



**HAL**  
open science

# Convergence évolutive : mécanismes et limites de l'évolution

Sophie Blanc

► **To cite this version:**

Sophie Blanc. Convergence évolutive : mécanismes et limites de l'évolution. Médecine vétérinaire et santé animale. 2024. dumas-04793214

**HAL Id: dumas-04793214**

**<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-04793214v1>**

Submitted on 20 Nov 2024

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ANNEE 2024 THESE : 2024 – TOU 3 – 4086

---

# CONVERGENCE ÉVOLUTIVE : MÉCANISMES ET LIMITES DE L'ÉVOLUTION

---

THESE D'EXERCICE

pour obtenir le titre de  
DOCTEUR VÉTÉRINAIRE

DIPLOME D'ÉTAT

*présentée et soutenue publiquement  
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse  
par*

**BLANC Sophie, Laure, Hélène**

**Directeur de thèse : M. Philippe MONGET**

---

**JURY**

PRESIDENTE :  
**Mme Nicole HAGEN**

Professeure à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

ASSESEURS :  
**M. Philippe MONGET**  
**M. Thomas FARAUT**

Directeur de recherche à l'INRAE  
Chargé de recherche à l'INRAE



**Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation  
ÉCOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE DE TOULOUSE**

**Liste des directeurs/assesseurs de thèse de doctorat vétérinaire**

**Directeur : Professeur Pierre SANS**

**PROFESSEURS CLASSE  
EXCEPTIONNELLE**

- M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et industrie des aliments*
- M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
- M. **BOUSQUET-MELOU Alain**, *Pharmacologie, thérapeutique*
- M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et industrie des aliments d'origine animale*
- M. **CONCORDET Didier**, *Mathématiques, statistiques, modélisation*
- M. **DELVERDIER Maxence**, *Anatomie pathologique*
- Mme **GAYRARD-TROY Véronique**, *Physiologie de la reproduction, endocrinologie*
- M. **GUERIN Jean-Luc**, *Aviculture et pathologie aviaire*
- Mme **HAGEN-PICARD Nicole**, *Pathologie de la reproduction*
- M. **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- M. **SHELCHER François**, *Pathologie médicale du bétail et des animaux de basse-cour*
- Mme **TRUMEL Catherine**, *Biologie médicale animale et comparée*

**PROFESSEURS 1<sup>ère</sup> CLASSE**

- Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, anatomie pathologique*
- Mme **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie vétérinaire*
- M. **DUCOS Alain**, *Zootecnie*
- M. **FOUCRAS Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- M. **GUERRE Philippe**, *Pharmacie et toxicologie*
- M. **JACQUIET Philippe**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
- Mme **LACROUX Caroline**, *Anatomie pathologique, animaux d'élevage*
- Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*
- M. **LEFEBVRE Hervé**, *Physiologie et thérapeutique*
- M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des ruminants*
- Mme **MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation animale*

**PROFESSEURS 2<sup>ème</sup> CLASSE**

- Mme **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
- Mme **CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
- M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
- Mme **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des équidés et des carnivores*
- M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
- M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, imagerie médicale*
- M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction*
- Mme **PAUL Mathilde**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles*
- M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et infectiologie*

## MAITRES DE CONFERENCES HORS CLASSE

- M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la reproduction*  
Mme **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et industrie des denrées alimentaires d'origine animale*  
M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et toxicologie*  
M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et mathématiques*  
Mme **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*  
Mme **PRYMENKO Nathalie**, *Alimentation*

## MAITRES DE CONFERENCES CLASSE NORMALE

- M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*  
Mme **BRET Lydie**, *Physique et chimie biologiques et médicales*  
Mme **BOUHSIRA Emilie**, *Parasitologie, maladies parasitaires*  
M. **CARTIAUX Benjamin**, *Anatomie, imagerie médicale*  
M. **COMBARROS Daniel**, *Dermatologie vétérinaire*  
M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*  
Mme **DANIELS Hélène**, *Immunologie, bactériologie, pathologie infectieuse*  
Mme **DAVID Laure**, *Hygiène et industrie des aliments*  
M. **DIDIMO IMAZAKI Pedro**, *Hygiène et industrie des aliments*  
M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophthalmologie vétérinaire et comparée*  
Mme **FERRAN Aude**, *Physiologie*  
M. **FUSADE-BOYER**, *Microbiologie et infectiologie*  
Mme **GRANAT Fanny**, *Biologie médicale animale*  
Mme **JOURDAN Géraldine**, *Anesthésie, analgésie*  
M. **JOUSSERAND Nicolas**, *Médecine interne des animaux de compagnie*  
Mme **LALLEMAND Elodie**, *Chirurgie des équidés*  
Mme **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*  
M. **LE LOC'H Guillaume**, *Médecine zoologique et santé de la faune sauvage*  
M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*  
Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie chirurgicale*  
Mme **MILA Hanna**, *Elevage des carnivores domestiques*  
M. **VERGNE Timothée**, *Santé publique vétérinaire, maladies animales règlementées*  
Mme **WASET-SZKUTA Agnès**, *Production et pathologie porcine*

## INGENIEURS DE RECHERCHE

- M. **AUMANN Marcel**, *Urgences, soins intensifs*  
M. **AUVRAY Frédéric**, *Santé digestive, pathogénie et commensalisme des entérobactéries*  
M. **CASSARD Hervé**, *Pathologie des ruminants*  
M. **CROVILLE Guillaume**, *Virologie et génomique cliniques*  
Mme **DIDIER Caroline**, *Anesthésie, analgésie*  
M. **DELPONT Mattias**, *Clinique Aviaire*  
Mme **DUPOUY GUIRAUTE Véronique**, *Innovations thérapeutiques et résistances*  
Mme **GAILLARD Elodie**, *Urgences, soins intensifs*  
Mme **GEFFRE Anne**, *Biologie médicale animale et comparée*  
Mme **GRISEZ Christelle**, *Parasitologie et maladies parasitaires*  
Mme **JEUNESSE Elisabeth**, *Bonnes pratiques de laboratoire*  
Mme **LAYSSOL-LAMOUR Catherine**, *Imagerie Médicale*  
Mme **POUJADE Agnès**, *Anatomie pathologique Vétérinaire*  
Mme **PRESSANTI Charline**, *Dermatologie vétérinaire*  
M. **RAMON PORTUGAL Felipe**, *Innovations thérapeutiques et résistances*  
M. **REYNOLDS Brice**, *Médecine interne des animaux de compagnie*  
Mme **ROUCH BUCK Pétra**, *Médecine préventive*  
Mme **SAADA Chloé**, *Gestion intégrée de la santé des ruminants*

## REMERCIEMENTS

**À Madame la Docteure Nicole HAGEN-PICARD,**

Professeure classe exceptionnelle à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse,  
*Pathologie de la reproduction*

Pour avoir accepté avec bienveillance la présidence de ce jury de thèse,  
Profonde gratitude.

**À Monsieur Thomas FARAUT,**

Chargé de Recherche à l'INRAE,

Pour avoir eu la gentillesse d'accepter de participer à ce jury de thèse,  
Sincères remerciements.

**À Monsieur le Docteur Philippe MONGET,**

Directeur de Recherche première classe à l'INRAE,

Professeur à l'École polytechnique à Palaiseau,

Pour avoir accepté de diriger cette thèse,

Pour votre encadrement éclairé et votre soutien tout au long de ce travail,

Toute ma reconnaissance.

Pour leur soutien indéfectible, leur patience et leur présence à mes côtés tout au long de ce parcours, je tiens à exprimer ma profonde gratitude à ma famille et à Julie.



## TABLE DES MATIÈRES

<b>TABLE DES MATIÈRES</b>	<b>7</b>
<b>TABLE DES FIGURES</b>	<b>9</b>
<b>TABLE DES TABLEAUX</b>	<b>10</b>
<b>INTRODUCTION</b>	<b>11</b>
<b>CHAPITRE I. NOTIONS CLÉS POUR COMPRENDRE L'ÉVOLUTION ET LA CONVERGENCE</b>	<b>12</b>
I. 1. Les forces de l'évolution et la construction des relations phylogénétiques	12
I. 1. 1. Les forces évolutives	12
I. 1. 2. Les grands principes de la phylogénie	14
I. 2. Comprendre les similitudes de caractères	16
I. 2. 1. Homologie vs homoplasie : différenciation des concepts	16
I. 2. 2. Convergence, parallélisme et réversion : comprendre les nuances	20
I. 3. La convergence évolutive : un concept clé aux définitions variées	21
I. 3. 1. Convergence et parallélisme : les divergences de points de vue	21
I. 3. 2. Synonymes et confusions	28
<b>CHAPITRE II. LES VOIES DE LA CONVERGENCE</b>	<b>31</b>
II. 1. Contraintes évolutives et moteurs de la convergence	31
II. 1. 1. Les contraintes fonctionnelles	33
II. 1. 2. Les contraintes internes	37
a. Contraintes de développement	38
b. Contraintes génétiques	42
II. 1. 3. Les contraintes externes	47
II. 2. La convergence évolutive face au débat macro-évolutif : entre contingence et répétabilité	53
II. 2. 1. Thèse de la contingence radicale	54
II. 2. 2. Thèse de la répétabilité robuste	60
II. 2. 3. Les deux thèses sont-elles contradictoires ?	62
<b>CHAPITRE III. L'IMPACT DE LA CONVERGENCE SUR L'ÉVOLUTION DE LA VIE</b>	<b>67</b>
III. 1. La convergence est-elle le reflet des limites de l'évolution ?	67
III. 1. 1. L'étendue de la convergence et ses implications sur la limitation des voies évolutives	67

III. 1. 2. Le paradoxe évolutif entre convergence et diversification	75
III. 2. La convergence : une clé pour prédire l'évolution ?	78
III. 2. 1. Préviation de l'évolution à travers la convergence	79
III. 2. 2. Convergence évolutive et vie extraterrestre : réinventer les possibles	84
<b>CONCLUSION</b>	<b>97</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE</b>	<b>100</b>

## TABLE DES FIGURES

Figure 1. Représentation schématique de l'effet des quatre forces évolutives sur les fréquences alléliques d'une population.	13
Figure 2. Classification du vivant.	14
Figure 3. Cladogramme hypothétique.	16
Figure 4. Représentations schématiques d'une homologie et d'une homoplasie.	17
Figure 5. Morphologies de l'aile des oiseaux (Aves) et des chauves-souris (Mammifères).	19
Figure 6. Représentations schématiques des homoplasies.	20
Figure 7. Visualisation de l'évolution de lignées indépendantes. Les lignées vertes et bleues dérivent d'ancêtres communs différents.	22
Figure 8. Représentants des ordres Phytosauria (reptiles préhistoriques) et Crocodylia (reptiles modernes).	23
Figure 9. Illustration de la ressemblance morphologique entre quatre taxons tétrapodes différents possédant des canines supérieures hypertrophiées.	24
Figure 10. Représentation schématique d'un morpho-espace des formes possibles.	32
Figure 11. Représentation schématique d'une convergence évolutive au sein du morpho-espace.	33
Figure 12. Représentation schématique des contraintes fonctionnelles dans le morpho-espace.	35
Figure 13. Plantes lycophytes à deux stades différents de leur cycle de vie.	36
Figure 14. Représentation schématique des contraintes fonctionnelles et développementales dans le morpho-espace.	41
Figure 15. Structures convergentes de l'œil caméculaire des annélides, céphalopodes et vertébrés.	52
Figure 16. Représentation graphique de la méthode de contraste de distance par paire de Muschick et al. (2012).	72
Figure 17. Systèmes de classification des niches de Winemiller et al. (2015).	83

## TABLE DES TABLEAUX

Tableau 1. Occupation des niches écologiques marines actuelles par les animaux. 49

## INTRODUCTION

La convergence évolutive est un phénomène fascinant dans lequel des organismes, bien que séparés phylogénétiquement et évoluant dans des environnements distincts, développent des traits similaires en réponse à des pressions sélectives similaires. Ce manuscrit vise à explorer ce phénomène sous différents angles au travers d'une analyse théorique et de multiples exemples issus de la littérature, de l'échelle moléculaire à l'échelle de l'univers.

