D.J., Shields, G.A., Lenton, T.M. (2019). Modelling the long-term carbon cycle, atmospheric CO₂, and Earth surface temperature from late Neoproterozoic to present day. *Gondwana Research* 67, 172–186. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2018.12.001>
- Mottes, C., Sabatier, P., Evrard, O., Cottin, N., Arnaud, F., Comte, I., Piot, C., Lesueur-Jannoyer, M., Lichtfouse, E., Poulénard, J. (2022). Pesticide resurrection. *Environ Chem Lett* 20, 3357–3362. <https://doi.org/10.1007/s10311-021-01347-z>
- Pedersen, M.W., Ruter, A., Schweger, C., Friebe, H., Staff, R.A., Kjeldsen, K.K., Mendoza, M.L.Z., Beaudoin, A.B., Zutter, C., Larsen, N.K., Potter, B.A., Nielsen, R., Rainville, R.A., Orlando, L., Meltzer, D.J., Kjær, K.H., Willerslev, E. (2016). Postglacial viability and colonization in North America's ice-free corridor. *Nature* 537, 45–49. <https://doi.org/10.1038/nature19085>
- Power, M. J., Marlon, J., Ortiz, N. et al. (2008). Changes in fire regime since the Last Glacial Maximum : an assessment based on a global synthesis and analysis of charcoal data. *Climate Dynamics*, 30, 887-907. <https://doi.org/10.1007/s00382-007-0334-x>
- Sabatier, P., Poulénard, J., Fanget, B., Reyss, J.-L., Develle, A.-L., Wilhelm, B., Ployon, E., Pignol, C., Naffrechoux, E., Dorioz, J.-M., Montuelle, B., Arnaud, F. (2014). Long-term relationships among pesticide applications, mobility, and soil erosion in a vineyard watershed. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 15647–15652. <https://doi.org/10.1073/pnas.1411512111>
- Seddon, A.W.R., Mackay, A.W., Baker, A.G., Birks, H.J.B., Breman, E., Buck, C.E., Ellis, E.C., Froyd, C.A., Gill, J.L., Gillson, L., Johnson, E.A., Jones, V.J., Juggins, S., Macias-Fauria, M., Mills, K., Morris, J.L., Nogués-Bravo, D., Punyasena, S.W., Roland, T.P., Tanentzap, A.J., Willis, K.J., Aberhan, M., van Asperen, E.N., Austin, W.E.N., Battarbee, R.W., Bhagwat, S., Belanger, C.L., Bennett, K.D., Birks, H.H., Bronk Ramsey, C., Brooks, S.J., de Bruyn, M., Butler, P.G., Chambers, F.M., Clarke, S.J., Davies, A.L., Dearing, J.A., Ezard, T.H.G., Feurdean, A., Flower, R.J., Gell, P., Hausmann, S., Hogan, E.J., Hopkins, M.J., Jeffers, E.S., Korhola, A.A., Marchant, R., Kiefer, T., Lamentowicz, M., Larocque-Tobler, I., López-Merino, L., Liow, L.H., McGowan, S., Miller, J.H., Montoya, E., Morton, O., Nogué, S., Onoufriou, C., Boush, L.P., Rodríguez-Sánchez, F., Rose, N.L., Sayer, C.D., Shaw, H.E., Payne, R., Simpson, G., Sohar, K., Whitehouse, N.J., Williams, J.W., Witkowski, A. (2014). Looking forward through the past: identification of 50 priority research questions in palaeoecology. *Journal of Ecology* 102, 256–267. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12195>
- Spiecker, H. (2003). Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe—temperate zone. *Journal of Environmental Management* 67, 55–65. [https://doi.org/10.1016/S0301-4797\(02\)00188-3](https://doi.org/10.1016/S0301-4797(02)00188-3)
- Vannièrè, B., Blarquez, O., Rius, D., Doyen, E., Brucher, T., Colombaroli, D., Connor, S., Feurdean, A., Hickler, T., Lemmen, C., Leys, B., Massa, C., Olofsson, J. (2016). 7000-year human legacy of elevation-dependent European fire regimes. *Quaternary Science Reviews* 132, 206–212 <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.11.012>
- Williams, J.W., Grimm, E.C., Blois, J.L., Charles, D.F., Davis, E.B., Goring, S.J., Graham, R.W., Smith, A.J., Anderson, M., Arroyo-Cabrales, J., Ashworth, A.C., Betancourt, J.L., Bills, B.W., Booth, R.K., Buckland, P., Curry, B.B., Giesecke, T., Jackson, S.T., Latorre, C., Nichols, J., Purdum, T., Roth, R.E., Stryker, M., Takahara, H. (2018). The Neotoma Paleocology Database, a multi-proxy, international, community-curated data resource. *Quat. res.* 89, 156–177. <https://doi.org/10.1017/qua.2017.105>

Micro & macroévolution :

Comment l'une peut éclairer l'autre ?

Auteurs : Sylvain Glémin (ECOBIO), Jonathan Rolland (LEDB), Bert Van Bocxlaer (EEP)

Contributeurs : Hélène Morlon (IBENS), Pierre Barry (ISEM), Jean-Renaud Boisserie (PALEVOPRIM), Gisèle Bronner (LMGE), Thomas Broquet (ADMM), Abigail Cahill (Albion College), Anne Chenuil (IMBE), Julien Clavel (LEHNA), Vincent Debat (ISYEB), Marianne Elías (ISYEB), Carina F. Mugal (Uppsala University), Michael Fontaine (MIVEGEC), Pierre-Alexandre Gagnaire (ISEM), Camille Grohé (PALEVOPRIM), Laurent Guéguen (LBBE), Franck Guy (PALEVOPRIM), Jos Käfer (LBBE), Amaury Lambert (IBENS & CIRB), Nicolas Lartillot (LBBE), Arnaud Le Rouzic (EGCE), Hélène Leman (UMPA), Thomas Lenormand (CEFE), Emese Megléczy (IMBE), Agnès Mignot (ISEM), Patrik Nosil (CEFE), Laurent Pallas (PALEVOPRIM), Corinne Petit (LMGE), Ophélie Ronce (ISEM), Jeanne Tonnabel (ISEM)

3 PRIORITÉS SCIENTIFIQUES À ABORDER D'ICI 2030

- ▶ **Mieux intégrer les patrons et processus aux échelles microévolutives et macroévolutives via une compréhension des processus biologiques à travers les échelles de temps**
- ▶ **Développer de nouveaux modèles et de nouvelles données standardisées ainsi que plus d'études sur la spéciation et l'extinction dans une perspective comparative**
- ▶ **Faire un lien entre les connaissances de plusieurs domaines, comme en paléontologie, en phylogénétique/phylogénomique et en évolution moléculaire afin de co-construire des savoirs interdisciplinaires**

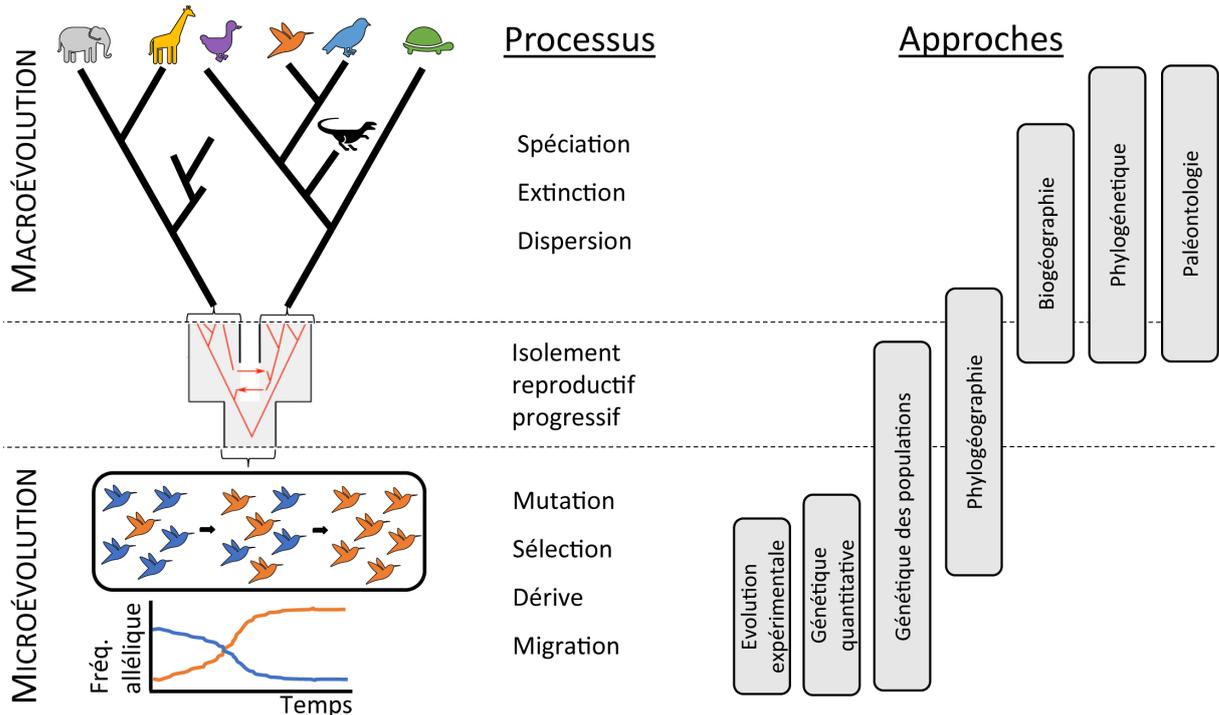
Introduction

Depuis la théorie synthétique de l'évolution (Huxley, 1942), la biologie évolutive a souvent été séparée en deux niveaux d'étude complémentaires : micro-évolution et macro-évolution (Figure 1). La micro-évolution s'intéresse aux mécanismes évolutifs en dessous du niveau de l'espèce, en utilisant par exemple des approches de génétique des populations, génétique quantitative ou de phylogéographie (Hartl & Clark, 2006 ; Falconer & Mackay, 1989 ; Lynch & Walsh, 1998 ; Avise, 2000). Elle s'appuie souvent sur des analyses fines à partir de suivis de terrain, de larges échantillonnages intra-spécifiques et d'expérimentations, mais seulement sur une ou quelques espèces proches. Les méthodes utilisées en micro-évolution s'appuient, par exemple, sur des inférences à partir de patrons de variations des fréquences alléliques au sein et entre populations différentes, afin de comprendre l'histoire démographique et la différenciation des populations ainsi que les pressions sélectives en jeu, ou encore sur l'analyse plus

directe des phénotypes et facteurs affectants le *fitness*.

La macro-évolution s'intéresse, elle, à l'évolution et la diversification au niveau de l'espèce et au-dessus, afin de comprendre comment la biodiversité est organisée dans le temps et l'espace. Traditionnellement, la dynamique et les tendances évolutives à grande échelle sont étudiées par l'analyse du registre fossile (Simpson, 1944 ; Jepsen *et al.*, 1949 ; Stanley, 1979), mais elles peuvent aussi être étudiées à partir de méthodes comparatives appliquées à des phylogénies moléculaires reconstruites à partir d'espèces actuelles (Cooney *et al.*, 2017 ; Cantalapiedra *et al.*, 2017). Ce type d'étude s'appuie sur de larges bases de données sur un très grand nombre d'espèces actuelles et/ou fossiles, avec peu de détails concernant les mécanismes opérant au sein de chaque espèce. Ces méthodes comparatives visent à estimer soit les taux de spéciation et d'extinction, soit les taux d'évolution des traits des espèces reconstruits sur de larges phylogénies (mégaphylogénies), ou directement à partir du registre fossile.

Figure 1. Représentation schématique de la micro et la macro-évolution qui se déroulent à des échelles spatiales et temporelles différentes ainsi que les processus associés aux différents niveaux. Les approches et disciplines en biologie évolutive couvrent des échelles spatiales et temporelles différentes (local jusqu'au global ; écologique/générationnelle jusqu'à des millions de génération, donc dans le temps profond). La notion d'espèce et l'installation d'un isolement reproductif irréversible se trouve à la frontière entre la micro-évolution et macro-évolution.
© Sylvain Glémin, Jonathan Rolland, Bert van Bocxlaer - CNRS



État des lieux : diversité des conceptions et des approches

Une des difficultés pour lier la micro et la macroévolution est la grande variété des thématiques et des approches impliquées et des « cultures scientifiques » qui y correspondent. Les différences d'échelle d'étude et de type de données utilisées mènent aussi à des approches différentes et parfois divergentes. Cette diversité nécessite de définir un langage commun et un minimum de consensus sur les questions de recherches importantes.

Des problèmes de définition

Le premier type de problème de terminologie découle directement de la distinction entre micro et macroévolution. Le concept d'« espèce » qui distingue ces deux niveaux (Figure 1) est un concept extrêmement débattu car il dépend des organismes étudiés (vertébrés, plantes, bactéries...). Nous souhaitons distinguer notre réflexion d'un débat sur la définition du concept d'« espèce » qui s'intéresse à l'assignation d'individus dans des groupes fixes, ou la description d'espèces cryptiques, nous proposons ici plutôt d'étudier les mécanismes et les trajectoires de l'évolution sur un *continuum* temporel englobant l'échelle individuelle, populationnelle et interspécifique.

Le second terme débattu est celui de « macroévolution » qui interpelle une partie des biologistes de l'évolution car il sous-entend que la sélection agit à différents niveaux. Ce débat est important car il doit permettre de discuter à quels niveaux d'organisation biologique (gènes, protéines, individus, populations, espèces) les différentes pressions de sélection agissent et quelles sont leurs conséquences sur la diversité actuelle. Nous pensons que ces questions doivent être discutées de manière interdisciplinaire entre paléontologues (*Gulliver Further's travel*, Gould, 1988), et néontologues (Lewontin, 1970 ; Fitzjohn, 2010). Il semble consensuel que la macroévolution est influencée par l'enchaînement de processus microévolutifs sur des temps longs. Cependant, ce qui est moins consensuel est de savoir s'il existe des propriétés émergentes à la macroévolution (Kinnison & Hendry, 2001 ; Hautmann, 2020, voir « Une compréhension des processus biologiques à travers les échelles de temps »).

Une influence des modèles biologiques

Au-delà des problèmes de définitions, la façon d'aborder le lien entre micro et macroévolution et les questions qui y sont associées dépendent de la communauté scientifique à laquelle on appartient et des modèles biologiques étudiés. En particulier, l'importance de l'hybridation et des échanges horizontaux, qui varie en fonction des groupes d'organismes, donne un cadre assez différent aux limites et aux interactions entre micro et macroévolution. Les transferts horizontaux, entre des espèces parfois très éloignées, jouent un rôle central chez les bactéries et les archées, ce qui complexifie la reconstruction de l'évolution sur des temps longs, mais qui rend aussi plus floue la limite entre processus micro et macroévolutifs. Chez les eucaryotes, le rôle de l'hybridation, en particulier (mais pas seulement) associé à la polyploidie, est reconnu depuis longtemps chez les plantes comme un processus important jouant un rôle aux deux échelles (Stebbins, 1940 ; Anderson & Stebbins, 1954). Il a été moins mis en avant chez les animaux, en particulier chez les vertébrés (Dowling & Secor, 1997), même si des études génomiques suggèrent un rôle important de l'hybridation dans la spéciation aussi chez les animaux (Mallet, 2007). La présence ou non de fossiles modifie aussi les questions posées et les approches : par exemple les questions sur l'ubiquité de la stase évolutive et les variations de taux d'évolution ont émergé, au moins au départ, de confrontations entre données fossiles et actuelles.

Un difficile consensus

Un premier point concerne la difficulté à amorcer une discussion tant les communautés de chercheurs qui travaillent sur des échelles différentes ont un jargon différent, une vision différente des processus dominants et donc des questions jugées importantes. Nous en faisons ici une description un peu caricaturale et stéréotypée pour illustrer que nous sommes encore assez loin d'une synthèse qui ferait consensus au sein de l'ensemble des communautés.

Certains chercheurs qui travaillent sur des populations actuelles, souvent en génétique des populations, questionnent l'existence d'un niveau macroévolutif qui nécessiterait des explications au-delà de la théorie microévolutive. Cette position résulte probablement d'une base théorique bien définie en génétique des populations et de l'impression que cette théorie est largement applicable au monde naturel. Ceux qui mènent des études écologiques dans les écosystèmes actuels se concentrent davantage sur les interactions entre les populations et les espèces et l'interaction entre les facteurs biotiques et abiotiques. À des échelles temporelles courtes, il semble possible de faire des prédictions, car ces prédictions reposent principalement sur la contingence des écosystèmes actuellement en place, c'est-à-dire que les valeurs des variables d'aujourd'hui sont en général une bonne base pour les valeurs de demain. Ils offrent donc des réponses partielles qui peuvent sembler satisfaisantes aujourd'hui, mais qui offrent de faibles perspectives d'extrapolation à plus large échelle.

Ceux qui effectuent des analyses phylogénétiques comparatives connaissent actuellement une vaste expansion de leur domaine, avec une variété de nouveaux modèles et d'approches, dont l'inclusion de données fossiles dans les analyses. Comme ce domaine est en plein développement, il n'y a pas encore de consensus sur les modèles qui représentent le mieux les dynamiques macroévolutives, et une synthèse plus large doit encore être développée. Dans ce domaine, il ressort que lier micro et macroévolution est une question importante et pour certains chercheurs, la microévolution peut apparaître insuffisante pour expliquer complètement la macroévolution, car des résultats hétérogènes ou contre-intuitifs sont régulièrement obtenus. Ceux qui sont convaincus que la macroévolution peut être complètement expliquée à partir de la microévolution regrettent cependant que la théorie actuelle ne fournisse pas (ou très peu) de prédictions sur les dynamiques macroévolutives, ou sur les paramètres clés de la macroévolution,

tels que taux de spéciation, taux d'extinction et vitesse d'évolution des phénotypes. Ce sont pourtant ces dynamiques et ces paramètres qui donnent le contexte historique de la biodiversité actuelle et peuvent informer sur les processus microévolutifs.

Finalement, les paléontologues et paléobiologistes, qui travaillent sur des échelles de temps longs, suggèrent qu'il existe une déconnexion entre les niveaux microévolutifs et macroévolutifs, liée au fait que les données dont on dispose sont souvent fragmentaires et qu'il est notamment difficile de caractériser des populations en paléobiologie (ex. facteurs de taphonomie, *time-averaging*...). Les possibilités de faire un lien se retrouvent donc limitées. Ils sont aussi souvent confrontés à des résultats qu'on ne peut pas expliquer directement à partir du niveau microévolutif. Par exemple, comment pourrait-on comprendre les grandes transitions dans l'évolution de la vie paléozoïque à partir des modèles microévolutifs ? De ce fait, certains chercheurs sont convaincus qu'il existe des processus observables au niveau macroévolutif.

Une des clefs d'un dialogue constructif est sans doute de commencer à travailler sur des indices et des objets observables et mesurables dans les différentes disciplines et qui ne sont ni dépendants du type d'organisme étudié, ni de l'échelle de temps. Un bon exemple est l'utilisation des taux d'évolution, mesurables à différentes échelles de temps, qui ont permis de mettre en évidence les différences de taux d'évolution phénotypique aux différentes échelles avec des données paléontologiques et moléculaires (Uyeda *et al.*, 2011 ; Harmon *et al.*, 2021). Les données génomiques sont un autre exemple d'objet qui peut être comparé entre organismes appartenant à des clades très divergents. Elles permettent d'étudier les processus évolutifs à l'échelle populationnelle sur de courtes échelles de temps (jusqu'à l'étude d'une seule génération) (Egan *et al.*, 2015), à l'échelle de clades entiers sur des millions d'années voire à l'échelle de l'ensemble du vivant.

Questions de recherche futures : nouveaux modèles et nouvelles approches pour une meilleure intégration des échelles et des processus

À partir de cet état des lieux, peut-on faire émerger une vision plus intégrée des processus évolutifs pour une meilleure compréhension des mécanismes responsables de la création des patrons de biodiversité ? Le défi est à la fois conceptuel et pratique.

Une compréhension des processus biologiques à travers les échelles de temps

Bien que cela soit encore débattu, les processus macroévolutifs de spéciation, d'extinction, et d'évolution des traits des espèces, devraient reposer sur des mécanismes microévolutifs à l'échelle populationnelle, à la fois génétique et démographique, dans un contexte environnemental et écologique donné : dynamique de l'adaptation, isolement reproducteur, dispersion, expansion ou réduction des populations, coexistence ou exclusion d'espèces.

Cependant, malgré cette unité de mécanismes, il existe toute une littérature qui démontre une déconnexion entre les patterns observés aux échelles micro et macroévolutives, (Gould & Eldredge, 1977 ; Ho *et al.*, 2005 ; Uyeda *et al.*, 2011 ; Henao Diaz *et al.*, 2019 ; Hansen & Martin, 1996 ; Reznick & Ricklefs, 2009). Un premier exemple concerne le phénomène des taux d'évolution faibles sur de longues périodes de temps et rapides sur des périodes courtes, communément appelé le « paradoxe de stase » (Estes & Arnold, 2007 ; Harmon *et al.*, 2021). Un deuxième exemple concerne la déconnexion apparente entre des facteurs mesurés à l'échelle populationnelle comme la vitesse à laquelle deux populations peuvent se différencier génétiquement et les taux de spéciation (Harvey *et al.*, 2017 ; Singhal *et al.*, 2022), ou encore la déconnexion entre les vitesses d'acquisition de l'isolement reproducteur et les taux de spéciation (Freeman *et al.*, 2022 ; Rabosky *et al.*, 2013). Ces déconnexions peuvent avoir des causes statistiques mais aussi biologiques (Harmon *et al.*, 2021). Par exemple, le fait que les taux d'évolution morphologiques soient plus faibles sur des périodes de temps longues a été principalement expliqué par la sélection stabilisante ou fluctuante autour d'un optimum. Comme proposé dans la littérature paléontologique, notamment avec le modèle des équilibres ponctués, l'évolu-

tion pourrait suivre des périodes d'accélération (ponctuations ou « sauts ») et des périodes où les taux d'évolution sont plus faibles (stases ; Gould & Eldredge, 1977 ; Uyeda *et al.*, 2011). Nosil *et al.* (2021) avancent que les systèmes évolutifs sont des systèmes globalement résilients, résistants aux perturbations, impliquant des périodes de relative stabilité en alternance avec des périodes de ruptures qui correspondent à une incapacité à limiter les perturbations. Ces ruptures pourraient être causées par des facteurs externes ou des boucles de rétroactions qui entraîneraient le système loin d'un état stable.

Il a aussi été proposé qu'il existait des propriétés émergentes au niveau de l'espèce ne pouvant pas être simplement expliquées par la somme des processus microévolutifs, comme, par exemple, l'aire de la distribution géographique et le niveau de connectivité entre populations, ou encore la structure ontogénétique au sein de l'espèce (Jablonski, 2008). Ces traits sont caractéristiques d'espèces et participent à des interactions entre individus d'espèces différentes (ex. prédateur/proie). Ces traits peuvent donc influencer la capacité à créer des lignées nouvelles ainsi que la probabilité d'extinction, avec des mécanismes associés pouvant être distincts de ceux ayant conduit à l'évolution de ces traits (Dynesius & Jansson, 2014).

Mieux comprendre comment se produisent ces changements de dynamique en fonction des échelles de temps et quels en sont les mécanismes sous-jacents semble donc une étape difficile mais centrale pour une meilleure intégration des processus micro et macroévolutifs. Cela demande en particulier de développer de nouveaux modèles permettant d'intégrer ou de faire émerger ces différentes échelles temporelles.

De nouveaux modèles à développer

Les prochaines années devraient voir pléthore de nouveaux modèles et de nouvelles méthodes comparatives se développer à la frontière entre micro et macroévolution. Nous pouvons distinguer différents types de modèles : des modèles individus-centrés et populationnels qu'on cherchera à étendre sur des temps longs, ou des méthodes comparatives intégrant les détails de l'évolution au niveau individuel et populationnel. Il apparaît nécessaire de travailler à la fois sur l'analyse de modèles conceptuels, permettant de mieux comprendre les processus, et sur des modèles statistiques associés permettant de confronter ces modèles aux données.

Des modèles microévolutifs pouvant prédire des patterns macroévolutifs

Un certain nombre d'outils pour modéliser l'évolution des espèces à la marge entre micro et macroévolution existent déjà. C'est en particulier le cas des modèles de coalescence multi-espèces (Sukumaran & Knowles, 2017). Ces approches permettent de reconstruire l'histoire des populations et des espèces en utilisant un même cadre conceptuel et statistique. Cependant, ils ne permettent pas de déterminer les mécanismes sous-jacents ni de faire émerger directement les patrons macroévolutifs à partir des dynamiques microévolutives. Typiquement, les arbres de gènes issus des processus de coalescence sont emboîtés dans les arbres d'espèces qui leur sont imposés et qui sont supposés exister indépendamment de la dynamique infra-spécifique. Une approche prometteuse est de développer des modèles de type coalescence qui feraient émerger l'arbre des espèces en prenant en compte la mise en place de barrières reproductives. Une approche intéressante a déjà été proposée dans ce sens en introduisant une vision multilocus au coalescent multi-espèces (Marin *et al.*, 2020). Dans un tel modèle, les généalogies des différents gènes d'un génome ne sont plus contraintes par l'arbre des espèces mais l'arbre des espèces émerge en fonction de la concordance entre les généalogies des différents gènes.

Plus généralement, l'extension de modèles microévolutifs (de type individus-centrés) sur de longues échelles de temps et d'espace permet

de générer, au moins d'un point de vue théorique, des changements d'échelle pouvant faire émerger de nouvelles propriétés, faisant ainsi le lien entre micro et macroévolution. Un exemple simpliste mais illustratif est que la dynamique de fixation d'un allèle dans une population (échelle de génétique des populations) peut s'interpréter comme un processus ponctuel de substitution sur des temps longs (échelle phylogénétique). Ces approches de changement d'échelle peuvent s'appuyer sur un ensemble d'outils probabilistes déjà connus. Cependant, ces techniques de séparation des échelles de temps pourraient être insuffisantes pour capturer l'ensemble du processus et il est possible que des processus opèrent à une échelle de temps intermédiaire, ce qui nécessiterait d'être étudié afin de développer une vision unifiée.