La question centrale de cette thèse est de comprendre comment et pourquoi la convergence évolutive se produit. Quels mécanismes sont à l'œuvre pour orienter différentes lignées vers des résultats morphologiques, fonctionnels ou écologiques similaires ? Quelles sont les limites imposées à l'évolution par les contraintes biologiques, physico-chimiques et environnementales ? Cette thèse propose également d'examiner la capacité de la convergence évolutive à prédire des trajectoires évolutives futures, sur Terre et potentiellement dans des contextes extraterrestres.

Les objectifs de ce manuscrit sont donc triples : (1) définir et clarifier le concept de convergence évolutive, (2) identifier les facteurs biologiques et environnementaux qui favorisent ce phénomène, et (3) analyser les implications de la convergence évolutive pour la biodiversité et l'adaptation des organismes.

La méthodologie adoptée repose sur une revue critique de la bibliographie existante sur la convergence évolutive en biologie évolutive, écologie et philosophie. La structure de la thèse se divise en plusieurs chapitres abordant successivement les bases théoriques de l'évolution, les mécanismes de convergence et leurs implications dans les théories évolutionnistes, et enfin, la quantification du phénomène et les perspectives offertes par cette convergence dans un cadre plus global d'évolution de la vie et de la biodiversité sur Terre et ailleurs dans l'univers.

# CHAPITRE I. NOTIONS CLÉS POUR COMPRENDRE L'ÉVOLUTION ET LA CONVERGENCE

Dans ce chapitre, nous allons passer en revue les définitions qui nous seront utiles pour comprendre les concepts et hypothèses présentés par la suite.

## **I. 1. Les forces de l'évolution et la construction des relations phylogénétiques**

### **I. 1. 1. Les forces évolutives**

L'évolution est un terme qui a été popularisé par Charles Darwin lors de la publication de son célèbre livre *L'origine des espèces* en 1859. Pour Darwin, la théorie de l'évolution repose essentiellement sur la sélection naturelle comme force évolutive, sélectionnant des variations apparues aléatoirement chez les individus et permettant à leur descendance de mieux s'adapter à leur environnement [7, 40]. Darwin utilise alors le concept d'hérédité, créé par Jean-Baptiste de Lamarck au début du XIX<sup>e</sup> siècle, qui affirme que les variations qu'un individu acquiert au cours de sa vie peuvent être transmises à ses descendants. Darwin ajoute que la sélection naturelle favorise seulement les variations permettant aux individus d'améliorer leur chances de survie ou de reproduction dans un environnement donné [7, 40].

Ce sont les travaux de Gregor Mendel sur la variation génétique, publiés en 1865, qui permettent de compléter la théorie de Darwin et de donner une définition plus juste de l'évolution en prenant en compte que les variations aléatoires transmissibles définies par Darwin sont en fait des variations dans le patrimoine génétique des individus (gènes et allèles<sup>1</sup>) pouvant être transmises à leur descendance [7]. Nous pouvons ainsi définir l'évolution comme le processus par lequel l'ensemble des organismes vivants change au fil du temps, ces organismes subissent des variations génétiques aléatoires, qui sont sélectionnées, ou non, par la sélection naturelle et transmises, ou non, à leurs descendants.

Ce processus est régi par différentes forces évolutives que sont la sélection naturelle, les mutations, la dérive génétique et le flux génique (Figure 1) [5, 10]. La

---

<sup>1</sup> Différentes versions possibles d'un même gène.

sélection naturelle est une force déterministe qui permet aux caractères héréditaires qui procurent aux individus une plus grande probabilité de succès reproducteur<sup>2</sup> d'être transmis à leur descendance. C'est la seule force évolutive qui peut entraîner l'adaptation d'une population à son environnement [5, 40]. La sélection naturelle agit sur des variations qui surviennent de manière aléatoire au cours du temps. Ces dernières peuvent être le résultat de mutations — erreurs dans la réplication de l'ADN pouvant créer de nouveaux allèles —, de dérive génétique — échantillonnage des allèles déjà présents dans une population suite à un événement survenant de manière aléatoire — ou encore de flux géniques — migrations d'allèles d'une population à une autre par le déplacement d'un individu ou de gamètes. Ces trois forces évolutives stochastiques ne peuvent qu'influencer l'effet de la sélection naturelle, le ralentir ou l'accélérer [5, 10].

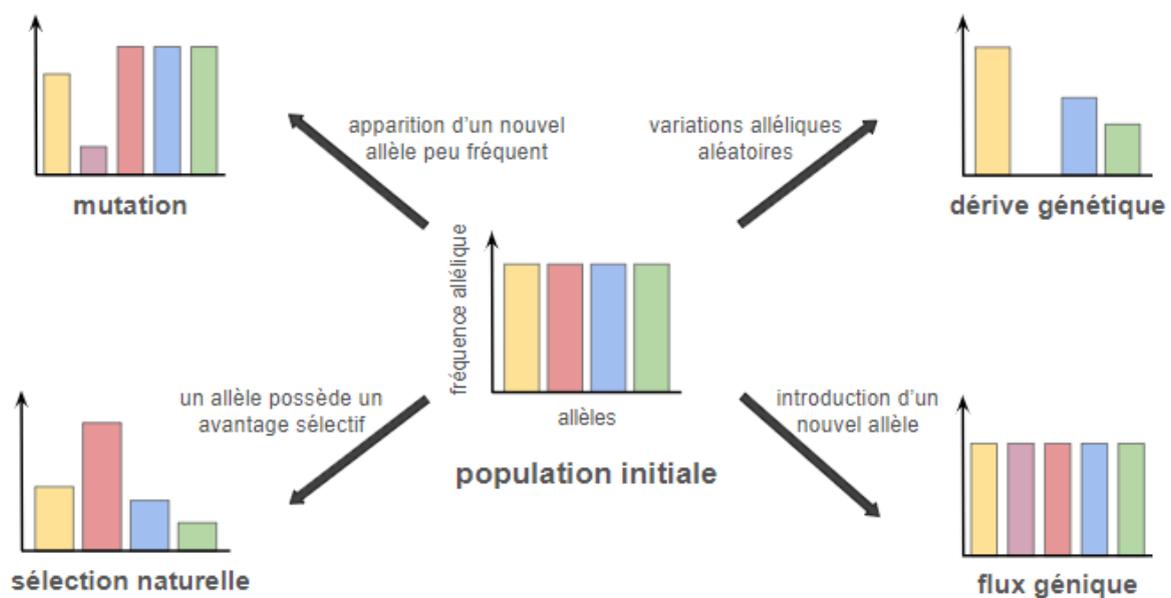


Figure 1. Représentation schématique de l'effet des quatre forces évolutives sur les fréquences alléliques d'une population. Adapté de [67].

Remarque : Blount, Lenski et Losos (2018) élargissent le terme de recombinaison, qui définit traditionnellement le réarrangement de l'ADN lors de la méiose, pour y inclure les termes de flux génique, d'hybridation interspécifique et de transfert horizontal de gène comme formes particulières de recombinaison. Ils définissent

<sup>2</sup> Aussi appelé fitness, c'est le produit de la viabilité et de la fécondité.

alors la recombinaison comme un processus évolutif permettant des échanges d'ADN entre populations ou espèces différentes [10].

### I. 1. 2. Les grands principes de la phylogénie

La science de la classification des organismes est appelée systématique, elle comprend la classification, la nomenclature et la phylogénie. De manière assez simplifiée, la classification du vivant consiste à ranger les organismes dans des catégories, appelées taxons, qui s'emboîtent les unes dans les autres. De cette manière, le plus grand taxon est le domaine, puis le règne, le phylum (aussi nommé embranchement), la classe, l'ordre, la famille, le genre et l'espèce (Figure 2) [40].

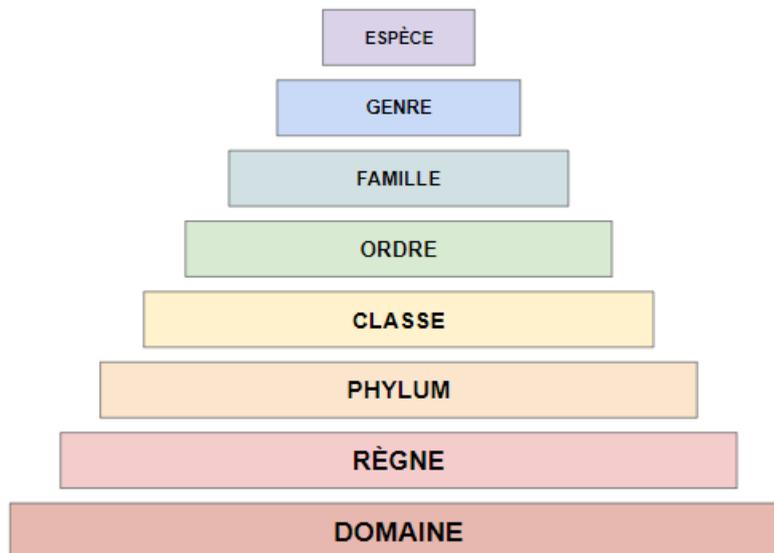


Figure 2. Classification du vivant.

Dans ce manuscrit, nous nous intéresserons principalement à la phylogénie, c'est-à-dire à l'étude des relations évolutives entre les organismes. Cette science permet de reconstruire l'arbre de la vie au travers d'arbres phylogénétiques, en reliant les organismes au travers de leurs relations évolutives. Les données utilisées pour construire ces arbres sont diverses, à la fois morpho-fonctionnelles, génétiques et géologiques [40].

Lorsque l'on étudie les relations évolutives entre les organismes, on le fait au travers de l'étude de leurs traits, c'est-à-dire des caractéristiques qui les représentent, aussi appelées phénotypes. Par exemple, un phénotype peut être la couleur du pelage

d'un animal. Un trait peut être différent chez différents organismes, c'est ce que l'on appelle la variation phénotypique : le pelage des souris des plages, *Peromyscus polionotus*, en est un exemple puisque certaines de ces souris présentent un pelage de couleur claire et d'autres un pelage foncé. La variation phénotypique résulte de deux composantes : les variations génétique et environnementale [5, 40]. La variation génétique est l'ensemble des différences dans la séquence d'ADN entre deux organismes. Il existe notamment une variation allélique, ce qui signifie que deux individus peuvent présenter des allèles différents pour les mêmes gènes. L'ensemble des allèles d'un individu est appelé génotype. Notons que les allèles d'un même gène se situent toujours à la même position sur le chromosome, cette position fixe est appelée locus [5, 40]. La couleur du pelage des souris des plages est représentative de leur génotype respectif mais elle est aussi influencée par leur environnement. En effet, les souris qui présentent un pelage de couleur claire sont plus souvent retrouvées sur les plages que celles qui présentent un pelage plus foncé, et qui vivent préférentiellement sur le continent [3, 53].

Dans la phylogénie, la cladistique est une méthode de classification qui étudie les traits ou caractères partagés, ou non, entre les organismes. Cette technique permet de reconstruire leurs relations évolutives et de produire des arbres phylogénétiques les représentant : les cladogrammes. Dans ce contexte, un caractère qui n'a pas subi de modification au cours de l'évolution est appelé caractère ancestral ou plésiomorphie. Au contraire, une innovation évolutive est appelée caractère dérivé ou apomorphie. Un caractère dérivé hérité d'un ancêtre commun est appelé synapomorphie et les organismes partageant ce trait appartiennent à un clade ou groupe monophylétique (Figure 3) [39].

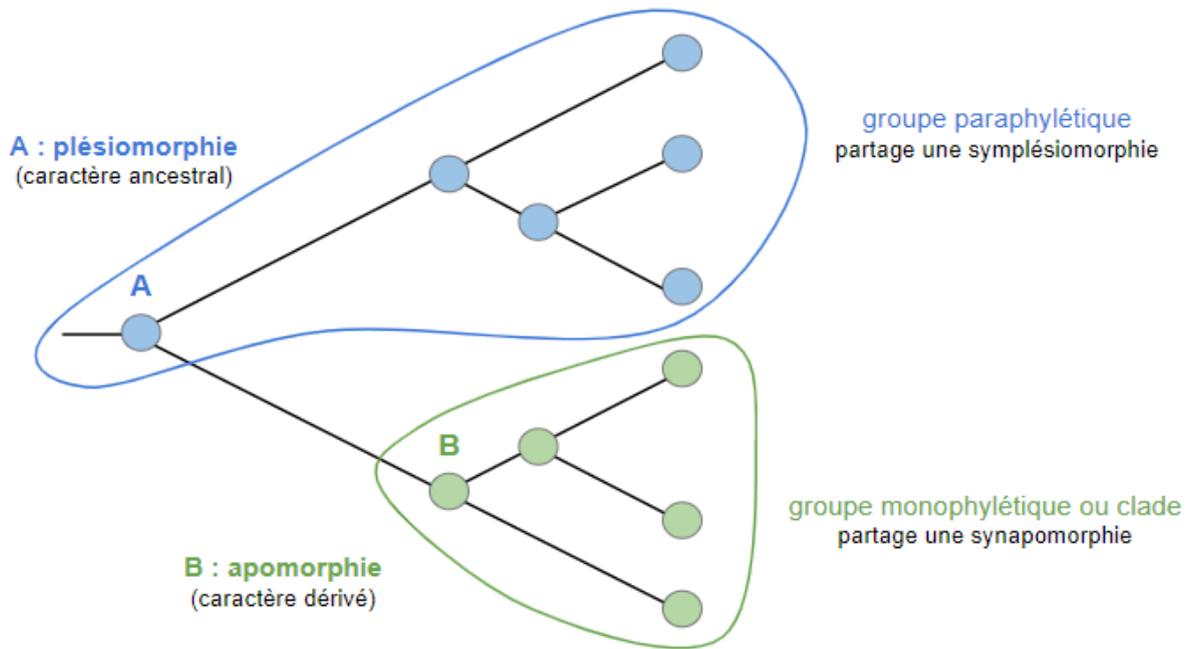


Figure 3. Cladogramme hypothétique.

## I. 2. Comprendre les similitudes de caractères

### I. 2. 1. Homologie vs homoplasie : différenciation des concepts

Dans le cadre de la phylogénie, des organismes plus ou moins proches phylogénétiquement peuvent partager des traits ou caractères similaires. Cette similarité peut être distinguée selon un critère d'ascendance commune. Des caractères dérivés partagés par différents taxons et hérités d'un ancêtre commun possédant ce même caractère sont appelés homologies (Figure 4.a). A l'inverse, des caractères dérivés partagés mais non issus d'un ancêtre commun sont appelés homoplasies (Figure 4.b) [26, 27, 40, 42, 47, 57]. Un autre terme est parfois utilisé par les biologistes pour décrire des caractères non homologues : l'analogie [27, 40]. Les définitions d'homologie, analogie et homoplasie sont très largement discutées par les évolutionnistes.

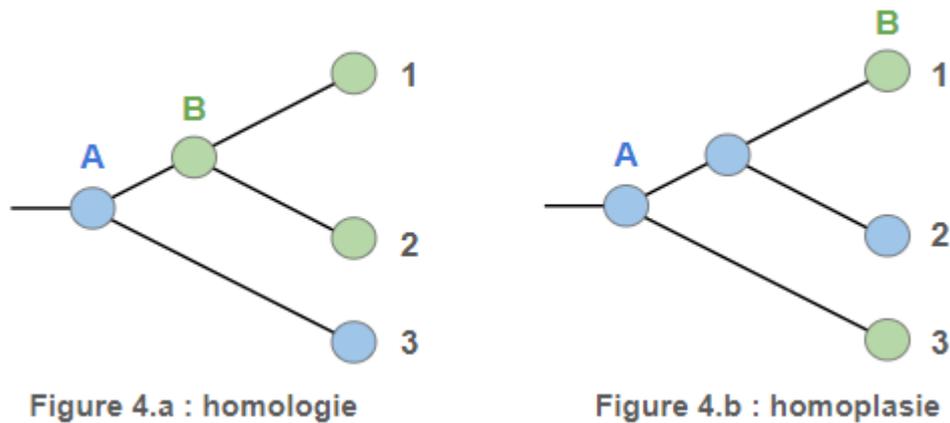


Figure 4. Représentations schématiques d'une homologie et d'une homoplasie. (a) Le caractère dérivé B est partagé par les taxons 1 et 2 et hérité de leur ancêtre commun le plus proche, il est donc homologue chez ces taxons. (b) Le caractère dérivé B est partagé par les taxons 1 et 3 qui l'ont acquis de manière indépendante, il est donc homoplasique chez ces taxons.

Le terme d'homoplasie a été introduit par Edwin Ray Lankester en 1870 par opposition à l'homologie (qu'il appelait *homogeny*<sup>3</sup>) [26, 53]. Selon lui, l'homoplasie est une similarité phénotypique résultant d'une évolution indépendante, la similarité étant due à l'action de l'évolution sur des caractères ancestraux homogènes ou similaires [26, 27, 42]. Arthur Willey a repris cette définition en 1911 en caractérisant l'homoplasie comme des structures similaires résultant de la sélection naturelle à partir d'organes homologues [42]. Ces auteurs apportent donc une précision sur la nature des caractères ancestraux qui ont donné des traits homoplasiques : ils doivent se ressembler d'une manière ou d'une autre.

Une considération qui semble importante à prendre en compte pour plusieurs auteurs est la récence du dernier ancêtre commun. En effet, comme l'écrit Bryan K. Hall (2006), "si les traits partagés (homologues) étaient définis par la présence du trait chez n'importe quel ancêtre, quelle que soit sa distance, alors les traits homoplasiques seraient des homologues" [27, p. 476]. Des caractères homologues doivent donc être hérités d'un ancêtre commun récent. En outre, le trait hérité doit avoir été présent tout au long de l'évolution depuis cet ancêtre jusqu'aux

<sup>3</sup> Plus précisément, Lankester considérait en fait l'homoplasie comme une sous-catégorie de l'homologie. Selon lui, l'homologie au sens large regroupait toute similitude entre des taxons différents dont l'*homogeny* (qui est l'équivalent de l'homologie d'aujourd'hui, c'est-à-dire une similitude héritée d'un ancêtre commun) et l'homoplasie (similitude apparue de manière indépendante dans des taxons différents) [26].

descendants qui en ont hérité [27]. Prenons l'exemple des "tigres à dents de sabre", cette morphologie est apparue chez certains mammifères euthériens<sup>4</sup> (sous-famille des machairodontes, par exemple *Smilodon*) et d'autres métathériens<sup>5</sup> (par exemple *Thylacosmilus*). Leur ancêtre commun le plus récent ayant existé il y a au moins 130 millions d'années et ressemblant à une gerbille sans dents de sabre, cette morphologie est considérée comme une homoplasie et non une homologie [47].

Hall (2006) précise également que "pour distinguer l'homologie de l'homoplasie, le niveau d'organisation biologique<sup>6</sup> est primordial" [27, p. 474]. Robert W. Scotland (2011) ajoute qu'il est nécessaire de donner une "phrase conditionnelle (ce qui est comparé) et le niveau hiérarchique auquel la comparaison s'applique" [53, p. 215]. En effet, des traits peuvent être homologues à un niveau biologique et homoplasiques à un autre [11, 47]. Le membre antérieur des tétrapodes (super-classe d'animaux possédant deux paires de membres) et en particulier les ailes des oiseaux et des chauves-souris illustrent très bien cette idée. En effet, au sein des tétrapodes, les ailes en tant que membre antérieur sont homologues puisque les structures osseuses sont héritées de leur ancêtre commun tétrapode [53, 57]. Effectivement, tous les tétrapodes possèdent le même assemblage squelettique dans leur membre antérieur, acquis il y a 400 millions d'années, qui comprend notamment l'humérus, le radius et l'ulna [42]. Mais, toujours au sein des tétrapodes, les ailes en tant qu'ailes sont homoplasiques car elles sont apparues indépendamment et formées de structures différentes dans les deux clades. La partie principale de l'aile des oiseaux est composée de l'épaule et du bras et est recouverte d'un plumage, et leurs doigts sont très courts et joints ensemble. A l'inverse, les chauves-souris possèdent des doigts extrêmement allongés et rayonnants, recouverts d'une membrane faite de peau, appelée patagium (Figure 5). Cet exemple illustre l'importance de la phrase conditionnelle : "en tant que membre antérieur" ou "en tant qu'aile". En outre, si l'on se place au sein du clade des oiseaux ou du clade des chauves-souris (plus restreints que le clade Tétrapode), l'aile en tant que type particulier de membre antérieur est un caractère homologue car tous les

---

<sup>4</sup> Mammifères, placentaires et apparentés, dont les petits se développent entièrement dans l'utérus grâce à un placenta.

<sup>5</sup> Mammifères, marsupiaux et apparentés, dont les petits naissent très immatures et continuent leur développement dans une poche externe.

<sup>6</sup> Unité de complexité biologique : gènes, molécules, cellules, tissus, organes, systèmes physiologiques, organismes entiers et écosystèmes [5].

oiseaux possèdent les mêmes ailes à plumes et toutes les chauves-souris possèdent les mêmes ailes à patagium, héritées de leur ancêtre commun respectif. Cette fois-ci, c'est le niveau hiérarchique de la comparaison qui est mis en évidence : "au sein des Tétrapodes" ou "au sein des Oiseaux" [26, 39, 53].

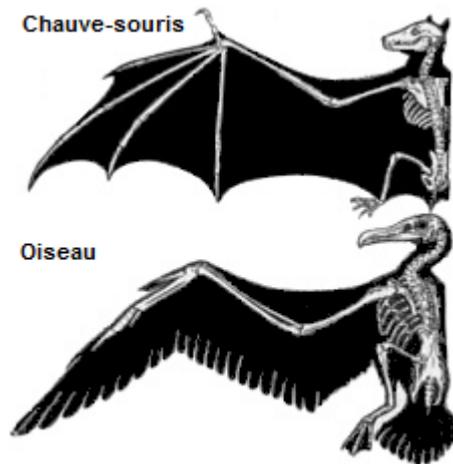


Figure 5. Morphologies de l'aile des oiseaux (Aves) et des chauves-souris (Mammifères). Les structures osseuses sont similaires mais la morphologie de l'aile est différente. Adapté de [51]. Domaine public.

Certains auteurs ont émis l'hypothèse selon laquelle des caractères phénotypiques homologues seraient nécessairement sous-tendus par des caractères génotypiques homologues, pourtant se situant à différents niveaux biologiques [53]. Depuis, de nombreux auteurs ont démontré par de multiples exemples que génotype et phénotype ne se correspondent pas nécessairement lorsque l'on parle d'homologie ou d'homoplasie [32, 53]. Nous aurons l'occasion de reparler par la suite de l'exemple des yeux caméculaires (composés d'une cornée, d'un cristallin et d'une rétine) des vertébrés et des céphalopodes. Ceux-ci peuvent être considérés comme homologues si l'on se place au niveau du génotype, car ils ont évolué au moyen de changements similaires dans les mêmes gènes de développement. Néanmoins, la similarité phénotypique est homoplasique puisque les deux lignées ont évolué indépendamment et que leur ancêtre commun, qui vivait il y a entre 600 et 1 000 millions d'années, ne possédait pas de système nerveux à proprement parler et donc pas d'yeux complexes [32, 47].