Au-delà des outils mathématiques permettant de modéliser correctement ces changements d'échelle, nous pouvons nous poser la question de la portée et de l'objectif de ces modèles. Au cours de l'histoire du vivant, ces changements d'échelle peuvent se manifester par des « grandes transitions », comme les extinctions de masse, qui impliquent des périodes de rupture de stabilité, ou l'adaptation et la colonisation de nouveaux écosystèmes comme les écosystèmes terrestres à partir des milieux marins. Par exemple, l'évolution des eucaryotes n'arrive qu'une fois et implique de nombreux bouleversements (méiose, diploïdie, modes de régulation complexes, multicellularité). Est-il possible de construire des modèles microévolutifs rendant compte de changements majeurs ? Comment proposer des modèles alternatifs là où des phénomènes neutres ou maladaptatifs peuvent émerger, mais ne sont pas pré-supposés a priori faute d'explications alternatives (Lynch, 2007) ? Une piste de recherche possible est de développer des modèles microévolutifs beaucoup plus ambitieux et plus complexes, par exemple en termes de nombre de traits pouvant évoluer, de lien plus explicite entre génotype et phénotype (par exemple via les réseaux de régulation des gènes), de prise en compte de la structure des génomes (recombinaison, distribution des gènes, variations structurales), d'interactions écologiques ou d'échelle de temps. Dans ces modèles, nous devons faire face à de nouveaux enjeux liés à la complexité, tels que

l'augmentation du nombre de paramètres, les temps de calcul et la difficulté à identifier les modèles, un grand nombre de scénarios pouvant devenir équiprobables.

Des modèles d'inférence intégrant les différentes échelles

De nouveaux modèles d'inférence sont aussi nécessaires à la fois pour intégrer les informations des différentes échelles et pour mieux prédire les changements de régimes et les événements rares pouvant correspondre aux différentes propriétés émergentes discutées plus haut.

Plusieurs approches de modélisation ont été proposées afin d'intégrer des données intraspécifiques dans le cadre de méthodes comparatives. Typiquement, les données moléculaires se prêtent bien à ces approches du fait de leur équivalence à tous les niveaux. Par exemple, la variation intraspécifique peut être prise en compte dans des modèles d'évolution de traits, le long des phylogénies, comme proposé pour l'évolution de l'expression des gènes (Rohlf et al., 2014). Pour aller plus loin, l'intégration dans un même cadre statistique des approches de génétique des populations et de phylogénie

permet d'inférer l'évolution de paramètres populationnels, comme la taille efficace, sur des échelles macroévolutives (Latrille et al., 2021). Ce type de modèle, encore relativement simple, devrait se développer dans les prochaines années afin d'intégrer plus systématiquement les différentes échelles et de permettre de « propager » les mécanismes populationnels le long des phylogénies.

En plus d'intégrer le niveau populationnel, il est aussi nécessaire de permettre une plus grande souplesse et diversité dans les modèles macroévolutifs afin de prendre en compte les changements de dynamique sur de longs pas de temps, par exemple, en incluant à la fois des possibilités de saut dans les taux d'évolution (processus de Levy, Landis & Schraiber, 2017) et une variation de la volatilité (intensité des changements stochastiques). Cela permet de mieux rendre compte des changements de régimes qui peuvent être observés par exemple dans des séries paléontologiques, comme les alternances de stase avec des ponctuations évolutives. Un des défis qui reste est d'expliquer ces changements de dynamiques par des mécanismes microévolutifs ou par des forçages écologiques externes et de les incorporer dans ces modèles.

Utiliser les patterns et processus macroévolutifs pour informer les processus microévolutifs

À l'échelle microévolutive, la génétique des populations et la génétique quantitative constituent le corpus théorique qui permet de prédire l'évolution des populations, en connaissant les pressions de sélection qui agissent sur elles. Cependant, elles ne prédisent pas quelles sont ces pressions de sélection ni le contexte dans lequel elles s'exercent. Elles prédisent donc très bien l'évolution des fréquences alléliques et des phénotypes connaissant les coefficients et les gradients de sélection, mais ne permettent pas de prédire la forme générale du paysage adaptatif et son évolution au cours du temps.

Les approches macroévolutives peuvent, de leur côté, fournir des informations précieuses sur le contexte sélectif, par exemple en identifiant des patterns répétés de convergence moléculaire ou

morphologique à grande échelle, en identifiant des redondances dans l'évolution des espèces ou des associations entre traits ou entre traits et contexte écologique. Elles permettent aussi d'identifier des « innovations clefs » qui peuvent induire des changements drastiques des paysages sélectifs, comme dans les radiations adaptatives.

Patterns macroévolutifs et paysages de fitness : information sur les contraintes et forçages environnementaux.

La sélection agit vraisemblablement à des niveaux hiérarchiques différents. Une des représentations de cette sélection est le paysage de *fitness* qui peut être représenté au niveau individuel, populationnel et spécifique. La forme de ce paysage de

fitness est suggérée comme étant un des facteurs principaux qui fait évoluer des traits dans certaines directions et qui pourrait expliquer que l'évolution se stabilise dans des zones adaptatives. Il a déjà été proposé que ce concept de paysage de *fitness* puisse constituer un pont conceptuel majeur entre micro et macroévolution (Arnold *et al.*, 2001). Il est donc capital de caractériser ce paysage de *fitness* et de comprendre sa dynamique de changement au cours du temps afin de prédire les trajectoires évolutives des espèces qui se situent dans ce paysage.

Il existe des modèles pour reconstruire ces paysages de *fitness* à petite échelle à l'aide de méthodes expérimentales (ex. gradients de sélection multivariés, test systématique de série de mutants). Cependant, comme la sélection fluctue au cours du temps (*seascape*, Mustonen & Lässig, 2009) et vraisemblablement aussi entre niveaux taxonomiques, l'échelle microévolutive est généralement insuffisante pour caractériser proprement les paysages de *fitness* au-delà des optimums locaux d'une population ou d'une espèce (Arnold *et al.*, 2001). L'échelle macroévolutive peut permettre une caractérisation plus générale de ces paysages de *fitness* via des méthodes comparatives (Uyeda & Harmon, 2014 ; Boucher *et al.*, 2018) et phylogénétiques (Rodrigues & Lartillot, 2017). Elles permettent, par exemple, d'étudier les domaines de stabilité pour l'évolution des traits morphologiques, ou moléculaires, afin de comprendre quels sont les valeurs de traits « impossibles », qui n'ont jamais vu le jour au cours des temps évolutifs longs, et inversement les transitions probables, qui sont vus relativement fréquemment dans un grand nombre de clades. De plus, il est en théorie possible de prendre aussi en compte comment ces paysages de *fitness* peuvent être affectés par le contexte écologique. La perte d'un prédateur dans un niveau trophique peut considérablement modifier le paysage de *fitness* de tous les niveaux trophiques inférieurs. De ce point de vue, la plasticité phénotypique pourrait influencer le potentiel d'une espèce de traverser des vallées de *fitness* et peut donc avoir une importance macro-évolutive.

Il est encore difficile de comprendre le lien entre les différents paysages de *fitness* aux différentes échelles. D'un point de vue théorique, un paysage de *fitness* changeant (*seascape*,

Mustonen & Lässig, 2009) pourrait permettre de capturer dans un seul cadre conceptuel les paysages locaux de court terme et plus généraux sur le long terme, mais au prix d'une complexité accrue. D'un point de vue empirique, il est encore difficile d'établir un lien direct entre des paysages estimés aux deux échelles, par exemple entre la caractérisation d'optimums phénotypiques par des méthodes de gradients de sélection (Arnold & Lande, 1983) ou par des méthodes phylogénétiques (Uyeda & Harmon, 2014), en particulier car les premiers correspondent à des paysages statiques à un temps donné, alors que les seconds correspondent à une intégration sur un temps plus ou moins long de paysages fluctuant.

Patterns macroévolutifs pour tester les processus microévolutifs

Avec le développement des méthodes comparatives, les patrons macroévolutifs ont été utilisés pour tester des processus microévolutifs. Typiquement, tester des hypothèses évolutives nécessite des comparaisons et donc suffisamment de variation des facteurs d'intérêts. Si cette variation n'est pas suffisante au sein d'une espèce, ou ne peut pas être obtenue de façon expérimentale, le recours aux comparaisons interspécifiques est une alternative classiquement utilisée. Pour aller au-delà des simples corrélations, les méthodes de « *path analysis* » ont déjà été étendues aux analyses phylogénétiques (Hardenberg & Gonzalez, 2013).

Certaines théories ne peuvent qu'être difficilement testées sans approches macroévolutives, par exemple si elles prédisent un processus cumulatif sur le temps long, une directionnalité dans l'évolution, ou si elles prédisent des effets sur les processus de spéciation ou d'extinction. L'évolution de l'autofécondation constitue un bon exemple. L'analyse des mécanismes microévolutifs conduit à plusieurs prédictions comme le fait que les transitions de l'allofécondation vers l'autofécondation devraient être principalement unidirectionnelles, alors que la limitation des flux de gènes devrait favoriser l'isolement reproducteur, et que l'accumulation de fardeau génétique et la perte de diversité génétique devraient conduire à des taux d'extinction plus forts. Ces prédictions sont difficilement testables à l'échelle microévolutive alors qu'elles

peuvent l'être, conjointement, grâce à des approches macroévolutives basées sur de grandes phylogénies (Goldberg *et al.*, 2010).

Ces différentes méthodes macroévolutives sont en plein essor. Si elles ont été initialement conçues pour analyser des patrons macroévolu-

tifs, une direction souhaitable serait d'articuler plus directement ces méthodes avec les mécanismes microévolutifs sous-jacents, ainsi que d'orienter les études macroévolutives vers des approches plus fortement orientées vers les tests d'hypothèses (Uyeda *et al.*, 2018).

Étude de la spéciation dans une perspective comparative : un lien entre micro et macroévolution

Dans les points discutés précédemment, la question du changement d'échelle a été mise en avant. Le contexte de la spéciation est typiquement celui au niveau duquel peut s'analyser ce changement d'échelle. Dans certains cas, comme celui des cichlidés, l'isolement reproducteur évolue à des échelles de temps comparables aux dynamiques de populations, aboutissant à des taux de spéciation extrêmement élevés. À l'opposé, dans d'autres cas, la spéciation peut prendre plusieurs millions d'années avec des événements d'hybridation pouvant encore se produire sur de longues échelles de temps (Barley *et al.*, 2022). Plus généralement, il a été proposé que les différents mécanismes conduisant à la spéciation se mettaient en place dans une certaine gamme de divergence appelée la « zone grise » (Roux *et al.*, 2016). Des études détaillées de cette zone grise dans un

cadre comparatif, au sein d'un même clade et/ou dans un même contexte écologique, ouvrent la voie à une compréhension approfondie de la spéciation. Ce type d'approche se développe car il devient possible d'étudier la dynamique de la spéciation et de la divergence entre espèces non plus pour des paires d'espèces mais pour des complexes d'espèces, voire à l'échelle de clades entiers. De plus, il devient possible de prendre en compte conjointement des données génomiques, des traits d'histoire de vie, la diversité des systèmes reproductifs et des caractéristiques écologiques des espèces. Le développement de ces études de mécanismes microévolutifs dans un cadre comparatif macroévolutif pourra en retour nourrir des modèles cherchant à prédire les dynamiques de diversifications à partir des mécanismes génétiques et écologiques au sein des populations (Aguilée *et al.*, 2018).

La difficile question de l'extinction

Nous savons que la diversité des espèces actuelles ne représente qu'une petite fraction (<1%) des lignées ayant existé sur Terre (Simpson, 1944). Lier macro et microévolution nécessitera de comprendre comment la diversité a évolué au cours du temps et donc, de bien comprendre le processus d'extinction qui est un phénomène agissant au niveau des espèces ou des taxons de rang supérieur (le risque d'extinction à un moment donné pour une lignée évolutive peut être considéré comme un trait de l'espèce, *i.e.* vulnérabilité). Le processus d'extinction peut être influencé par les tailles efficaces des populations au sein de l'espèce concernée et par la connectivité des populations (facteurs internes), mais aussi par des facteurs biotiques externes (comme la prédation ou la compétition) et abiotiques, qui interagissent dans l'espace et dans le temps

(McKinney, 1997 ; Peters, 2008 ; Benton, 2009 ; Dynesius & Jansson, 2014).

L'extinction est souvent estimée à partir de données fossiles, par compilation des occurrences des lignées évolutives dans le temps, ou indirectement, et avec de nombreuses limites, par des analyses phylogénétiques (Purvis, 2008 ; Peters, 2008 ; Bell & Gonzalez, 2009 ; Raboski, 2010). L'estimation de l'extinction est souvent biaisée car les fossiles anciens sont souvent moins bien préservés que les fossiles récents, et il est difficile de les attribuer avec certitude à des clades. Comme la spéciation, l'extinction est souvent estimée comme un processus instantané dans les méthodes comparatives, les modèles de diversification pourraient être améliorés dans les prochaines années en prenant en compte les variations de taille de populations et calculer des probabilités d'extinction au présent.