## I. 2. 2. Convergence, parallélisme et réversion : comprendre les nuances

L'homoplasie est un terme qui regroupe trois explications selon lesquelles des caractères qui se ressemblent mais qui ne sont pas hérités d'un ancêtre commun peuvent être apparus au cours de l'évolution : la convergence, le parallélisme et la réversion [27, 39, 53, 63]. De la même manière que le sont les définitions d'homologie et d'homoplasie, les définitions des différentes homoplasies sont très débattues dans la littérature.

Nous pouvons distinguer simplement ces termes selon l'origine des caractères ancestraux qui ont donné les caractères homoplasiques. Ainsi, lorsque des caractères ancestraux différents évoluent dans des lignées indépendantes pour aboutir au même caractère dérivé, on parlera de convergence (Figure 6.a). Lorsque des caractères ancestraux similaires ou homologues évoluent dans des lignées indépendantes pour aboutir au même caractère dérivé, on parlera de parallélisme (Figure 6.b) [10, 53, 62, 65, 78]. Et enfin, on parlera de réversion pour désigner un caractère dérivé qui revient à un état ancestral par des mécanismes similaires ou non à ceux qui ont produit l'état ancestral (Figure 6.c) [27, 39].

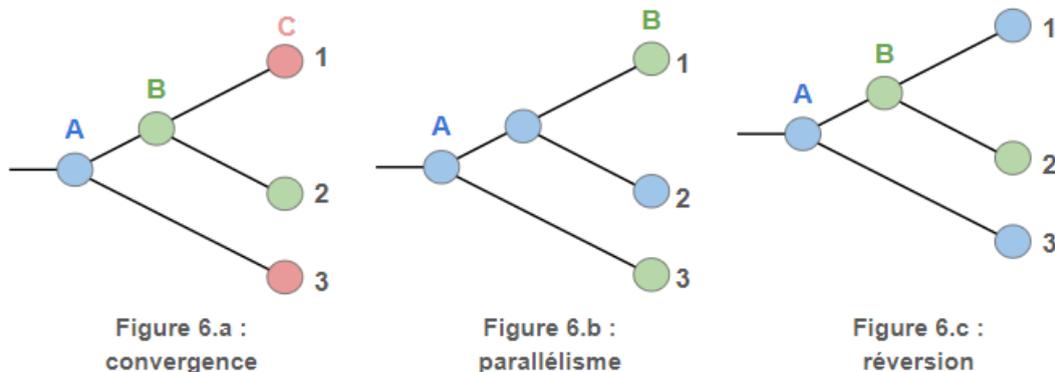


Figure 6. Représentations schématiques des homoplasies. (a) Le caractère dérivé C est partagé par les taxons 1 et 3 qui l'ont acquis indépendamment par modification des caractères B et A respectivement, il est donc convergent chez ces taxons. (b) Le caractère dérivé B est partagé par les taxons 1 et 3 qui l'ont acquis de manière indépendante par modification du caractère A, il est donc parallèle chez ces taxons. (c) Le caractère ancestral A est réapparu à partir du caractère dérivé B chez le taxon 1, il a donc subi une réversion.

Une réversion, puisqu'elle entraîne la réapparition d'un caractère partagé par d'autres taxons, est souvent considérée par les auteurs comme une sous-catégorie du parallélisme ou de la convergence [53]. Nous pouvons prendre l'exemple du retour à la forme fusiforme des mammifères marins (voir par exemple le marsouin, *Phocoena phocoena*) par rapport à la forme fusiforme ancestrale que l'on retrouve chez les poissons, cette réversion mène à une morphologie convergente des corps adaptés à la vie dans l'eau [39, 53].

### **I. 3. La convergence évolutive : un concept clé aux définitions variées**

#### **I. 3. 1. Convergence et parallélisme : les divergences de points de vue**

George McGhee (2011) souligne à juste titre que “dans la pratique, il est parfois assez difficile de différencier les évolutions convergentes et parallèles” [39, chap. 1, p. 6]. Nous allons passer en revue différentes définitions retrouvées dans la littérature qui mettent en évidence des critères bien précis permettant de différencier ces deux termes.

Le premier critère que nous avons abordé dans le paragraphe précédent est l'origine des caractères ancestraux. Russel Powell (2012) nous fait alors remarquer que “puisque toute vie descend d'un ancêtre commun et est donc liée à un degré ou à un autre, [...] la différence est en fin de compte une question de degré plutôt que de nature” [47, p. 366]. Autrement dit, si l'on remonte assez loin dans l'arbre de la vie, on trouvera des caractères ancestraux similaires pour tous les caractères dérivés, il est donc important de mesurer le degré d'éloignement des taxons par rapport à leur ancêtre commun.

Cela nous amène au deuxième critère qui est la distance entre les lignées évolutives étudiées. Ainsi, des taxons éloignés phylogénétiquement développant des caractères homoplasiques ont subi une évolution convergente alors que des taxons étroitement apparentés développant ces mêmes caractères ont subi une évolution parallèle [3, 15, 26, 27, 39, 42, 47, 53]. Autrement dit, deux lignées qui ont d'abord divergé (elles présentent un ancêtre commun lointain) puis qui développent des adaptations similaires ont subi une évolution convergente, alors que deux lignées

ancestralement similaires ou identiques qui développent des adaptations similaires ont subi une évolution parallèle (Figure 7) [10, 42].

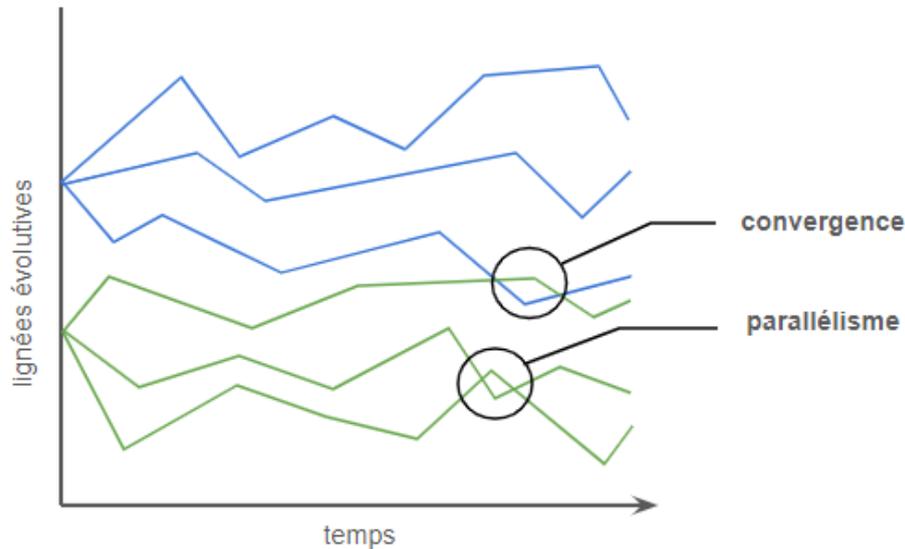


Figure 7. Visualisation de l'évolution de lignées indépendantes. Les lignées vertes et bleues dérivent d'ancêtres communs différents. Le croisement de deux lignées représente une homoplasie (développement de caractères similaires). Si les lignées sont éloignées (couleurs différentes), c'est une convergence et si elles sont proches (même couleur), c'est un parallélisme. Adapté de [62]. Sous licence CC BY 4.0.

Remarque : Il est important de noter que dans le cas du parallélisme, les taxons proches phylogénétiquement ont tout de même évolué indépendamment les uns des autres, et c'est en cela que le parallélisme diverge de l'homologie [39, 53]. Cependant, certains auteurs insistent sur le fait que la parenté relativement proche entre les taxons parallèles pourrait porter à confusion entre parallélisme et homologie et classent donc le parallélisme dans une "zone grise" entre homologie et homoplasie, voire comme un cas particulier de convergence [26, 42, 53].

Etant donné que savoir si la distance phylogénétique entre les taxons étudiés est suffisamment grande pour parler de convergence est difficile, Ian Cojocaru (2006) propose que l'on utilise le terme de convergence seulement pour des taxons qui ont "au moins le rang d'ordre" et de parallélisme "pour les taxons de rang inférieur ou égal à l'ordre" [15, p. 287]. Selon lui par exemple, la ressemblance morphologique

frappante entre certains membres sauropsides<sup>7</sup> de l'ordre Crocodylia et d'autres sauropsides de l'ordre disparu des Phytosauria ne pourrait pas être une convergence car les lignées évolutives sont trop proches phylogénétiquement (Figure 8) [15].

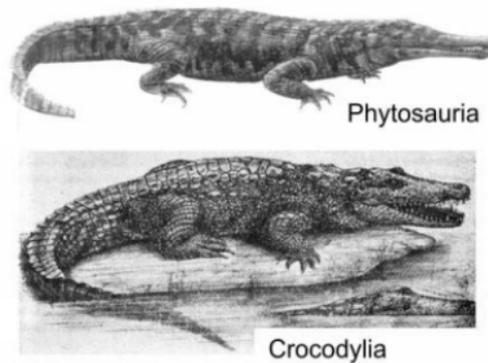


Figure 8. Représentants des ordres Phytosauria (reptiles préhistoriques) et Crocodylia (reptiles modernes). Adapté de [15].

Nous pouvons trouver dans la littérature un troisième critère qui est la ressemblance fonctionnelle. Plusieurs auteurs s'accordent sur le fait que des caractères convergents doivent nécessairement apporter une fonction similaire, que la structure soit similaire ou non. [15, 42]. Dans ce sens, le terme "fausse convergence" est parfois employé pour désigner des caractères morphologiquement similaires dont la fonction est différente. [15, 32]. Ce terme peut englober différents résultats évolutifs comme le mimétisme ou d'autres formes de ressemblance morphologique mais non fonctionnelle. Par exemple, la morphologie en dents de sabre, acquise indépendamment par différents clades de tétrapodes, n'avait pas la même fonction selon le régime alimentaire de ces animaux (Figure 9). Les carnivores des genres *Inostrancevia* (fig. 9.a), *Thylacosmilus* (fig. 9.b) et *Eusmilus* (fig. 9.c) se servaient de leurs canines supérieures hypertrophiées pour déchiqueter leurs proies, alors que les herbivores du genre *Uintatherium* (fig. 9.d) les utilisaient pour se défendre [15].

---

<sup>7</sup> Classe de tétrapodes, regroupant les Oiseaux et les Reptiles.

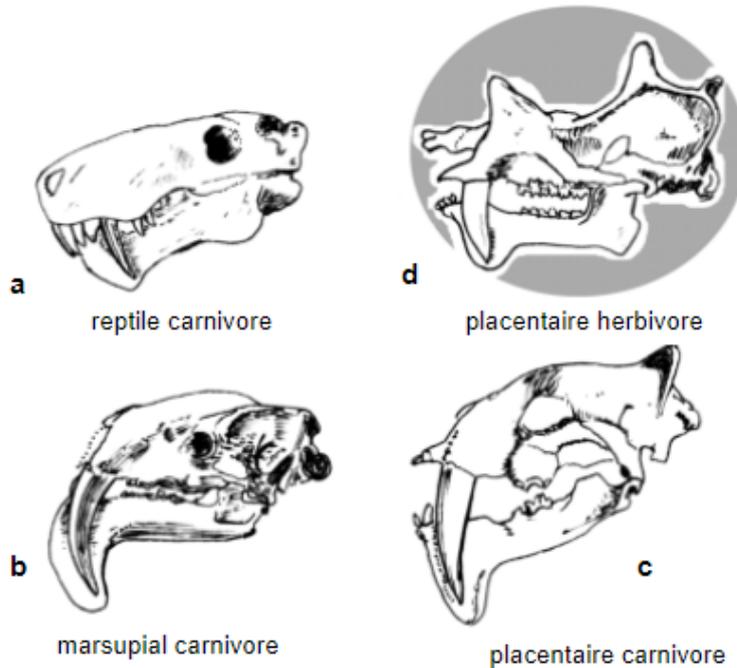


Figure 9. Illustration de la ressemblance morphologique entre quatre taxons tétrapodes différents possédant des canines supérieures hypertrophiées. La convergence est fonctionnelle entre les taxons a, b et c (carnivores) et le taxon d (herbivore) en est exclu car cette morphologie ne lui confère pas la même fonction. Adapté de [15].