De manière plus générale, les développements technologiques et méthodologiques nous permettent de plus en plus de faire des analyses intégratives holistiques, c'est-à-dire en incluant des représentants modernes ainsi que des espèces éteintes. Ces approches permettent de comparer des analyses basées sur la diversité actuelle et sur la diversité totale estimée dans le passé, ce qui permet d'estimer plus précisément l'impact de l'extinction sur la dynamique de diversification. On peut distinguer l'extinction « de fond », des extinctions de masses. Le taux d'extinction « de fond » est généralement faible ou modéré et proche du taux de spéciation. Ces extinctions semblent être liées à des dynamiques prédictibles de la biologie des espèces et de leur microévolution (taille de populations,

trait d'histoire de vie), comme formulé par exemple par la théorie de la biogéographie des îles qui décrit une relation entre l'aire de distribution, le nombre d'espèces dans un écosystème en équilibre et le taux d'extinction (Valente *et al.*, 2020). Cependant, les taux d'extinctions varient aussi dans le temps ; les taux d'extinction de masse dépassent très largement les taux de spéciation et paraissent plus difficiles à prédire car ils sont souvent liés à des facteurs environnementaux externes (volcanisme, météorite... Scheffer *et al.*, 2001). Comprendre les liens entre les dynamiques d'extinction aux échelles micro- et macroévolutives semble crucial afin de pouvoir estimer et prédire l'impact des changements anthropiques et climatiques sur les écosystèmes d'aujourd'hui.

Que peut-on espérer prédire ?

Au final, quelle serait l'utilité d'un lien entre la micro et la macroévolution au-delà de l'exercice intellectuel ? D'un point de vue pratique, comprendre le lien entre la micro et la macroévolution pourrait nous aider à utiliser les données passées pour prédire les changements des environnements dans un avenir proche et leur impact sur la biodiversité, ce qui est un enjeu primordial vu l'état actuel d'érosion de cette dernière. Pouvoir lier micro et macroévolution pourrait aussi nous aider à mieux comprendre les effets des modifications des écosystèmes et de l'exploitation des ressources naturelles par l'humain.

Une question majeure est donc de savoir si la macroévolution peut être prédictive. Peut-on obtenir des prédictions à l'échelle macroévolutive à partir de modèles microévolutifs ? Ces prédictions sont-elles cohérentes avec les patrons macroévolutifs observés ?... Une question parallèle est de savoir si l'évolution est ou non déterministe. Dans son œuvre « *Wonderful Life* », Gould (1990) a proposé l'expérience de pensée « *replaying the tape of life* » afin de savoir si, en partant d'un point donné dans le temps, l'évolution prendrait la même route que celle qu'elle a déjà prise. Il indiquait que cela serait impossible car la stochasticité joue un grand rôle dans l'évolution et cette vision est largement partagée par la communauté scientifique (Erwin, 2000 ; Benton, 2009).

Cependant, la macroévolution permet d'identifier des patterns répétés de convergence moléculaire

et morphologique à grande échelle et d'identifier des redondances dans l'évolution des espèces. On peut mesurer cette répétitivité et, dans le cas de paysages de *fitness* statiques, les trajectoires évolutives sont essentiellement non aléatoires. Cependant, ces paysages de *fitness* ne sont pas statiques, en particulier sur de longues échelles de temps. Les parts relatives de l'évolution déterministe et stochastique dépendent alors des conditions temporelles et écologiques spécifiques, qui déterminent les pressions sélectives, ainsi que de la variation génétique disponible (Lobkovsky & Koonin, 2012). Comprendre les séquences d'événements évolutifs répétitives et itératives (Salzburger *et al.*, 2014), ou encore les éléments qui masquent le caractère déterministe, pourrait améliorer notre capacité prédictive. Par exemple, en identifiant des séquences d'événements évolutifs successifs qui se répètent dans l'arbre du vivant (comme les successions végétales en écologie ou les retours aux milieux aquatiques chez les vertébrés).

Rendre la macroévolution prédictive est un objectif très ambitieux et de nombreuses questions restent en suspens. Comment intégrer les différentes échelles géographiques et temporelles ? Quels sont les processus microévolutifs qui laissent un signal à l'échelle macroévolutive ? Les paramètres que l'on peut estimer à l'échelle macroévolutive (ex. vitesse d'évolution des niches) sont-ils utiles pour prédire la microévolution (ex. capacités d'adaptation des espèces) ?

Benton (2009) a proposé que des modèles d'interactions biotiques, comme la compétition, la prédation, ainsi que d'autres facteurs biotiques, façonnent les écosystèmes sur une échelle locale et sur des temps (géologiques) courts, tandis que les facteurs abiotiques, extrinsèques, tels que le climat et les changements environnementaux (événements océanographiques, tectoniques...) façonnent les écosystèmes régionaux et mondiaux sur des millions d'années. Il suggère alors des dynamiques de « *Red Queen* » sur les échelles courtes et locales, et des modèles, ou dynamiques « *Court Jester* », avec notamment une plus grande importance de l'extinction, sur les échelles longues et géographiquement étendues. En appliquant ces dynamiques sur des traits phénotypiques, on pourrait considérer des changements modérés dans le *fitness* et le paysage adaptatif (hauteur des pics, profondeur des

vallées ainsi que des petites relocalisations des pics et vallées), tandis qu'aux échelles temporelles longues et géographiquement étendues, on étudiera l'évolution du paysage de *fitness* dans son ensemble. Le développement croissant des bases de données de plus en plus standardisées pourrait permettre de mieux caractériser les dynamiques du paysage adaptatif au cours du temps et de l'espace par des analyses comparatives à grande échelle. Une meilleure standardisation des études empiriques pourrait aussi être une voie à suivre.

Parmi les nombreuses limites et difficultés d'un tel programme de recherche, il est à noter que, comme la macroévolution se déroule sur des périodes extrêmement longues, certains événements rares deviennent probables (comme l'impact d'un astéroïde lors de la crise K/Pg) rendant la prédictibilité très difficile.

Vers une théorie intégrative ?

Si l'on accepte qu'il y ait des observations/transitions macroévolutives difficiles à expliquer avec des mécanismes microévolutifs, une théorie intégrative reste à développer, en particulier pour identifier les processus macroévolutifs émergents et les mécanismes qui les génèrent. De plus, il existe des rétroactions entre les échelles qui ne sont encore pas prises en compte dans un cadre général : les dynamiques macroévolutives conditionnent les dynamiques écologiques et évolutives actuelles, par exemple, en détermi-

nant le *pool* régional d'espèces ainsi que leurs traits, ou encore en modifiant les conditions environnementales via la création de nouvelles opportunités écologiques ou la modification des niches existantes. La compétition entre espèces (diversité-dépendance) peut aussi affecter la compétition et l'évolution intraspécifique (densité-dépendance). Prendre en compte ces rétroactions possibles de la macroévolution sur les processus microévolutifs reste donc un chantier de recherche difficile et très ouvert.

Verrous : des difficultés conceptuelles et pratiques

Décloisonner les communautés : favoriser les échanges et les débats

Comme indiqué dans les parties précédentes, l'évolution aux échelles micro et macroévolutives a été étudiée avec des approches différentes, sur des échelles temporelles différentes, et par des communautés de scientifiques différentes. Ce constat s'est clairement manifesté dans cet atelier, qui a montré l'utilisation de vocabulaires divergents et des discordances entre les diffé-

rents domaines de recherche. Se comprendre entre communautés, et développer un même vocabulaire, demande du temps et est un travail qui devrait être poursuivi à l'avenir.

Il nous semble important de favoriser les échanges entre généticiens des populations, phylogénéticiens, écologues et paléontologues car ces chercheurs ont des approches et des

connaissances très complémentaires. Nous espérons donc que des groupes de discussions entre différents domaines seront facilités dans les prochaines années (par des rencontres informelles ou des réseaux thématiques). Si les échanges restent trop limités, le risque est que

de nouveaux développements sur les liens entre micro et macroévolution se fassent indépendamment et dans des directions divergentes. Il est également important que ces échanges entre communautés se traduisent dans les formations, en particulier auprès des doctorants.

Difficulté de prendre en compte la variation intra-spécifique dans les études macroévolutives

Quels que soient les modèles biologiques et les objets d'études (génomomes, traits), il ressort qu'un point clef est de combiner dans un même cadre d'analyse des données intra et inter-spécifique, et donc de prendre en compte explicitement la variation intraspécifique, aussi bien génétique que plastique, dans les analyses macroévolutives. Cette question peut être mise en parallèle avec la même réflexion qui a émergé il y a une dizaine d'années pour prendre en compte la variation intraspécifique en écologie des communautés (Violle *et al.*, 2012).

Une des difficultés est d'aller au-delà de la prise en compte de la variation intraspécifique simplement comme du bruit dans les données (Rohlf *et al.*, 2014) mais d'incorporer explicitement les processus affectant cette variation

intraspécifique, qui peuvent être différents de ceux de l'échelle macroévolutive. Des modèles statistiques pour combiner ces données et ces processus ont déjà été développés aussi bien pour des traits phénotypiques (Kostikova *et al.*, 2016) que pour des données moléculaires (Latrille *et al.*, 2021) mais il reste encore tout un champ à développer dans cette direction.

Une autre difficulté concerne les données nécessaires à ces analyses. S'il est maintenant assez facile d'obtenir des données de polymorphisme génomique chez de nombreuses espèces, il peut être plus compliqué d'obtenir par exemple des données d'héritabilité multi-trait et multi-espèce. Le problème lié aux données est plus général que cette question et est discuté dans la partie suivante.

Difficulté de passer à l'échelle pour l'acquisition de données : quantité et hétérogénéité

Pour toutes les directions de recherche proposées, des données seront nécessaires pour tester des hypothèses, faire des inférences et des prédictions. L'objectif d'intégrer les échelles micro et macroévolutives impose de collecter des données chez de nombreuses espèces mais suffisamment précises et détaillées au sein de chaque espèce afin de caractériser les processus microévolutifs. Dans certains cas, il pourrait être nécessaire d'aller plus loin que la simple collecte de données pour envisager de mettre en place des études expérimentales comparatives sur un grand nombre d'espèces. Ceci implique des efforts importants de coordination et de standardisation, ainsi que des méthodes efficaces pour gérer et intégrer des données hétérogènes aussi bien en termes de nature (géo-

miques, traits, fossiles/actuels...) que d'échelle (individu, espèce, communauté...).

Il pourrait être intéressant, au moins dans un premier temps, de focaliser les efforts sur des groupes d'organismes pour lesquels les différentes données sont déjà disponibles ou faciles à acquérir, et pour lesquels les possibilités d'étude expérimentales sont suffisamment faciles ; par exemple la présence de bonnes séries de fossiles, des cycles de vie relativement courts permettant des approches expérimentales ou de bonnes connaissances de l'écologie des espèces. Sans chercher à être exhaustif, on peut mentionner des groupes comme les rongeurs, certains groupes de gastéropodes et de phytoplancton, ou des familles de plantes principalement herbacées (via les analyses de pollens).

Financements

Au final, faire le lien entre micro et macroévolution nécessitera des financements importants pour plusieurs raisons. Les données génomiques intégrant des données populationnelles pour un grand nombre d'espèces sont coûteuses. Les efforts collaboratifs autour des bases de données en vue de l'intégration de

données hétérogènes nécessitent un travail de suivi et de maintien sur le temps long par des personnels techniques dédiés. De même des efforts expérimentaux comparatifs nécessitent de mettre en place et de coordonner des réseaux collaboratifs interdisciplinaires importants à l'échelle internationale.

RÉFÉRENCES

- Aguilée, R., Gascuel, F., Lambert, A. & Ferriere, R. (2018). Clade diversification dynamics and the biotic and abiotic controls of speciation and extinction rates. *Nat. Com.* 9, e3013. J. G.
- Alexander, D. H., & Lange, K. (2011). Enhancements to the ADMIXTURE algorithm for individual ancestry estimation. *BMC bioinformatics*, 12, 1-6.
- Anderson, E., & Stebbins Jr, G. L. (1954). Hybridization as an evolutionary stimulus. *Evolution*, 8, 378-388.
- Arnold, S. J., Pfrender, M. E., & Jones, A. G. (2001). The adaptive landscape as a conceptual bridge between micro-and macroevolution. *Microevolution rate, pattern, process*, pp. 9-32.
- Avise, J. C. (2000). *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard university press.
- Barley, A. J., Nieto-Montes de Oca, A., Manríquez-Morán, N. L., & Thomson, R. C. (2022). The evolutionary network of whiptail lizards reveals predictable outcomes of hybridization. *Science*, 377, 773-777.
- Bell, G., & Gonzalez, A. (2009). Evolutionary rescue can prevent extinction following environmental change. *Ecol. Lett.*, 12, 942-948.
- Benton, M. J. (2009). The Red Queen and the Court Jester: species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. *Science*, 323, 728-732.
- Boucher, F. C., Démary, V., Conti, E., Harmon, L. J., & Uyeda, J. (2018). A general model for estimating macroevolutionary landscapes. *Syst. Biol.*, 67, 304-319.
- Cantalapiédra, J. L., Prado, J. L., Hernández Fernández, M., & Alberdi, M. T. (2017). Decoupled ecomorphological evolution and diversification in Neogene-Quaternary horses. *Science*, 355, 627-630.
- Cooney, C. R., Bright, J. A., Capp, E. J., Chira, A. M., Hughes, E. C., Moody, C. J., et al. (2017). Mega-evolutionary dynamics of the adaptive radiation of birds. *Nature*, 542, 344-347.
- Dowling, T. E., & Secor, C. L. (1997). The role of hybridization and introgression in the diversification of animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 28, 593-619.
- Dynesius, M., & Jansson, R. (2014). Persistence of within species lineages: a neglected control of speciation rates. *Evolution*, 68, 923-934.
- Egan, S. P., Ragland, G. J., Assour, L., Powell, T. H., Hood, G. R., Emrich, S., et al. (2015). Experimental evidence of genome wide impact of ecological selection during early stages of speciation with gene flow. *Ecol. Lett.*, 18, 817-825.
- Erwin, D. H. (2000). Macroevolution is more than repeated rounds of microevolution. *Evol. Dev.*, 2, 78-84.
- Estes, S., & Arnold, S. J. (2007). Resolving the paradox of stasis: models with stabilizing selection explain evolutionary divergence on all timescales. *Am. Nat.*, 169, 227-244.
- Falconer, D. S. & Mackay, T. F. C., (1989). *Introduction to quantitative genetics*. Third Ed. New York, John Wiley & Sons.
- Fitzjohn, R. G. (2010). Quantitative traits and diversification. *Syst. Biol.*, 59, 619-633.
- Freeman, B. G., Rolland, J., Montgomery, G. A., & Schluter, D. (2022). Faster evolution of a premating reproductive barrier is not associated with faster speciation rates in New World passerine birds. *Proc. Roy. Soc. B*, 289, 20211514.
- Goldberg, E. E., Kohn, J. R., Lande, R., Robertson, K. A., Smith, S. A., & Igi, B. (2010). Species selection maintains self-incompatibility. *Science*, 330, 493-495.
- Gould, S. J., & Eldredge, N. (1977). Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, 3, 115-151.
- Gould, S. J. (1998). Gulliver's further travels: the necessity and difficulty of a hierarchical theory of selection. *Phil. Trans. Roy. Soc. B: Biol.*, 353, 307-314.
- Gould, S. J. (1990). *Wonderful life: the Burgess Shale and the nature of history*. WW Norton & Company.
- Hansen, T. F. & Martins, E. P. (1996). Translating between microevolutionary process and macroevolutionary patterns: the correlation structure of interspecific data. *Evolution*, 50, 1404-1417.
- Hardenberg, A. von, & Gonzalez-Voyer, A. (2013). Disentangling Evolutionary Cause-Effect Relationships with Phylogenetic Confirmatory Path Analysis. *Evolution*, 67, 378-387.
- Hartl, D. L., & Clark, A. G. (2006). *Principles of Population Genetics*. Fourth Ed. Oxford, Oxford Univ. Press
- Harmon, L. J., Pennell, M. W., Hénao-Díaz, L. F., Rolland, J., Siple, B. N. & Uyeda, J. C. (2021). Causes and consequences of apparent timescaling across all estimated evolutionary rates. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 52, 587-609.
- Harvey, M. G., Seeholzer, G. F., Smith, B. T., Rabosky, D. L., Cuervo, A. M. &
- Brumfield, R. T. (2017). Positive association between population genetic differentiation and speciation rates in New World birds. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 114, 6328-6333.
- Hautmann, M. (2020). What is macroevolution? *Palaeontology* 63, 1-11.

RÉFÉRENCES

- Henao Díaz, L. F., Harmon, L. J., Sugawara, M. T., Miller, E. T. & Pennell, M. W. (2019). Macroevolutionary diversification rates show time dependency. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **116**, 7403-7408.
- Ho, S. Y., Phillips, M. J., Cooper, A. & Drummond, A. J. (2005). Time dependency of molecular rate estimates and systematic overestimation of recent divergence times. *Mol. Biol. Evol.*, **22**, 1561-1568.
- Huxley, J. (1942). *Evolution. The Modern Synthesis*.
- Jablonski, D. (2008). Species selection: theory and data. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **39**, 501-524.
- Jepsen, G.L., Mayr, E. & Simpson, G.G. (1949). *Genetics, Paleontology, and Evolution*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Kinnison, M. T., & A. P. Hendry. (2001). The pace of modern life II: from rates of contemporary microevolution to pattern and process. *Genetica*, **112**, 145-164.
- Kostikova, A., Silvestro, D., Pearman, P.B. & Salamin, N. (2016). Bridging Inter- and Intraspecific Trait Evolution with a Hierarchical Bayesian Approach. *Syst. Biol.*, **65**, 417-431.
- Lande, R., & Arnold, S. J. (1983). The Measurement of Selection on Correlated Characters. *Evolution*, **37**, 1210-1226.
- Landis, M. J. & Schraiber, J. G. (2017). Pulsed evolution shaped modern vertebrate body sizes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **114**, 13224-13229.
- Latrille, T., Lanore, V., & N. Lartillot. (2021). Inferring Long-Term Effective Population Size with Mutation-Selection Models. *Mol. Biol. Evol.*, **38**, 4573-4587.
- Lewontin, Richard C. (1970). The units of selection. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **1**, 1-18.
- Lobkovsky, A. & Koonin, E. (2012). Replaying the Tape of Life: Quantification of the Predictability of Evolution. *Front. Genet.*, **3**, 246.
- Lynch, M. (2007). *The origin of genome architecture*. Sinauer.
- Lynch, M., & Walsh, B. (1998). *Genetics and analysis of quantitative traits*. First Ed. Sunderland, Sinauer Associates
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton, Princeton Univ. Press.
- Mallet, J. (2007). Hybrid speciation. *Nature*, **446**, 279-283.
- Marin, J., Achaz, G., Crombach, A. & Lambert, A. (2020). The genomic view of diversification. *J. Evol. Biol.*, **33**, 1387-1404.
- McKinney, M. L. (1997). Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **28**, 495-516.
- Mustonen, V., & Lässig, M. (2009). From fitness landscapes to seascapes: non-equilibrium dynamics of selection and adaptation. *Trends Genet.*, **25**, 111-119.
- Nosil, P., Feder, J. L., & Gompert, Z. (2021). Biodiversity, resilience and the stability of evolutionary systems. *Curr. Biol.*, **31**, R1141-R1224.
- Peters, S. E. (2008). Environmental determinants of extinction selectivity in the fossil record. *Nature*, **454**, 626-629.
- Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, **155**, 945-959.
- Purvis, A. (2008). Phylogenetic Approaches to the Study of Extinction. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **39**, 301-319.
- Rabosky, D. L. (2010). Extinction Rates Should Not Be Estimated from Molecular Phylogenies. *Evolution*, **64**, 1816-1824.
- Rabosky, D. L., & Matute, D. R. (2013). Macroevolutionary speciation rates are decoupled from the evolution of intrinsic reproductive isolation in *Drosophila* and birds. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **110**, 15354-15359.
- Reznick, D. N. & Ricklefs, R. E. (2009). Darwin's bridge between microevolution and macroevolution. *Nature*, **457**, 837-842.
- Rodrigue, N., & Lartillot, N. (2017). Detecting Adaptation in Protein-Coding Genes Using a Bayesian Site-Heterogeneous Mutation-Selection Codon Substitution Model. *Mol. Biol. Evol.*, **34**, 204-214.
- Rohlf, R. V., P. Harrigan & Nielsen, R. (2014). Modeling Gene Expression Evolution with an Extended Ornstein-Uhlenbeck Process Accounting for Within-Species Variation. *Mol. Biol. Evol.*, **31**, 201-211.
- Roux, C., Fraise, C., Romiguier, J., Anciaux, Y., Galtier, N., & Bierné, N. (2016). Shedding light on the grey zone of speciation along a continuum of genomic divergence. *PLoS Biol.*, **14**, e2000234.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., & Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, **413**, 591-596.
- Simpson, G.G. (1944). *Tempo and mode in Evolution*. New York, Columbia Univ. Press.
- Singhal, S., Colli, G. R., Grundler, M. R., Costa, G. C., Prates, I., & Rabosky, D. L. (2022). No link between population isolation and speciation rate in squamate reptiles. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **119**, e2113388119.
- Stanley, S.M. (1979). *Macroevolution: Pattern and Process*. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press.
- Stebbins, G. L. Jr. (1940). The Significance of Polyploidy in Plant Evolution. *Am. Nat.*, **74**, 54-66.
- Sukumaran, J., & Knowles, L. L. (2017). Multispecies coalescent delimits structure, not species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **114**, 1607-1612.
- Uyeda, J. C., Hansen, T. F., Arnold, S. J., & Pienaar, J. (2011). The million-year wait for macroevolutionary bursts. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **108**, 15908-15913.
- Uyeda, J. C., & Harmon, L. J. (2014). A novel Bayesian method for inferring and interpreting the dynamics of adaptive landscapes from phylogenetic comparative data. *Syst. Biol.*, **63**, 902-918.
- Uyeda, J. C., Zenil-Ferguson, R. & Pennell, M. W. (2018). Rethinking phylogenetic comparative methods. *Syst. Biol.*, **67**, 1091-1109.
- Valente, L., Phillimore, A. B., Melo, M., Warren, B. H., Clegg, S. M., Havenstein, K. et al. (2020). A simple dynamic model explains the diversity of island birds worldwide. *Nature*, **579**, 92-96.
- Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L. I. N., Albert, C. H., Hulshof, C., et al. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends Ecol. Evol.*, **27**, 244-252.

À la frontière entre **écologie & évolution**

Auteurs : Sara Puijalon (LEHNA), Emanuel Fronhofer (ISEM), Dov Corenblit (GEOLAB), Sylvain Fauçon (EBEA), Pierre-Alexandre Gagnaire (ISEM), Philippe Huneman (IHPST), Oliver Kaltz (ISEM), Natacha Kremer (LBBE), Delphine Legrand (SETE), Jean Secondi (LEHNA), Anne-Charlotte Vaissière (ESE), Bert Van Bocxlaer (EVO-ECO-PALEO), Frédérique Viard (ISEM), Philippe Jarne (CEFE)

3 PRIORITÉS SCIENTIFIQUES À ABORDER D'ICI 2030

- ▶ **Développer des approches expérimentales, méthodologiques et conceptuelles qui transcendent les séparations historiques entre écologie et évolution**
- ▶ **Produire des modèles pleinement éco-évolutifs, en particulier pour évaluer des propriétés émergentes, qui ne peuvent être expliquées par des modèles seulement écologiques ou évolutifs**
- ▶ **Intégrer l'éco-évolution à l'étude des dynamiques de la biodiversité pour fournir des prédictions dans un contexte de changement environnemental et orienter des stratégies d'interventions durables**

Introduction

Le champ couvert par l'atelier « À la frontière entre écologie et évolution » étant très large, cette synthèse ne vise pas à dresser un panorama exhaustif de l'existant. L'atelier avait pour objectif de conduire une réflexion sur l'avancement des recherches en « éco-évolution » et de définir des axes de recherche pertinents et novateurs pour les années à venir. Cette synthèse présente les

principaux axes de discussion qui ont animé l'atelier : caractérisation du champ éco-évolutif, divergences/convergences entre écologie et évolution, identification de quatre questions de recherche futures (éco-évolution rapide, éco-évolution lente, interactions biotiques, applications de l'éco-évolution aux environnements anthropisés) et les verrous à lever pour les études en éco-évolution.

Écologie, évolution, éco-évolution

Ce qui sépare, ce qui rapproche

Les causes de la séparation entre écologie et évolution sont de diverses natures, notamment historiques et sociologiques, incluant des questions de temporalités, ou de nature des forces et processus considérés, ou encore liés aux pratiques conceptuelles, techniques ou méthodologiques des différentes disciplines.