Cependant, cette définition fonctionnelle n'est pas unanime et certains auteurs comme George McGhee considèrent que le mimétisme et le camouflage sont des cas de convergence malgré l'absence évidente de similarité de fonction. McGhee, dans son livre *Convergent Evolution: Limited Forms Most Beautiful* (2011), définit donc le mimétisme comme une "forme d'évolution convergente dans laquelle une espèce évolue indépendamment vers une morphologie très similaire à celle d'une autre espèce simplement dans le but de tromper une troisième espèce" [39, chap. 1, p. 8]. Les abeilles en sont un bon exemple, elles qui ont adopté les rayures jaunes et noires des guêpes, leurs parentes hyménoptères carnivores. McGhee définit ensuite le camouflage comme "[l'adoption par des] espèces [de] morphologies qui convergent vers la forme d'un modèle vivant ou non afin de se fondre dans l'environnement et de ne pas être vues" [39, chap. 1, p. 8]. C'est par exemple le cas de nombreux animaux vivant dans des habitats enneigés et adoptant un pelage de couleur blanche comme la panthère des neiges asiatique (*Panthera uncia*) ou l'ours blanc (*Thalarctos maritimus*) qui présentent alors une morphologie convergente [39].

Un quatrième critère que l'on retrouve dans la littérature est que les mécanismes génétiques et développementaux qui sous-tendent l'évolution de deux lignées convergentes sont différents alors qu'ils sont similaires dans le cas de lignées parallèles et ce parce que, dans ce cas, ils seraient hérités d'un ancêtre commun plus proche [3, 26, 27, 32, 39, 53, 65]. Ce critère est cohérent avec les précédents puisqu'il semble probable que des taxons apparentés puissent partager les mêmes systèmes de développement et interagir de manière similaire avec leur environnement [10, 26, 42].

A ce sujet, William Berryman Scott, qui a inventé les termes de parallélisme et de convergence, les définissait en 1896 de la sorte : la convergence est l'apparition de caractères homoplasiques entre taxons non apparentés et évoluant indépendamment en réponse à des environnements ou modes de vie similaires ; tandis que le parallélisme est l'apparition de caractères homoplasiques entre taxons apparentés évoluant indépendamment mais à partir d'une base génétique similaire héritée d'un ancêtre commun [42]. Cette définition de la convergence marque l'importance des contraintes environnementales dans l'établissement de la convergence [15, 40]. De plus, ces définitions soulignent que les mécanismes évolutifs de la convergence et du parallélisme sont de nature tout à fait différente. L'évolution de caractères convergents se fait par l'action unique de l'environnement, alors que l'évolution de caractères parallèles se fait par l'action commune de l'environnement et de mécanismes génétiques ou développementaux hérités de l'ascendance commune [42, 62]. Stephen Jay Gould (2002) le paraphrase ainsi : la convergence est le résultat des effets de la sélection naturelle alors que le parallélisme implique des contraintes internes [26]. Cependant cette distinction montre rapidement ses limites lorsque l'on s'intéresse de près aux mécanismes génétiques des caractères homoplasiques [52] et ce pour plusieurs raisons que nous allons passer en revue.

Tout d'abord, l'étude de nombreux exemples a pu révéler qu'il existe des contraintes internes, comme la réutilisation des mêmes gènes, qui sont conservées au cours de l'évolution même au sein de d'organismes non apparentés [3, 16, 27, 32]. Arendt et Reznick (2007) ont dressé une liste de ces exemples de taxons étroitement apparentés qui utilisent des mécanismes sous-jacents différents et

inversement, de taxons éloignés qui utilisent les mêmes mécanismes sous-jacents [3]. Reprons l'exemple des souris des plages, *Peromyscus polionotus*, vivant sur les côtes de Floride aux Etats-Unis et présentant un pelage de couleur claire. Dans les populations vivant sur la côte du Golfe du Mexique, une mutation dans la région codante d'un gène appelé *Mc1r* a été identifiée comme conduisant à la couleur claire de leur pelage. Mais cette mutation, ni aucune autre sur ce gène, n'a été trouvée dans la population claire vivant sur la côte Atlantique, ce qui suggère qu'au moins un gène différent est impliqué dans l'adaptation de la couleur de ces souris à leur environnement. Ainsi, au sein même d'une espèce, différentes populations ont utilisé des mécanismes génétiques différents et ont pourtant évolué dans le même sens. Inversement, cette mutation de *Mc1r* conférant une couleur claire au pelage a été identifiée chez les mammoths laineux (*Mammuthus primigenius*), des animaux sensiblement différents des souris des plages [3]. La distinction entre convergence et parallélisme sur la base du partage des voies génétiques semble donc difficile.

De plus, Powell (2012) écrit qu'il devient évident, avec l'avancée des études menées sur les mécanismes génétiques qui sous-tendent les phénotypes, que "la production de caractères, même très simples, peut impliquer des centaines de gènes" et que "différentes combinaisons d'allèles conduisent souvent au même résultat morphologique" [47, p. 368]. Il apparaît donc que l'évolution indépendante de caractères ancestralement différents en des caractères homoplasiques (que l'on a appelé évolution convergente) est très fréquente au niveau génétique et même bien plus fréquente que ce à quoi les biologistes s'attendaient [52, 78]. La convergence génétique a par ailleurs été documentée à tous les niveaux fonctionnels sur le plan génotypique : dans la structure d'un site spécifique d'un gène, d'un locus, d'un opéron<sup>8</sup>, d'une voie génétique, ou même dans leurs expressions [66, 78].

Pour cette raison, il est très difficile de faire une distinction claire entre des mécanismes génétiques "similaires" ou "différents", car les gènes impliqués dans le développement d'un phénotype font souvent partie de voies génétiques, voire de réseaux de développement immenses [32]. Prenons à nouveau l'exemple de la pigmentation. La création du phénotype pigmentaire commence par le développement et la migration des cellules pigmentaires dans le corps pendant le

---

<sup>8</sup> Locus comprenant plusieurs gènes qui sont transcrits ensemble et exprimés de manière coordonnée [66].

développement embryonnaire, et la production à proprement parler du pigment ne vient qu'ensuite. Tout cela est régi par de nombreux gènes déterminant la couleur et la place des pigments dans le corps. La cause d'une perte de pigmentation pourrait donc se situer n'importe où dans cette série d'événements [3].

Pour aller plus loin, Powell (2012) postule qu'il ne suffit pas qu'il existe des mécanismes développementaux similaires (homologues) pour parler d'évolution parallèle, ceux-ci doivent être à la fois causalement immédiats et spécifiques [47]. Reprenons l'exemple des yeux des vertébrés et des céphalopodes. Ces deux clades ont hérité de leur ancêtre commun un facteur de transcription, appelé Pax6, qualifié d'homologue développemental. Comme cette protéine a été conservée aux cours de la divergence des lignées, on pourrait supposer que l'œil de type caméra est un parallélisme [42, 47]. Or, les homologues de Pax6 peuvent être échangés entre deux individus vertébrés et céphalopodes lors du développement de l'œil sans en modifier la séquence, ce qui n'est pas le cas d'autres composés nécessaires au développement de l'œil, qui eux ne sont pas homologues. Pax6 est alors nécessaire mais non suffisant, et l'œil caméculaire est donc une véritable convergence évolutive. Cependant, cette définition ne peut s'appliquer que si l'on considère un modèle de développement linéaire où "la chaîne causale de l'ontogenèse<sup>9</sup> passe d'abord par des causes distales nécessaires, comme Pax6, puis par des causes immédiates suffisantes qui conduisent directement à la production du trait" [47, p. 368]. Cette vision linéaire du développement est peu réaliste vis-à-vis de la complexité des réseaux de gènes en interaction pour produire un trait [3, 47]. Ainsi, selon Powell, il est parfois préférable sur le plan génétique de ne pas chercher à distinguer les processus évolutifs convergents et parallèles [47].

Pour tenter de mesurer l'importance de ces critères de distinction pour les biologistes évolutionnistes, Arendt et Reznick (2007) ont étudié l'utilisation des termes convergence et parallélisme dans la littérature scientifique publiée entre 2005 et 2007 [3]. Sur 117 publications sélectionnées pour leur étude, la grande majorité (72) utilisaient ces termes de manière strictement phylogénétique. Seulement un tiers des publications mentionnaient le mécanisme moléculaire ou développemental sous-jacent, et les termes convergence et parallélisme étaient parfois employés

---

<sup>9</sup> Développement d'un individu, depuis la fécondation des gamètes jusqu'au stade reproducteur.

indifféremment parmi ces publications pour décrire des mécanismes similaires sous-tendant un phénotype homoplasique. Cela montre bien le désaccord entre les auteurs concernant la distinction de ces termes. Arendt et Reznick concluent que la distinction originale, basée sur la morphologie et la parenté, était la plus utilisée pendant cette période [3].

Comme nous l'avons mentionné précédemment, ces désaccords persistent depuis longtemps et plusieurs auteurs, comme Willey déjà en 1911 et d'autres après lui, ont donc proposé d'abandonner d'essayer de différencier la convergence et le parallélisme et de les regrouper sous un seul et même terme qui désignerait alors toute évolution indépendante de similarités phénotypiques [3, 26, 39]. Certains parlent alors d'"évolution répétée", de "réplication phylogénétique" ou simplement d'"évolution convergente" [3, 26, 32, 39].

### **I. 3. 2. Synonymes et confusions**

Dans la littérature, on peut retrouver de nombreux concepts introduits par différents auteurs, peu utilisés ou abandonnés au fil du temps, qui décrivent des cas de ressemblance qui pourraient s'apparenter à de la convergence ou du parallélisme.

Nous l'avons évoqué précédemment, les traits homoplasiques sont similaires par essence puisqu'il existe nécessairement un ancêtre commun plus ou moins lointain qui a transmis à ses descendants la base génétique ou développementale de ces traits [27]. Cette notion est souvent appelée homologie latente, profonde, ou sous-jacente selon les auteurs [26, 27]. Ainsi, "la structure de l'ancêtre est homoplasique par rapport à la structure nouvellement évoluée" mais elles sont homologues par rapport à leur base développementale [27, p. 477]. Le facteur de transcription Pax6 en est le parfait exemple car il a été conservé au cours de l'évolution chez les 49 lignées animales qui ont développé indépendamment des yeux, notamment les vertébrés, les mollusques et les arthropodes [32, 39, 42, 57]. Il existe cependant des différences dans la précision de la définition selon les auteurs. Pour certains, l'homologie profonde correspond à l'existence d'un ancêtre commun lointain à deux individus homologues [42] et pour d'autres à la combinaison d'un phénotype non-homologue avec un génotype homologue [53, 57]. Cette dernière

définition est appelée “évolution convergente parallèle” par McGhee [39]. Si la base développementale héritée de l’ancêtre commun est génétique et partagée au sein d’un groupe monophylétique, Saether (1983) décrit alors une “synapomorphie incomplète” ou “synapomorphie sous-jacente” [cité par 26 et 53].