Causes historiques et sociologiques

Évolution et écologie ont longtemps eu une dynamique propre, liée à la construction et au développement de ces deux sciences. Or, on sait depuis le milieu du XX^e siècle que les changements évolutifs et écologiques peuvent se produire sur des échelles de temps similaires, nécessitant alors un rapprochement entre écologie et évolution (Chitty, 1967 ; Pimentel, 1961). Cette idée n'a été réactualisée que récemment grâce à des avancées conceptuelles, des études à long terme et des progrès en modélisation mathématique qui l'ont rendue opérationnelle (Huneman, 2019). Depuis le début des années 2000, la dynamique et les rétroactions éco-évolutives, ou éco-évolution, ont connu un engouement important (Bassar *et al.*, 2021) se traduisant par la publication de revues, perspectives (Fussmann *et al.*, 2007 ; Lion, 2018 ; Pelletier *et al.*, 2009 ; Post & Palkovacs, 2009), numéros spéciaux (numéro spécial BES « *Eco-evolutionary dynamics across scales* » 2019) et livres entiers (Hendry, 2017 ; McPeck, 2017). Le manque de

dialogue historique entre écologie et l'évolution (Huneman, 2019 ; Loreau, 2010) a conduit à leur intégration imparfaite dans les travaux actuels. La plupart des travaux qualifiés d'éco-évolution s'appuient fortement sur la biologie évolutive, l'écologie n'étant souvent comprise que comme démographie pure, ou réduite à celle-ci, et les influences de l'écologie fonctionnelle ou de l'écologie des écosystèmes sur les études empiriques et conceptuelles restent relativement faibles. Même si ce manque de synthèse, qui remonte aux travaux fondateurs de Pimentel (1961) et Chitty (1967), est connu depuis plus de 10 ans déjà (Matthews *et al.*, 2011), les progrès réalisés semblent limités (voir pour des exceptions, par exemple, El-Sabaawi *et al.*, 2015 ; Kylafis & Loreau, 2008). Le plus souvent, l'écologie, c'est-à-dire l'environnement biotique et physique, sert uniquement de « théâtre » à la « pièce de théâtre évolutive » centrée sur les gènes. Même l'école de la « génétique écologique » (Whitham *et al.*, 2006) ne s'intéressait que peu à l'écologie, et aucune rétroaction éco-évolutive n'était envisagée. Inversement, historiquement, les écologues fonctionnels semblent s'être peu intéressés aux processus évolutifs pour expliquer la structure et le fonctionnement des communautés et écosystèmes (Huneman, 2019 ; Loreau, 2010).

Au-delà de ces divergences historiques, la « séparation » entre écologie et évolution s'explique également par des raisons sociologiques propres

à la dynamique des communautés scientifiques. Les deux sciences étaient en construction au début du XX^e siècle et ont effectivement eu leur dynamique propre de consolidation, via la création de chaires, de départements universitaires, de formations ou de journaux (ex. aux Etats-Unis, la revue *Ecology* est créée en 1920 et la revue *Evolution* en 1945). Cette dynamique s'est aussi appuyée sur des concepts et définitions propres (ex. valeur sélective en évolution et niche en écologie) et des niveaux biologiques étudiés (ex. centrage populationnel en évolution et communautaire en écologie), comme développé plus bas. Le fonctionnement du financement de la recherche, largement basé sur des projets ciblés, a probablement aussi pu conduire à une séparation entre disciplines et à une faible pression pour aller vers une intégration.

Temporalité et échelles de temps

Il a longtemps été considéré que les processus relevant de l'écologie et de l'évolution se produisaient sur des temporalités différentes, courte en écologie, longue en évolution. Cela conduit d'ailleurs à se poser la question de savoir si les écologues ont (toujours) besoin de l'évolution pour expliquer les phénomènes d'interactions observés à l'échelle de l'écosystème. Par exemple, les éléphants ont une durée de vie longue, et « n'ont pas le temps » de réagir à une variation environnementale rapide de façon évolutive. En d'autres termes, les échelles de temps peuvent être découplées. Pourtant, des études ont montré que, même chez les éléphants, l'évolution pouvait aller très vite (ex. la perte des défenses en réaction à la pression de chasse et de braconnage). La quantification des taux d'évolution a démontré qu'ils sont souvent plus élevés qu'on ne le pensait, surtout s'ils sont mesurés sur de courtes échelles de temps (Hendry & Kinnison, 1999). Des données intégrant une diversité d'organismes, des protozoaires aux humains, ont permis de montrer que l'évolution, mesurée par le taux de changement phénotypique, peut être rapide, mais est généralement légèrement plus lente (d'un facteur < 10) que la dynamique écologique, estimée par le taux de changement des populations (DeLong *et al.*, 2016). Ces études se concentrent sur les changements quantitatifs des phénotypes, mais les changements qualitatifs, tels que les innovations clés (Wagner, 2011), pourraient nécessiter

des changements plus fondamentaux dans les voies métaboliques ou les plans d'organisation, et se produisent moins fréquemment, surtout si des contingences historiques sont impliquées (Blount *et al.*, 2008).

Certains auteurs insistent sur la similitude des échelles de temps écologique et évolutive dans la définition la plus correcte de l'éco-évolution (Bassar *et al.*, 2021), en supposant implicitement qu'elles sont toutes deux rapides. Cela a conduit à des études sur les conditions favorisant une évolution rapide, comme l'architecture génétique des traits impliqués (Deshpande & Fronhofer, 2022). Les interactions éco-évolutives dans lesquelles les dynamiques écologiques et évolutives sont simultanément rapides ont été plus largement étudiées que lorsqu'elles sont lentes (Pausas & Bond, 2022). Ces rétractions éco-évolutives, rapides d'une part et lentes d'autre part, ont donné lieu à deux discussions au sein de l'atelier (voir ci-dessous).

Forces et processus

La biologie évolutive a depuis longtemps formalisé le fonctionnement des gènes et populations sous l'impact de forces ou de processus (ex. la taille des populations qui impacte directement l'effet respectif de la dérive génétique et de la sélection naturelle ou encore la migration). Une telle trame n'apparaît en écologie que dans les années 1960 (MacArthur & Wilson, 1967) et a été revivifiée plus récemment (Hubbell, 2001 ; Leibold *et al.*, 2004 ; Vellend, 2010) avec, par exemple, la spéciation qui fait apparaître de nouvelles espèces, la dérive écologique ou la compétition interspécifique. Ces forces et processus ont été largement considérés indépendamment jusqu'à récemment. Cependant, il existe des analogies « naturelles » entre les niveaux des populations dans les espèces et des espèces dans les communautés biologiques (Hendry, 2017 ; Vellend, 2010) – les notions de métapopulation et de métacommunauté sont une expression directe de cette analogie. On peut aussi généraliser au niveau de l'écosystème (Loreau, 2010). Ces analogies doivent permettre d'analyser la dynamique de la biodiversité conjointement à différents niveaux d'intégration du vivant, en fonction des conditions environnementales qui vont, par exemple, agir directement sur la dynamique des populations de toutes les espèces.

Notons cependant que toute analogie a ses limites – ici, la sélection naturelle au niveau populationnel (interactions entre allèles) ne peut pas prendre les mêmes formes que la variété des interactions interspécifiques (mutualisme, parasitisme, compétition, prédation).

Outils

Une autre cause de la séparation entre écologie et évolution pourrait être liée aux outils utilisés. Par exemple, les différentes disciplines se sont appropriées les outils de la biologie moléculaire de manière très différente : l'entrée en force de l'ADN dans les études évolutives dans les années 1980 a effectivement apporté des techniques et approches nouvelles que l'écologie non évolutive n'a saisi qu'une bonne vingtaine d'années plus tard. À ce jour, des approches telles que le metabarcoding ADN, et de manière générale la métagénomique, transcendent les disciplines et pourraient permettre de les rassembler. À revers, les évolutionnistes ont mis beaucoup plus de temps que les écologues à se saisir des outils de la chimie (ex. chromatographie), mais le retard a été largement rattrapé, par exemple en écologie (évolutive) chimique. De manière similaire, l'utilisation d'unités et de métriques différentes en écologie et en évolution (flux

quantifiant les processus et les flux de matière et d'énergie en écologie vs. *fitness* quantifiant de la descendance transmise aux générations suivantes en évolution (Brown *et al.*, 2018)) qui freine la convergence entre disciplines, aurait également pu faire l'objet d'une discussion spécifique. On peut donc penser que les outils et concepts peuvent être aussi des objets de rassemblement, renvoyant à la notion d'objets frontières en sociologie des sciences.

Si ces différents éléments peuvent expliquer la relative séparation entre écologie et évolution, il est important de noter que des différences existent entre les sous-disciplines, avec par exemple une intégration beaucoup plus précoce des questions évolutives par l'écologie des communautés que par l'écologie fonctionnelle (voir par exemple les travaux de R. Ricklefs ou S. Levin dès les années 1990). Par ailleurs, il est également important de garder à l'esprit que l'écologie et l'évolution sont en interface avec d'autres champs disciplinaires, telles que la biologie, les sciences de l'univers, les sciences physiques ou les sciences humaines et sociales (ex. l'étude de la structure et du fonctionnement des écosystèmes nécessite la prise en compte des interactions entre les organismes ou les sociétés et les processus physico-chimiques), qui à la fois contraignent et enrichissent les études en écologie et en évolution.

Interactions éco-évolutives

L'intérêt récent pour les études rapprochant écologie et évolution a conduit à des questionnements sur ce qui relève réellement de l'éco-évolution ou au contraire simplement de processus écologiques ou évolutifs. Bassar *et al.* (2021) proposent de restreindre l'utilisation du terme « dynamique éco-évolutive » aux situations où les dynamiques écologiques et évolutives sont couplées en des rétroactions réciproques en excluant de la définition les situations où un changement écologique (évolutif) influence simplement un changement évolutif (écologique), sans qu'il y ait de rétroaction. Ils insistent également sur le fait qu'il n'y

a « aucune séparation dans le temps entre les dynamiques écologiques et évolutives », en supposant implicitement qu'elles sont toutes deux rapides. Cette synchronisation des échelles de temps conduit à des phénomènes nouveaux et émergents qui ne peuvent être compris dans un contexte purement écologique ou évolutif. Il est à noter que ces discussions peuvent paraître sémantiques, en maintenant sous un même terme des situations comparables, mais elles ont aussi une valeur causale, en mettant en exergue les forces en œuvre et leurs interactions entre niveaux de biodiversité (Bassar *et al.*, 2021).

Questions de recherches futures

Quatre grandes questions de recherches ont été discutées au cours de quatre sous-ateliers dédiés : éco-évolution rapide, éco-évolution lente, interactions biotiques, applications de l'éco-évolution aux environnements anthropisés.

Éco-évolution rapide

Comme on l'a vu ci-dessus, il est maintenant admis que les échelles de temps écologiques et évolutives puissent concorder, ce qui sous-entend l'existence de dynamiques éco-évolutives et de boucles de rétroaction à échelle de temps contemporaine. Cependant, les exemples empiriques restent peu nombreux et les modèles théoriques peu développés.

Cela limite notre capacité :

- à quantifier l'importance de l'éco-évolution rapide dans le fonctionnement des écosystèmes ;
- à déterminer les composantes écologiques et évolutives principalement affectées par les changements rapides (traits phénotypiques, éléments des réseaux trophiques, flux de matière...) ;
- à prédire de quelle façon les écosystèmes peuvent répondre à des changements environnementaux rapides (drastiques) tels que ceux imposés par les sociétés humaines.

Limitations conceptuelles et méthodologiques

Malgré le consensus général sur la difficulté à dresser une claire distinction entre écologie et évolution, l'évolution est souvent considérée comme un paramètre de nuisance dans les études écologiques. Ce n'est qu'une fois la dynamique écologique étudiée que certains paramètres évolutifs sont parfois ajoutés. Toutefois, il apparaît clairement que l'intégration des paramètres évolutifs est plus simple dans le cas des études de communautés microbiennes, et qu'à l'inverse, les études sur les métazoaires posent un problème méthodologique du fait notamment de leur temps de génération souvent long, conduisant à une position particulière de l'écologie microbienne dans les études éco-évolutives.

D'un point de vue évolutif, il apparaît que l'étude des traits d'histoire de vie ne peut se faire qu'à la lumière des informations démographiques

pour comprendre les dynamiques éco-évolutives rapides, mais que celles-ci sont souvent très difficiles à obtenir pour beaucoup de systèmes d'étude. Par ailleurs, les caractères utilisés en phylogénie pour décrire les processus évolutifs sont, dans la plupart des cas, ceux qui font le moins le lien avec l'écologie (caractères convergents). L'ensemble soulève la question des métriques à utiliser pour avoir une approche permettant une étude pertinente des dynamiques éco-évolutives rapides.

Il apparaît également un manque criant de modèles explicatifs et prédictifs dans le domaine, en raison d'une implémentation difficile. Ceci concerne surtout les modèles qui intègrent des mécanismes à plusieurs échelles, notamment du génome au méta écosystème.

Enfin, l'évolution rapide (modifications de la fréquence des phénotypes dans les populations) peut n'avoir parfois aucune incidence sur le fonctionnement des écosystèmes, alors que les changements démographiques pourraient avoir plus d'impact. Cependant, il est apparu que nous manquons cruellement d'éléments quantitatifs pour dresser des généralités sur les patterns d'éco-évolution rapide les plus fréquents.