Un autre synonyme d’homologie latente parfois utilisé est homoiologie [27] mais ce terme n’est pas utilisé pour décrire les mêmes phénomènes par tous les auteurs. L’homoiologie a d’abord été utilisée comme synonyme de parallélisme pour désigner des “caractères correspondants” qui apparaissent indépendamment dans des groupes de parenté étroits en raison d’une ascendance commune (phénotype initial similaire ou mécanisme génétique hérité) [53, 62]. Roland B. Sookias (2019) propose que l’on réutilise cette définition dans un cadre phylogénétique pour choisir entre des arbres également probables ou parcimonieux. Les phénotypes homoiologiques sont, selon lui, des phénotypes parallèles non nécessairement régis par les mêmes mécanismes génétiques [62].

Un autre exemple de concept assez singulier est l’équivalence évolutive de Cojocar (2006) qui décrit les cas où des taxons évoluant dans des systèmes écologiques similaires mais géographiquement ou temporellement différents, développent des ressemblances écologiques mais pas nécessairement morphologiques [15]. Ainsi selon lui, la ressemblance entre les mammifères marsupiaux d’Australie et les mammifères placentaires du reste du monde (voir par exemple la ressemblance entre le loup, *Canis lupus*, et le loup de Tasmanie, *Thylacinus cynocephalus*), ou la ressemblance entre les ichthyosaures (reptiles marins du Jurassique) et les dauphins (mammifères marins du Cénozoïque), sont des équivalences évolutives.

Pour conclure ce chapitre, il semble essentiel de s'arrêter sur une définition claire de la convergence évolutive afin de pouvoir appréhender les mécanismes évolutifs et d'éviter les éventuelles confusions conceptuelles. De ce fait, nous utiliserons le terme convergence évolutive pour désigner toute similarité morphologique, fonctionnelle ou écologique apparue indépendamment dans des lignées distantes phylogénétiquement. Cette clarification permet d'aborder les processus évolutifs sous un angle plus précis, en particulier ceux qui conduisent à un accroissement de la similarité entre des lignées divergentes. Nous explorerons ainsi, dans les chapitres suivants, les différentes forces évolutives à l'œuvre et les contraintes qui peuvent canaliser ou orienter l'évolution vers des formes convergentes. Il s'agira alors de comprendre comment ces processus influencent la diversification et l'adaptation des organismes.

## CHAPITRE II. LES VOIES DE LA CONVERGENCE

La convergence évolutive est un phénomène captivant, capable de produire des similitudes frappantes entre des organismes qui, bien que séparés par des millions d'années d'évolution, suivent des trajectoires morphologiques ou fonctionnelles convergentes. Ce résultat soulève naturellement la question des mécanismes sous-jacents qui orientent de telles trajectoires. Dans ce chapitre, nous explorerons en profondeur ces mécanismes, en examinant comment les pressions de sélection, les contraintes développementales et les limites imposées par l'environnement peuvent façonner l'évolution de formes similaires. Nous mettrons également en lumière l'importance de la convergence dans le cadre de l'évolution au sens large, en nous appuyant sur le débat entre la contingence, qui suppose l'unicité des trajectoires évolutives, et la répétabilité, qui souligne les tendances récurrentes à l'apparition de solutions similaires.

### **II. 1. Contraintes évolutives et moteurs de la convergence**

L'existence de la convergence évolutive peut nous mener à penser qu'il existe des contraintes qui poussent en quelque sorte l'évolution à se répéter et à trouver des solutions similaires aux problèmes posés par la vie sur Terre. En effet, tout processus qui limite le nombre de voies empruntables par l'évolution pour produire une variation phénotypique rend plus probable l'évolution répétée de caractères similaires [32]. Ces contraintes évolutives sont de natures différentes, elles peuvent se présenter sous la forme de conditions environnementales particulières, de mécanismes de développement hérités d'un ancêtre commun ou encore de possibilités génétiques limitées [3, 39, 65, 66].

Nous pouvons classer ces limites en trois catégories, les contraintes fonctionnelles, les contraintes internes et les contraintes externes. Les premières concernent le domaine du viable : elles sont le reflet des lois de la physiologie (les besoins vitaux), de la mécanique et de la biophysique (la gravité, l'aérodynamique ou l'hydrodynamique) et des exigences énergétiques des êtres vivants. Les secondes concernent, elles, le domaine du possible, c'est-à-dire qu'elles comprennent les contraintes développementales, génétiques et morphologiques qui sont inhérentes

aux organismes vivants. Enfin, les troisièmes représentent les conditions locales dans lesquelles les organismes évoluent : leur environnement (climat, ressources, habitat), leur distribution géographique et leurs interactions intra et interspécifiques.

Une manière de se représenter les possibilités d'évolution des êtres vivants ainsi que les limites du spectre du possible en ce qui concerne la vie sur Terre est le concept de morpho-espace théorique. Ce concept, en biologie évolutionniste, permet d'explorer les formes existantes et inexistantes, possibles et impossibles du vivant [38]. Dans ce contexte, on considère que la morphologie de tout être vivant peut être décrite par un ensemble de mesures et que ces dernières représentées sur différents plans peuvent former un espace multidimensionnel appelé morpho-espace des formes possibles (Figure 10) [39].

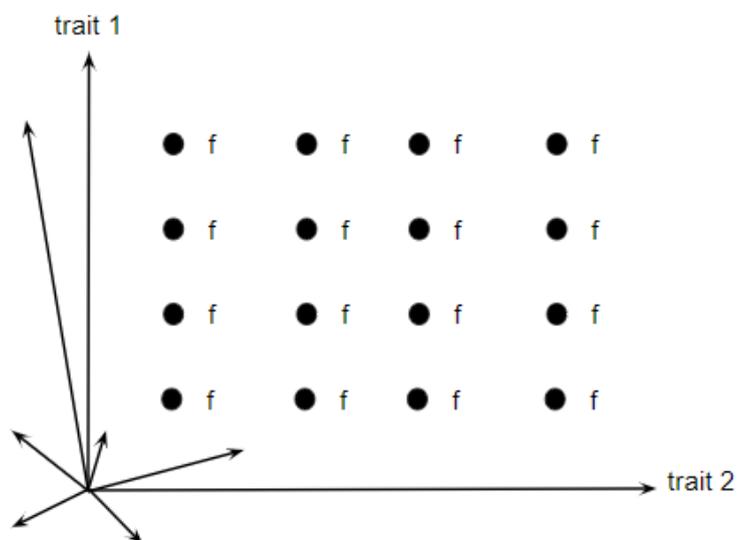


Figure 10. Représentation schématique d'un morpho-espace des formes possibles. Les dimensions de l'espace (ou axes) représentent les traits morphologiques mesurables, seulement huit dimensions sont représentées ici. Les points f représentent les formes biologiques possibles, seulement quelques-unes sont représentées ici dans l'espace à deux dimensions des traits 1 et 2. Nous utiliserons cette représentation en deux dimensions tout au long du chapitre. Notons qu'un véritable morpho-espace de forme comprendra beaucoup plus de dimensions et de formes possibles. Adapté, avec permission, de [39] ©2011 Massachusetts Institute of Technology. Tous droits réservés.

George McGhee, dans son livre *Convergent Evolution: Limited Forms Most Beautiful* (2011), nous explique comment la convergence évolutive se manifeste dans un tel espace : “la convergence se produit lorsque des formes initialement présentes dans différentes régions du morpho-espace évoluent de telle manière qu’elles se déplacent vers la même région spatiale du morpho-espace” (Figure 11) [39, chap. 7, p. 247]. Nous allons voir tout au long de ce chapitre comment ce concept peut nous permettre d’illustrer les contraintes évolutives.

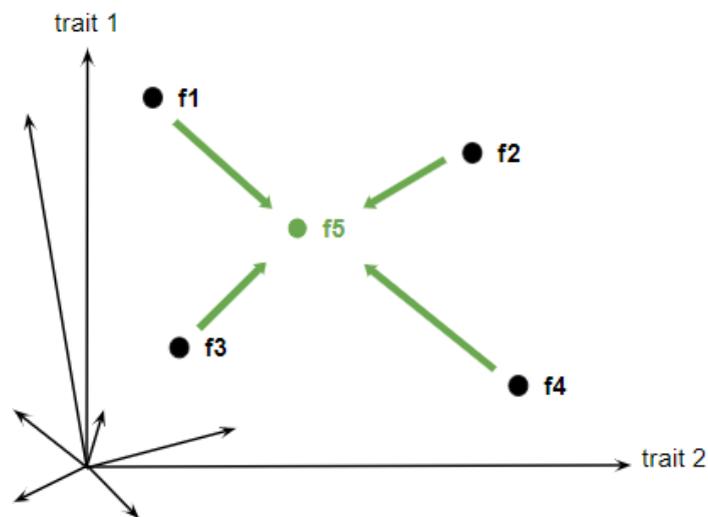


Figure 11. Représentation schématique d’une convergence évolutive au sein du morpho-espace. Les formes biologiques f1, f2, f3 et f4 ont des trajectoires évolutives qui les conduisent vers la même région du morpho-espace, la forme f5, et ce malgré leurs différences morphologiques initiales. Adapté, avec permission, de [39] ©2011 Massachusetts Institute of Technology. Tous droits réservés.

## II. 1. 1. Les contraintes fonctionnelles

Les requins, les dauphins, les ichthyosaures et les manchots ont développé indépendamment une forme hydrodynamique considérablement similaire pour naviguer efficacement dans leur milieu, l’océan. Cet exemple de convergence illustre la puissance des contraintes fonctionnelles, en l’occurrence la contrainte hydrodynamique, qui canalisent l’évolution vers des solutions similaires lorsque les défis écologiques le nécessitent<sup>10</sup>. Selon le vieil adage “la forme suit la fonction”, les

---

<sup>10</sup> Il est amusant de remarquer que les dauphins (et autres cétacés), les ichthyosaures, les manchots et de nombreux autres animaux sont retournés de manière convergente à un mode de vie aquatique après que leurs ancêtres aient évolué sur la terre ferme.

structures morphologiques évoluent généralement de manière à satisfaire les exigences fonctionnelles imposées par la vie sur Terre et les besoins des organismes [39].

Les contraintes fonctionnelles posent les limites de ce qui “fonctionne” sur Terre, c’est-à-dire du domaine du viable [32, 63]. Il peut parfois arriver que la nature produise des formes qui “ne fonctionnent pas” comme des animaux à deux têtes ou encore des mutations létales. Ces formes sont possibles mais non viables à long terme, elles ne pourront donc pas être adoptées par la sélection naturelle. En effet, comme le souligne le biologiste américain Jonathan B. Losos (2011), un nouveau variant morphologique sera sélectionné seulement s’il confère à l’individu de meilleures chances de survie ou de reproduction, augmentant sa fitness [32].

Dans le morpho-espace théorique, nous pouvons représenter la région des formes fonctionnelles parmi toutes les formes possibles, la frontière entre cette zone et le reste de l’espace (région des formes non fonctionnelles) est une représentation spatiale des contraintes fonctionnelles (Figure 12) [6, 38, 39].

Les contraintes fonctionnelles imposent aux formes biologiques de répondre aux lois de la biomécanique. Certains auteurs ont affirmé que les lois physico-chimiques régissant les interactions entre les molécules, les cellules et les systèmes tissulaires sont si influentes sur le plan évolutif qu’elles expliquent l’apparition de remarquables exemples de géométries convergentes, même entre des phyla très éloignés [39, 75]. Nous pouvons par exemple facilement visualiser la similarité géométrique entre les nervures d’une feuille et les réseaux de capillaires sanguins d’un animal. Cette convergence morphologique s’explique en partie par le fait que ces structures ramifiées remplissent une fonction similaire, régie par des lois universelles. En effet, toutes deux assurent la distribution efficace de ressources comme l’eau, l’oxygène et les nutriments, par transport d’un liquide obéissant aux lois de l’hydrodynamique et de la gravité. Cette géométrie convergente a ainsi permis à des organismes très différents d’accomplir cette tâche tout en minimisant l’énergie dépensée pour ce faire.

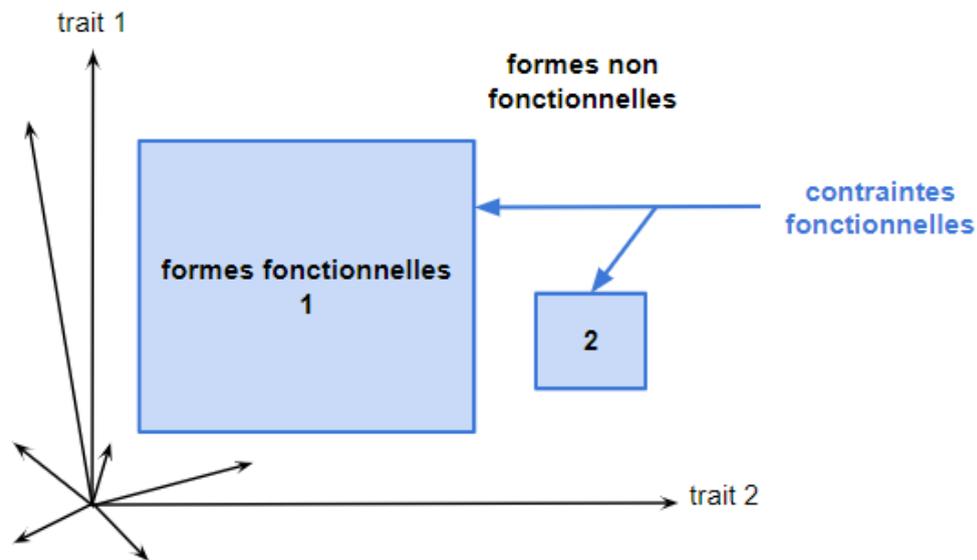


Figure 12. Représentation schématique des contraintes fonctionnelles dans le morpho-espace. Les formes biologiques qui fonctionnent se situent à l'intérieur des zones en bleu et celles qui ne fonctionnent pas sont à l'extérieur. Notons que la distribution spatiale de la région fonctionnelle peut ne pas être continue. Adapté de [6], sous licence CC BY 4.0 et, avec permission, de [39] ©2011 Massachusetts Institute of Technology, tous droits réservés.

La convergence évolutive est donc souvent le résultat d'une adaptation à un besoin particulier par l'effet de la sélection naturelle [1, 10, 18, 32, 52, 78]. Plus encore, certains auteurs diront que la convergence est le "résultat inévitable" de la sélection naturelle [39, 65]. Pourtant, selon Losos (2011), des phénotypes convergents qui "ne produisent pas de capacités fonctionnelles convergentes [sont] peu susceptibles de représenter des adaptations au même environnement sélectif" [32, p. 1831]. Par exemple, certaines plantes lycophytes<sup>11</sup> préhistoriques ressemblaient fortement aux arbres d'aujourd'hui, possédant un seul tronc épais et des ramifications en hauteur. Pourtant, il semblerait que leur forme arborescente n'ait pas eu pour fonction de les élever au-dessus du reste de la végétation afin de capter plus aisément la lumière du soleil comme c'est le cas des arbres. En effet, elles n'étaient probablement pas capables de maintenir cette forme pendant longtemps en raison de la structure de leur tronc. Leur forme arborescente avait vraisemblablement davantage une fonction d'inflorescence, utilisée seulement pendant leur période de reproduction, pour faciliter la dispersion de leurs graines par le vent (Figure 13) [22,

<sup>11</sup> Classe de plantes vasculaires primitives.

32]. Cet exemple montre qu'une convergence morphologique n'est pas nécessairement le résultat de la sélection naturelle sur le besoin d'accomplir une fonction particulière. La sélection sur la fonction n'est pas le seul moteur de la convergence évolutive.

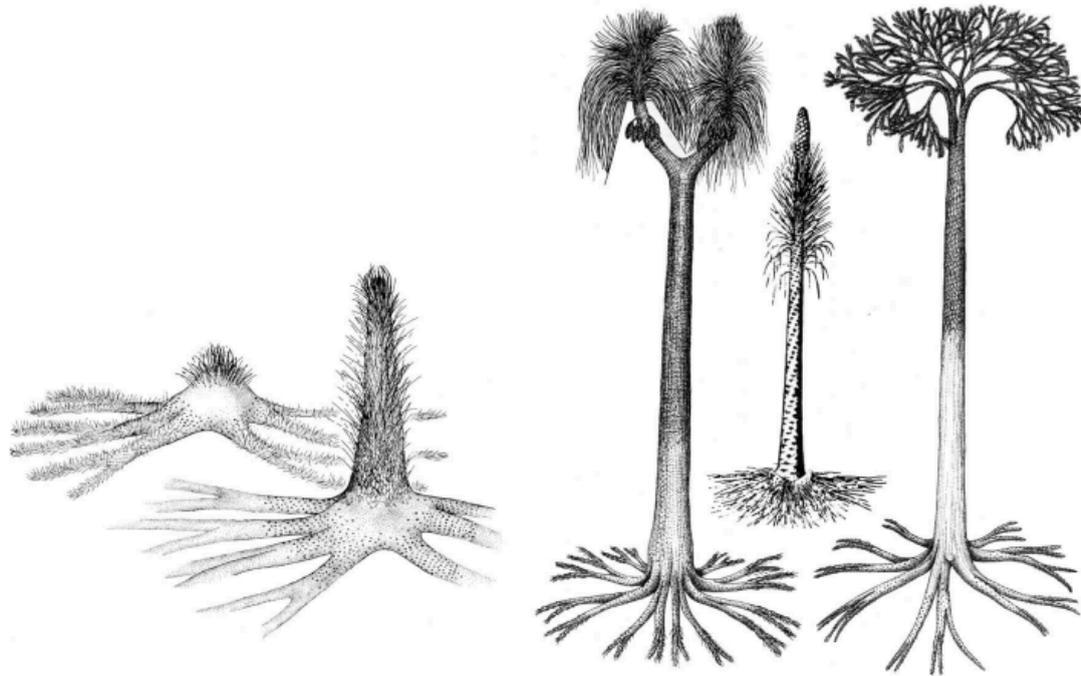


Figure 13. Plantes lycophytes préhistoriques à deux stades différents de leur cycle de vie. Les premiers stades (à gauche) correspondent à l'établissement du système racinaire et de radicules photosynthétiques. Le stade arborescent (à droite) correspond au moment de la libération des spores [22].

Les besoins qu'ont les êtres vivants, en matière d'énergie par exemple, et leur nécessité d'adaptation à leur environnement, comme la nécessité de vaincre la gravité, orientent grandement l'action de la sélection naturelle car des formes non fonctionnelles ne pourront pas survivre ou se reproduire dans la nature. Le nombre de voies évolutives empruntables par les êtres vivants est donc limité par leur devoir de viabilité. Cependant, la sélection naturelle ne peut s'effectuer que sur des variations déjà existantes et se situant dans le domaine du possible [10, 32]. Il paraît donc évident qu'il existe d'autres contraintes qui contribuent à la convergence évolutive.

## II. 1. 2. Les contraintes internes

Le fait que de nombreux taxons soient similaires phénotypiquement alors que d'autres phénotypes imaginables ne sont jamais observés, comme les centaures — des vertébrés à six membres que nous aborderons plus en détail ci-dessous — peut nous interpeller. L'absence de ces variants dans le domaine du réel est-il le résultat de la sélection naturelle ou de l'incapacité des systèmes biologiques à les produire, en raison de leurs contraintes génétiques et développementales [32, 39] ?

Les contraintes internes sont le reflet des limites imposées à la variabilité phénotypique en raison de la structure, de la composition ou des interactions entre les systèmes de développement des êtres vivants [35, 47, 73]. De telles contraintes réduisent le nombre effectif de modifications héréditaires sur lesquelles la sélection naturelle peut s'appliquer [32, 39, 52, 63, 73]. En effet, si certains variants phénotypiques sont plus "faciles" à produire d'un point de vue développemental ou génétique, parce que leur émergence requiert moins d'étapes ou d'énergie, alors la variation au sein de la population sera biaisée en faveur de ces phénotypes [32]. C'est ce que l'on appelle en science le principe de parcimonie. Celui-ci exige que l'explication la plus probable entre un état initial et les résultats observés soit la plus simple et celle qui comporte le moins d'étapes possibles [71]. Par exemple, on pourrait se demander pourquoi il n'existe pas de mammifères à la peau toxique alors que les arthropodes, les mollusques, les batraciens, les poissons et même les oiseaux ont fait évoluer indépendamment une ou plusieurs de leurs lignées dans cette voie (par exemple, voir respectivement le papillon monarque *Danaus plexippus*, le nudibranche *Dendrodois grandiflora*, la grenouille vénéneuse *Dendrobates leucomelas*, le poisson-globe violet *Takifugu vermicularis* et le passereau vénéneux *Pitohui dichrous*). La réponse pourrait être que les mammifères possèdent des exigences métaboliques élevées incompatibles avec le développement, la production et le maintien de toxines. En effet, ce coût supplémentaire n'est probablement pas compensable par le bénéfice apporté pour la défense contre les prédateurs. Les mammifères ont développé de nombreuses autres solutions pour cela (comportement d'évitement, épines, griffes, etc.) dont ils se suffisent [39].

De nombreux auteurs supposent alors que les contraintes intrinsèques sont aussi, voire plus, importantes que la sélection naturelle sur la fonction pour le processus évolutif et que des espèces éloignées phylogénétiquement peuvent évoluer des traits convergents par des processus non adaptatifs, s'ils partagent par exemple les mêmes systèmes de développement [32, 35, 39, 52]. Dans le chapitre I, nous avons appelé ce phénomène homologie profonde. Les organismes qui ont conservé des programmes développementaux ou génétiques similaires au cours de la diversification de leurs lignées sont plus susceptibles de développer des similarités phénotypiques [10, 21, 27, 57, 58]. Nous avons évoqué le cas de la conservation de la protéine Pax6 qui a permis aux vertébrés, aux céphalopodes et aux arthropodes de développer indépendamment des yeux. Nous examinerons d'autres exemples analogues par la suite.

L'écrivain scientifique Wallace Arthur (2004) propose très justement que l'on considère alors la sélection naturelle et les contraintes internes comme des facteurs également actifs dans l'évolution et notamment dans l'évolution convergente. C'est l'association de ces deux moteurs "[qui fait émerger des créatures] du domaine du possible vers le domaine du réel" [4, p. 284]. Les contraintes endogènes caractérisant les organismes vivants délimitent le domaine du possible et celles-ci peuvent être classées en deux grandes catégories qui sont les suivantes : développementales et génétiques [52].

### **a. Contraintes de développement**

Les différentes formes que les êtres vivants sont capables de créer sont limitées car elles dépendent de nombreuses conditions. L'ADN présent dans un noyau cellulaire code pour des molécules qui interagissent entre elles pour former les géométries cellulaires et tissulaires qui composent les êtres vivants [39]. Tout ce processus est restreint dans sa variabilité du fait, d'une part, des chemins de développement et des structures déjà existantes et, d'autre part, des interactions génétiques, moléculaires et physiques qui régissent le développement d'un organisme [39, 68].