Perspectives

Elles visent à lever les verrous mentionnés plus haut. Tout d'abord, il serait pertinent de concevoir a priori des mesures de paramètres évolutifs dans les études écologiques, par exemple pour quantifier l'impact des boucles éco-évolutives sur les écosystèmes, en se focalisant notamment sur la plasticité phénotypique. L'utilisation d'organismes modèles présentant des atouts dans les deux disciplines, par exemple des unicellulaires, pourrait servir de « preuve de concept » aux développements méthodologiques expérimentaux possibles, notamment dans des plateformes expérimentales type méso- et microcosmes. Pour les autres groupes biologiques, une réflexion sur les traits les plus

pertinents à étudier permettrait de faciliter l'étude des dynamiques éco-évolutives rapides. Cette approche pourrait consister en un focus sur l'évolution des traits dont la fonctionnalité dans les écosystèmes est caractérisée en amont, ou sur les traits les plus plastiques, c'est-à-dire parmi ceux susceptibles d'engendrer des

modifications très rapides dans les fonctions écosystémiques. D'un point de vue théorique, ceci implique d'inclure la plasticité phénotypique en développant par exemple des nouveaux types de modèles en « *nested networks* » qui demandent une approche interdisciplinaire (biologie, mathématiques, informatique, physique).

Éco-évolution lente

Les interactions éco-évolutives se déroulant sur le temps long, à des échelles spatiales régionales et même planétaire, ont été moins étudiées que les interactions rapides. Dans ce cas, la dynamique écologique se produit à des échelles de temps beaucoup plus longues que la démographie. En effet, elle est définie à l'échelle régionale par des paramètres géologiques ou géomorphologiques lents qui ont un effet non seulement sur les propriétés abiotiques de l'écosystème (ex. via les conditions physico-chimiques, la lixiviation des nutriments, les flux et l'organisation de la matière minérale), mais aussi sur la composante biotique, parce que la géologie et la géomorphologie constituent la matrice environnementale dans laquelle la dynamique du (méta)écosystème se joue. Les réponses évolutives à ces pressions de sélection sont lentes ou rares, comme dans le cas d'innovations clés qui nécessitent des changements fondamentaux dans les voies métaboliques ou le plan d'organisation. Les effets des interactions éco-évolutives sur le temps long peuvent être spécifiques à un taxon mais, le plus souvent, elles affectent des écosystèmes entiers et donc une très grande variété de taxons qui interagissent au sein de réseaux trophiques et non-trophiques gouvernés par des rétroactions abiotiques-biotiques. Les exemples incluent la dynamique de l'oxygène sur Terre et l'émergence des eucaryotes et des plantes terrestres ou la construction des plaines alluviales et des cordons dunaires par les plantes vasculaires dans les écosystèmes riverains et côtiers. La compréhension des rétroactions éco-évolutives lentes représente un enjeu scientifique interdisciplinaire important, déjà identifié lors des deux précédentes prospectives de CNRS Écologie & Environnement.

Il existe une diversité d'approches et de types de questionnements éco-évolutifs sur le temps long qui peuvent être considérées à la fois comme un avantage et un frein à la mise en place d'une

démarche éco-évolutive lente standardisée. L'avantage réside dans la grande ouverture thématique et la possibilité de création de nouveaux groupes de travail interdisciplinaires ciblant des questions éco-évolutives lentes à l'interface entre sciences de la vie, sciences de la terre et sciences humaines et sociales. La difficulté réside dans la mise en place de passerelles conceptuelles et méthodologiques interdisciplinaires communes pour aborder les nouveaux questionnements.

Verrous

Une autre difficulté concerne la définition du « temps long » dans une perspective éco-évolutive. De manière classique, le temps long se définirait par plusieurs dizaines à centaines de milliers d'années, ou par une échelle pluriséculaire dans les études paléoécologiques. Un décentrage de cette perspective classique pour utiliser plutôt le nombre de générations pourrait représenter une solution pour distinguer le temps long du temps court. La combinaison de l'approche classique basée sur la durée et de celle basée sur le nombre de générations devrait permettre de proposer une définition plus formelle du temps long dans une perspective éco-évolutive.

Par ailleurs, les approches des rétroactions éco-évolutives lentes apparaissent diverses. Les archives sédimentaires permettent de remonter très loin dans le temps, mais sont le plus souvent fragmentaires, avec des hiatus plus ou moins importants entre les observations. Ces hiatus et la difficulté de lier ces observations entre elles et avec le contexte environnemental, peuvent impacter notre capacité à produire des modèles puissants et détaillés (ex. les interactions biotiques peuvent être en équilibre ou pas et la durée des phases d'équilibres demeure difficile d'accès dans les archives sédimentaires). Au contraire, les travaux axés sur la biologie des organismes et le fonctionnement actuel

des écosystèmes permettent une analyse des phénomènes sur beaucoup moins de générations, mais avec des données d'observation ou expérimentales plus continues, et donc de meilleures quantifications et maîtrise des processus. Ce constat souligne l'intérêt d'un couplage entre approches paléontologiques et actuelles (empiriques et expérimentales).

Enjeux

Le premier enjeu identifié concerne la question de la stabilité (résistance, résilience et seuils critiques de bascule) des écosystèmes en relation avec les processus éco-évolutifs lents. Cette notion de stabilité écosystémique semble centrale avec des questions non résolues au sujet des couplages entre mécanismes évolutifs et écologiques assurant sur le long terme la stabilité des écosystèmes et de leurs fonctions. La situation actuelle de crise climatique et environnementale rend cette question extrêmement pertinente et urgente. Elle est toutefois complexe et réclamera au préalable un « débroussaillage » conceptuel et méthodologique. Une des difficultés pour définir

les interactions éco-évolutives sur le temps long réside dans le fait que ces interactions peuvent entraîner également des effets non-linéaires à court terme.

Un autre enjeu majeur de la caractérisation des interactions éco-évolutives lentes réside dans la capacité à prédire si les interactions observées aux niveaux évolutif et écologique sont en équilibre, et sinon, comment leur changement peut impacter les écosystèmes associés et sur quel pas de temps. Cet objectif reste complexe dans une optique rétrospective car, comme évoqué ci-dessus, les archives fossiles sont souvent incomplètes et les études prospectives expérimentales des changements sur le long terme ne couvriraient finalement que des trajectoires d'ajustement éco-évolutives de communautés de micro-organismes. Il paraît nécessaire d'acquérir des jeux de données plus complets et standardisés sur le long terme ainsi que des méthodes et approches plus puissantes afin d'exploiter ces données. Une démarche multi-proxy soutenue par l'utilisation de nouveaux outils tels que par exemple l'ADN environnemental, la métabolomique et la géochimie semble souhaitable.

Interactions biotiques durables

Les dynamiques éco-évolutives sont parfois perçues, à tort, comme des interactions entre compartiments abiotiques et biotiques, alors qu'elles peuvent également concerner des interactions uniquement biotiques - des exemples de référence du champ éco-évolutif impliquent de fait des interactions biotiques. On s'intéressera ici aux interactions biotiques durables, qui vont du mutualisme au parasitisme. Ces interactions sont à l'origine de processus co-évolutifs entre les partenaires, et peuvent varier et évoluer en fonction du contexte environnemental, sur une échelle temporelle plus ou moins longue (éco-évolution lente ou rapide).

De l'écologie à l'évolution et réciproquement

Si l'on considère les interactions hôtes-parasites, ces interactions entre partenaires produisent des dynamiques démographiques spécifiques, de type cyclique ou épidémique. Elles résultent d'effets sélectifs négatifs réciproques, ce qui peut favoriser des changements évolutifs dans la

résistance de l'hôte ou l'infectivité du parasite. De même, les changements dans la démographie de l'hôte (par exemple, la mortalité de l'hôte induite par le parasite ou par un facteur extrinsèque) déterminent l'évolution des niveaux optimaux de virulence. En ce sens, la dynamique éco-évolutive est au cœur même de la façon dont nous conceptualisons la (co)évolution dans les interactions antagonistes. Cependant, la formalisation explicite des rétroactions éco-évolutives dans les populations dynamiques qui ne sont pas à l'équilibre est relativement récente. Divers modèles (et quelques expériences) ont désormais inclus des boucles de rétroaction entre l'action du parasite, la disponibilité d'hôtes sensibles et l'évolution du parasite. Alors que les études se concentrent souvent sur les aspects « écologie-vers-évolution », l'intégration de la partie « évolution-vers-écologie » devrait permettre de répondre à de nombreuses questions, notamment par la modélisation prédictive. Par exemple, quelle quantité d'évolution faut-il ajouter aux modèles épidémiologiques pour prédire correctement l'émergence et la propagation d'une épidémie, ou encore les types « épi-

démiques » plus virulents seront-ils finalement remplacés par des types « endémiques » moins virulents ? Les réponses à ces questions ne sont pas simples. En effet, la dynamique éco-évolutive se joue probablement à différents niveaux (au sein et entre hôtes), chacun avec sa propre dynamique démographique et de sélection, et des possibilités de rétroactions entre niveaux. L'intégration de ces différents niveaux et traits peut modifier considérablement nos prédictions.

L'étude des interactions biotiques a longtemps été limitée à des études entre deux partenaires alors que les interactions multipartenaires jouent des rôles écologique et évolutif majeurs. Dans les « holobiontes » (écosystèmes hôtes abritant une multitude de partenaires microbiens), les interactions complexes entre partenaires, et entre partenaires et hôtes, conduisent à des boucles de rétroaction qu'il apparaît nécessaire d'étudier pour caractériser le potentiel (co-)évolutif du système dans son ensemble. D'autre part, la réponse des partenaires aux variations environnementales impacte aussi les processus évolutifs, notamment adaptatifs. Ainsi, la dynamique des populations et les réponses à la sélection peuvent être dirigées par de nombreux acteurs et forces, et impliquer des traits très différents. On aboutit ainsi à des dynamiques éco-évolutives « diffuses », incorporant des boucles de rétroaction éco-évolutives imbriquées, et dont la trajectoire va dépendre des interactions biotiques et abiotiques, mais aussi des corrélations (génétiques) entre traits. Il convient donc de prendre en compte cette complexité dans l'analyse des réponses écologiques et évolutives à des variations environnementales (en particulier rapides).

Enjeux et perspectives

L'intérêt d'une perspective éco-évolutive explicite dépend du système biologique, car il n'est pas

toujours possible de suivre les changements évolutifs, par exemple dans les grands organismes ou dans les populations naturelles. Il s'agit d'un point clé à considérer pour éviter que les dynamiques écologiques ne puissent « cacher » des changements évolutifs. Par ailleurs, il apparaît pertinent d'ajouter une perspective démographique ou populationnelle (ex. en suivant la dynamique de symbiotes au sein de l'hôte ou en mesurant le succès de la transmission pour des groupes d'individus) aux études de potentiel évolutif (ex. en comparant différents génotypes d'hôtes ou de symbiotes), ce qui permettra également d'estimer les covariations génétiques entre traits pertinents. Enfin, une approche d'évolution expérimentale, quand elle est possible, doit permettre d'incorporer des forces et réponses éco-dynamiques de façon explicite, tout en intégrant des dynamiques démographiques et épidémiologiques réalistes conduisant à des réponses évolutives elles-mêmes réalistes. Ces études de rétroactions éco-évolutives pourraient aussi permettre de caractériser finement les impacts de l'écologie sur l'évolution, et *vice versa*, sous différents scénarios épidémiologiques ou environnementaux, ce qui permettrait de faciliter la prédiction des systèmes en interaction.

La caractérisation des changements génotypiques et phénotypiques des organismes en interaction nécessite de considérer non seulement ses traits de vie (ex. survie, reproduction), mais également une multitude de traits définissant ses interactions biotiques (ex. diversité de la communauté symbiotique au sein d'un hôte, échanges métaboliques entre partenaires). L'enjeu est de prendre en compte cette complexité phénotypique pour comprendre les mécanismes à l'origine des variations éco-évolutives, en couplant les échelles d'étude (spatiale, temporelle, niveaux de biodiversité) dans des approches multidimensionnelles (ex. pour les traits).

Applications de l'éco-évolution aux environnements anthropisés

Les systèmes anthropisés peuvent représenter des modèles d'étude pertinents pour comprendre les interactions éco-évolutives rapides sous forte pression environnementale, et donc fortes pressions de sélection (voir ci-dessus). En effet, leur dynamique se fait à l'échelle de quelques (à quelques dizaines de) générations, ce qui permet de les suivre « en temps réel »,

avec des caractéristiques communes et un grand nombre de répliques. En outre, ils offrent des contextes suffisamment différents pour mener des études comparatives. Trois cas d'étude ont été discutés au cours de l'atelier : la domestication et culture d'espèces sauvages, les invasions biologiques et les milieux artificiels ou urbanisés.

Cas d'étude

Dans le premier cas, le principal processus évolutif est la domestication impliquant souvent une forte sélection sur quelques traits d'intérêt comme le taux de croissance ou la biomasse produite. La sélection est soit centrée sur la production de lignées ou cultivars, soit relâchée (dite « inconsciente »), basée sur la sélection de géniteurs en fonction de leur phénotype lors de leur mise en culture. D'autres forces évolutives peuvent jouer comme les flux de gènes entre populations cultivées et sauvages, ou l'évolution des souches de pathogènes dans les fermes et élevages. Les populations cultivées vont affecter les caractéristiques physico-chimiques de l'environnement ou les chaînes trophiques, mais peuvent aussi constituer des réservoirs importants de maladies. Dans ce contexte, les interactions éco-évolutives concernent notamment le rôle de la diversité génétique et des traits phénotypiques sélectionnés des populations cultivées sur la diversité du microbiome associé, et sur la diversité de ses fonctions (ex. cycles biogéochimiques au sein des cultures et habitats naturels voisins).

Le deuxième cas d'étude concerne les invasions biologiques. Sur le court terme, de fortes pressions de sélection peuvent s'exercer sur les espèces exotiques envahissantes pour tout ce qui touche à leur dispersion et à la compétition dans les communautés réceptrices, impliquant des effets fondateurs ou de « *allele surfing* », dépendant en particulier de la pression de propagules dispersantes. Les caractéristiques génétiques de la population introduite peuvent moduler l'effet sur l'écosystème, tandis que les caractéristiques de l'écosystème récepteur peuvent affecter la performance de la population introduite. Sur le long terme, les changements sont plus complexes, avec différents scénarios possibles comme l'émergence de l'atténuation de ces effets après la phase initiale (par exemple, des extinctions de populations bien installées). Les processus sous-jacents peuvent être multiples, comme des changements démographiques endogènes qui modifient l'intensité de la compétition ou des modifications des communautés locales ou des réorganisations des réseaux trophiques. Un enjeu considérable est alors de capter la complexité des rétroactions éco-évolutives, tant sur le plan fondamental que pour la gestion des impacts des espèces introduites (pour éviter d'aboutir à des conséquences plutôt négatives, ou en tout cas mal contrôlées).

De manière analogue aux invasions biologiques, les milieux urbanisés ou artificialisés constituent des modèles intéressants pour l'étude des interactions éco-évolutives, parce qu'il s'y exerce de très fortes pressions de sélection dans des gradients environnementaux forts. De nombreuses études ont documenté des changements de traits d'histoire de vie (ex. comportements, reproduction, alimentation), des adaptations spécifiques et des processus de rétroactions éco-évolutives dans ces habitats particuliers (par ex., des boucles démo-environnementales positives conduisant à des explosions de populations et de nouvelles adaptations spécifiques aux milieux anthropisés). Se pose aussi la question de l'influence de ces milieux sur les populations et communautés présentes dans les écosystèmes plus « naturels » avoisinants, par exemple via des processus de maladaptation génétique induits par des flux de gènes asymétriques, depuis les milieux anthropisés.

Enjeux et perspectives

Ces cas d'étude interrogent sur la construction de nouveaux écosystèmes, ou d'écosystèmes hybrides comprenant une proportion importante d'espèces ou de génotypes, importés ou modifiés par les activités humaines, dans lesquels de nouveaux réseaux d'interactions interspécifiques se créent. Par exemple, quelle sera leur résilience vis-à-vis de perturbations, quels services écosystémiques maintenus ou nouveaux pourront-ils fournir, ou encore, quelles adaptations particulières peuvent émerger et avec quelles rétroactions sur les dynamiques des populations et des communautés qui les occupent ?

Les systèmes anthropisés conduisent donc à de nouveaux écosystèmes, incluant des espèces/communautés qui peuvent être largement modifiées par les activités humaines. Cela pose de nombreuses questions éco-évolutives, en particulier pour ce qui concerne la résilience de ces systèmes ou les services écosystémiques rendus, et donc plus généralement des propriétés qui peuvent émerger de l'anthropisation. Au-delà des cas d'études considérés ci-dessus, il semble important d'identifier ces propriétés de manière générique, et de croiser les facteurs d'anthropisation. Cela paraît critique si l'on souhaite développer une bonne capacité de prédiction et d'intervention (ou de laisser-faire). Il est donc nécessaire d'inclure une vision éco-évolutive dans le domaine

des « solutions fondées sur la nature » ou d'ingénierie écologique, de façon à renforcer la durabilité des solutions mises en place comme réponses à l'anthropisation. Une approche socio-écosystémique devient alors plus que nécessaire, et donc un recours à des approches inter- et transdisciplinaires. Un point de vigilance doit être soulevé :

cette gestion de l'anthropisation attire naturellement des financements, en particulier liés aux politiques publiques, soutenant des projets qui peuvent vite être très finalisés et ne permettant alors pas d'aborder suffisamment les questions de dynamiques éco-évolutives plus éloignées des objectifs des financeurs.

Verrous à lever et outils à développer

Au-delà des verrous, enjeux et perspectives présentés spécifiquement dans les quatre questions de recherche, l'atelier a également permis d'identifier des verrous assez généraux qui freinent le développement des études en éco-évolution, certains découlant des séparations historiques entre écologie et évolution, alors que d'autres sont inhérents aux études éco-évolutives.

- Il est nécessaire de développer des modèles pleinement éco-évolutifs, en particulier pour évaluer des propriétés émergentes et fournir des prédictions.
- À l'heure actuelle, il existe peu de modèles biologiques permettant des études, en particulier expérimentales, en éco-évolution et ces modèles diffèrent généralement selon les problématiques du fait de leurs atouts et contraintes. Par exemple, les micro-organismes permettent de réaliser plus facilement des études d'évolution expérimentale mais posent des difficultés de résolution à l'échelle des espèces microbiennes ; au contraire, il est difficile de faire de l'évolution expérimentale sur les macro-organismes mais les archives sédimentaires permettent d'aborder certaines questions d'évolution en temps profond. L'ensemble conduit à ce que les résultats expérimentaux en éco-évolution soient relativement disparates, réduisant ainsi la possibilité de généralisation.
- Les études en éco-évolution sont souvent pluri- et/ou interdisciplinaires (ex. géologie et géomorphologie pour l'éco-évolution lente, sciences humaines et sociales pour l'éco-évolution dans les systèmes anthropisés). A contrario, certaines disciplines (écologie comportementale) semblent être très peu intégrées aux études en éco-évolution, alors même qu'elles pourraient apporter des éléments importants dans la compréhension des processus. Il est

nécessaire de maintenir ces interactions avec d'autres disciplines mais également de veiller à développer des approches conceptuelles, méthodologiques ou expérimentales cohérentes en éco-évolution.

- Un renforcement d'outils adaptés aux études en éco-évolution est aussi critique, en particulier pour développer des approches d'éco-évolution expérimentale sur des micro-organismes à court temps de génération, pour l'heure encore peu considérés, mais aussi pour coupler des approches « omiques » utilisées en évolution (génomique) et en écologie (métabolomique, transcriptomique, protéomique), difficiles à articuler en raison d'échelles de temps différentes focales de ces disciplines.

Au-delà des actions spécifiques d'ores et déjà initiées par CNRS Écologie & Environnement (ex. numéro spécial en cours sur l'éco-évolution dans *Ecology Letters*, création d'une chaire de professeur junior « Approches évolutives et fonctionnelles du fonctionnement des écosystèmes » en 2022), plusieurs propositions ont émergé :

- élargir le spectre d'organismes étudiés sur des plateformes expérimentales, actuellement limités à quelques microorganismes et espèces modèles, en particulier pour inclure des espèces à cycle de vie long ;
- soutenir les études à long-terme et à vaste échelle spatiale ;
- formaliser des lieux d'interactions et de discussion (RT, symposiums dans des conférences généralistes ex. *sfe2...*) afin de renforcer l'émergence de projets impliquant des chercheurs de différentes spécialités et modèles d'études ;
- construire des appels à projets dédiés, possiblement sur des questions spécifiques (PEPS, MITI pour stimuler l'interdisciplinarité...).

Conclusions - Perspectives

La compréhension de la dynamique de la biodiversité, actuelle ou passée, et la prédiction de ses trajectoires futures, nécessite d'intégrer une approche éco-évolutive. Différents exemples de dynamiques éco-évolutives ont été présentés au cours de l'atelier, en insistant sur un élargissement des échelles de temps de l'écologie et de l'évolution (de l'éco-évolution rapide vers lente), et sur des interactions et rétroactions entre organismes et environnement mais aussi entre organismes (Interactions biotiques). L'exemple des systèmes anthropisés (voir « Applications de l'éco-évolution aux environnements anthropisés ») met en lumière l'intérêt du cadre conceptuel de l'éco-évolution pour comprendre à la fois la dynamique de ces systèmes et fournir des prédictions et des outils d'aide à la gestion des socio-écosystèmes.

Notre réflexion a mis en évidence des besoins et verrous expérimentaux et méthodologiques, conceptuels et de modélisation. Il est également important d'intégrer des approches interdisciplinaires impliquant au-delà des sciences cœur de

la biodiversité (ex. géomorphologie ou sciences humaines et sociales), parfois au-delà des champs disciplinaires couverts par CNRS Écologie & Environnement. Il apparaît donc important que les actions déjà initiées par celui-ci en éco-évolution soient complétées par des soutiens au développement d'outils et à l'émergence de projets.

Enfin, la capacité à fournir des prévisions à partir des modèles d'éco-évolution représente un défi majeur pour comprendre la future dynamique de la biodiversité dans un contexte de changements environnementaux. Les prévisions sont également des éléments importants pour orienter des stratégies d'interventions durables et fondées sur la nature (protection ou restauration des écosystèmes...). Le cadre conceptuel offert par l'éco-évolution peut fournir des outils pour aborder une diversité de problématiques tant fondamentales que finalisées. Il est donc important que la communauté se saisisse des approches d'éco-évolution, au-delà des seules questions d'évolution, pour comprendre la dynamique de la biodiversité.

RÉFÉRENCES

- Bassar, R.D., Coulson, T., Travis, J. & Reznick, D.N. (2021). Towards a more precise - and accurate - view of eco-evolution. *Ecol. Lett.*, 24, 623-625.
- Blount, Z.D., Borland, C.Z. & Lenski, R.E. (2008). Historical contingency and the evolution of a key innovation in an experimental population of *Escherichia coli*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 105, 7899-7906.
- Brown, J.H., Hall, C.A.S. & Sibly, R.M. (2018). Equal fitness paradigm explained by a trade-off between generation time and energy production rate. *Nat. Ecol. Evol.*, 2, 262+.
- Chitty, D. (1967). The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations. *Proc. Ecol. Soc. Aust.*, 51-78.
- DeLong, J.P., Forbes, V.E., Galic, N., Gibert, J.P., Laport, R.G., Phillips, J.S. et al. (2016). How fast is fast? Eco-evolutionary dynamics and rates of change in populations and phenotypes. *Ecol. Evol.*, 6, 573-581.
- Deshpande, J.N. & Fronhofer, E.A. (2022). Genetic architecture of dispersal and local adaptation drives accelerating range expansions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 119, 7.
- El-Sabaawi, R.W., Marshall, M.C., Bassar, R.D., Lopez-Sepulcre, A., Palkovacs, E.P. & Dalton, C. (2015). Assessing the effects of guppy life history evolution on nutrient recycling: from experiments to the field. *Freshw. Biol.*, 60, 590-601.
- Fussmann, G.F., Loreau, M. & Abrams, P.A. (2007). Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems. *Funct. Ecol.*, 21, 465-477.
- Hendry, A.P. (2017). *Eco-evolutionary dynamics*. Princeton University Press.
- Hendry, A.P. & Kinnison, M.T. (1999). Perspective: The pace of modern life: Measuring rates of contemporary microevolution. *Evolution*, 53, 1637-1653.
- Hubbell, S.P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press.
- Huneman, P. (2019). How the Modern Synthesis Came to Ecology. *J. Hist. Biol.*, 52, 635-686.
- Kylafis, G. & Loreau, M. (2008). Ecological and evolutionary consequences of niche construction for its agent. *Ecol. Lett.*, 11, 1072-1081.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F. et al. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.*, 7, 601-613.
- Lion, S. (2018). Theoretical Approaches in Evolutionary Ecology: Environmental Feedback as a Unifying Perspective. *Am. Nat.*, 191, 21-44.
- Loreau, M. (2010). From populations to ecosystems: Theoretical foundations of a new ecological synthesis. Princeton University Press.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- Matthews, B., Narwani, A., Hausch, S., Nonaka, E., Peter, H., Yamamichi, M. et al. (2011). Toward an integration of evolutionary biology and ecosystem science. *Ecol. Lett.*, 14, 690-701.
- McPeck, M. (2017). *Evolutionary Community Eco*. Princeton University Press.
- Pausas, J.G. & Bond, W.J. (2022). Feedbacks in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.*, 37, 637-644.
- Pelletier, F., Garant, D. & Hendry, A.P. (2009). Eco-evolutionary dynamics. *Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci.*, 364, 1483-1489.
- Pimentel, D. (1961). Animal population regulation by the genetic feedback mechanism. *Am. Nat.*, 95, 65-79.
- Post, D.M. & Palkovacs, E.P. (2009). Eco-evolutionary feedbacks in community and ecosystem ecology: interactions between the ecological theatre and the evolutionary play. *Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci.*, 364, 1629-1640.
- Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *Q. Rev. Biol.*, 85, 183-206.
- Wagner, A. (2011). *The origins of evolutionary innovations: A theory of transformative change in living systems*. Oxford University Press.
- Whitham, T.G., Bailey, J.K., Schweitzer, J.A., Shuster, S.M., Bangert, R.K., Leroy, C.J. et al. (2006). A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nat. Rev. Genet.*, 7, 510-523.