Selon le principe de parcimonie, la morphologie des organismes est contrainte par la nécessité de réutiliser les structures préexistantes, dans une logique

d'optimisation visant à réduire le nombre d'étapes requises pour leur développement [35, 39]. Reprenons l'exemple des centaures mythiques, ces créatures composées d'un corps de cheval avec quatre pattes et d'un buste d'humain ayant deux bras, possèdent donc six membres. Si nous devions les classer dans la phylogénie, nous dirions probablement que ce sont des vertébrés. Or, aucun vertébré n'a jamais évolué pour avoir six membres. En effet, pour cela, il faudrait qu'un tétrapode (à quatre membres) développe une paire supplémentaire de membres antérieurs, ce qui est quasiment impossible en raison des contraintes développementales. Il existe des pathologies congénitales chez les tétrapodes qui franchissent ces contraintes, telles que la polymélie, dans laquelle les individus affectés naissent avec plus de quatre membres. Cependant, cet état n'est pas héréditaire et ne peut conduire à une fixation de variants à cinq ou six membres dans la population. Nous comprenons ainsi pourquoi les centaures ne peuvent exister, puisque l'acquisition d'une nouvelle paire de membres nécessiterait de dépasser les contraintes héritées des ancêtres vertébrés. Il est amusant de noter que les insectes, qui eux possèdent six pattes, ont développé la forme centaure. En effet, la mante religieuse, *Mantis religiosa* (ordre Mantodea), possède quatre membres postérieurs déambulatoires et deux membres antérieurs qualifiés de ravisseurs, tout comme un centaure. Cette forme a par ailleurs été adoptée de manière convergente par une autre famille d'insectes non apparentée, les mantispes (ordre Neuroptera), plus proches des fourmillions que des mantes [39].

Au travers de cet exemple, nous avons mis en lumière l'influence des contraintes développementales sur la limitation des formes possibles, en dépit de l'avantage sélectif que de nouvelles structures pourraient offrir. Un centaure pourrait justement présenter de nombreux atouts, tels qu'une mobilité, une force et une endurance accrues, combinés à des capacités cognitives humaines, cela en ferait une créature exceptionnelle. Les contraintes développementales limitent le nombre de voies évolutives et la sélection naturelle choisit celle qui est la plus accessible. C'est pour cette raison qu'il existe des exemples de morphologies convergentes qui ne sont pas directement le résultat de la sélection naturelle mais une conséquence de la sélection d'un autre trait dans un environnement particulier. Jonathan Losos (2011) nomme ce phénomène une exaptation : une caractéristique qui fournit une fitness améliorée dans un environnement donné mais qui, contrairement à une adaptation,

n'a pas évolué initialement en réponse à la sélection naturelle dans cet environnement [32].

Par exemple, le nombre de doigts sur les membres antérieurs des salamandres a été réduit de cinq à quatre de manière convergente chez de nombreuses espèces au cours de l'évolution (par exemple *Salamandra salamandra*, la salamandre tachetée, et *Ambystoma mexicanum*, le célèbre axolotl). On pourrait penser à tort que ce phénomène convergent est la cible de la sélection naturelle en raison d'une meilleure adaptation à leur environnement aquatique. Or, il semblerait que la vraie cible de la sélection dans ce cas ait été la taille du corps. En effet, ces salamandres ont subi un phénomène de pédomorphose<sup>12</sup> dont "l'objectif" principal a été la diminution de la taille de leur corps, en adaptation à leur environnement, par exemple lors de la colonisation de grottes [12]. Pour cela, l'évolution a réduit le nombre de leurs cellules, y compris dans les bourgeons de leurs membres, ce qui a ensuite mené à la réduction du nombre de leurs doigts. La réduction du nombre de doigts, de même que les pieds palmés, sont des caractéristiques pédomorphes et des exaptations chez ces salamandres. Les exaptations sont une illustration de l'interaction entre les contraintes développementales et la sélection naturelle [12, 32].

Reprenons nos expériences de morphologie théorique. Nous avons vu que les contraintes développementales délimitent le domaine du possible. Ainsi, de la même manière que pour les contraintes fonctionnelles, nous pouvons les représenter au sein du morpho-espace (Figure 14). Cette représentation nous permet de visualiser l'ensemble violet des formes disponibles sur Terre. Il est intéressant de noter que cet ensemble n'est pas infini mais en fait plutôt restreint [39].

---

<sup>12</sup> Aussi appelée juvénalisation, c'est la conservation chez certaines espèces de caractères juvéniles dans la forme adulte.

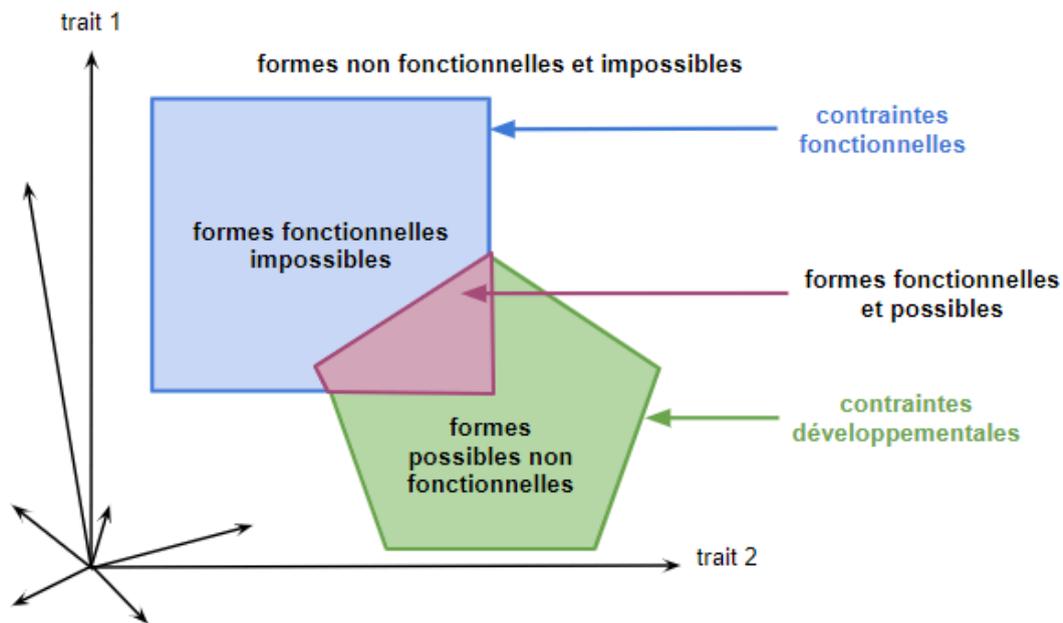


Figure 14. Représentation schématique des contraintes fonctionnelles et développementales dans le morpho-espace. Les formes biologiques qui fonctionnent et peuvent être développées par la vie terrestre sont représentées en violet. Adapté, avec permission, de [39] ©2011 Massachusetts Institute of Technology. Tous droits réservés.

Nous avons parlé dans la partie précédente des monstres à deux têtes. Ceux-ci se situent dans la région verte du morpho-espace de la Figure 14 car ce sont des formes qui existent (qui sont possibles) mais ne peuvent pas se propager dans la population (qui sont non fonctionnelles). Parmi les autres régions de ce morpho-espace théorique, nous trouvons la région bleue des formes de vie qui pourraient fonctionner mais qui ne peuvent cependant pas être développées par la vie sur Terre. Nous reparlerons longuement de ces formes dans le chapitre suivant en se demandant si elles pourraient être développées par la vie ailleurs que sur Terre. Enfin, il y a l'ensemble des formes à la fois impossibles et non fonctionnelles qui est plus difficile à visualiser mais cela peut être fait mathématiquement. Par exemple, il est possible de décrire une forme biologique à l'aide de mesures spécifiques (un coquillage peut être décrit par la spirale de sa coquille et la distance entre l'ouverture et le centre de cette dernière) et de créer un programme capable de générer toutes les combinaisons mathématiquement modélisables de ces paramètres. Cela permet de visualiser l'ensemble de toutes les formes, qu'elles soient possibles et fonctionnelles, impossibles (une coquille dont la spirale

s'enroulerait à l'excès, provoquant l'enchevêtrement des tours de la spirale), ou non fonctionnelles (une coquille dont la distance entre le centre et l'ouverture serait trop grande, rendant la structure trop large et fragile face aux prédateurs ou à la pression de l'eau) [39].

### **b. Contraintes génétiques**

Il existe également des contraintes au niveau génétique [3, 32]. En effet, la convergence des géotypes existe et met en évidence la possibilité qu'il n'existe que quelques voies génétiques réalisables pour faire évoluer une caractéristique phénotypique [52]. Plusieurs biais et contraintes peuvent expliquer l'utilisation répétée des mêmes gènes et voies génétiques au cours de l'évolution. De la même manière que les contraintes développementales limitent le nombre de formes de vie disponibles, les contraintes génétiques limitent l'offre de potentielles variations génétiques disponibles pour l'évolution phénotypique des organismes [16]. Nous discuterons en particulier des biais mutationnels, des relations épistatiques entre les gènes et de leurs effets pléiotropes.

Une des raisons pour lesquelles les mêmes gènes ou voies génétiques sont réutilisés au cours de l'évolution est l'existence d'un biais mutationnel. En effet, contrairement à ce que l'on pourrait penser, il semblerait que la distribution des mutations dans un génome ne soit pas aléatoire [39, 66]. De fait, il a été montré que les mutations peuvent s'accumuler dans certaines régions du génome ou même au sein de certains gènes, que l'on appelle des points chauds mutationnels, qui contribuent alors de manière disproportionnée aux changements évolutifs [39, 52, 66]. Ce biais modifie le ratio des gènes disponibles à l'évolution en favorisant certains, par exemple, parce qu'ils présentent un taux de mutation plus élevé ou bien parce que les mutations qui les affectent sont plus avantageuses [16, 66].

Par exemple, il semblerait que le taux de mutations soit plus élevé dans les régions cis-régulatrices<sup>13</sup> de l'ADN que dans ses régions codantes<sup>14</sup> [39, 66]. Ce phénomène s'explique par l'incidence moindre qu'ont les mutations dans l'ADN cis-régulateur. De fait, ces mutations agissent sur la régulation de l'expression des gènes et non sur

---

<sup>13</sup> Segments d'ADN qui régulent la transcription et l'expression des gènes [77].

<sup>14</sup> Segments d'ADN portant les séquences de nucléotides transcrits et traduits en séquences d'acides aminés formant les protéines.

leur expression directement ce qui engendre moins de conséquences pléiotropes<sup>15</sup> drastiques, et ces mutations sont plus souvent viables. Cela explique pourquoi la fixation de ces mutations au sein d'une population est plus fréquente. Les mutations dans les régions cis-régulatrices contribueraient donc plus souvent à l'évolution que les mutations dans les régions codantes [66]. La modification de la morphologie des membres postérieurs des épinoches à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*) est un exemple intéressant de mutations cis-régulatrices convergentes. Les membres postérieurs de ces poissons originellement marins ne sont pas des nageoires mais des épines ventrales leur servant de défense contre les prédateurs en mer. Certaines populations d'épinoches, qui ont migré en eau douce, ont subi une réduction de la taille de leurs épines, probablement en l'absence de prédateurs. Il a été démontré que les mutations responsables de l'évolution convergente de ces écomorphes<sup>16</sup> se situent dans la région cis-régulatrice d'un seul gène, le gène *Pitx1*<sup>17</sup>. Pourtant, il existe de nombreux gènes impliqués dans la croissance des membres de ces poissons mais il semblerait que la modification de *Pitx1* ait été la voie génétique préférentielle de l'évolution, probablement parce que les conséquences de ces mutations en cis sont spécifiques à un site et non pléiotropes [3, 47, 55]. Il est intéressant de relever que ce gène est également important dans la réduction des structures pelviennes chez certaines populations d'épinoches à neuf épines (*Pungitius pungitius*), une espèce éloignée, et qu'il pourrait être à l'origine de la perte des membres pelviens chez d'autres vertébrés distants, comme le lamantin (genre *Trichechus*) [3].

Parmi toutes les mutations ayant lieu au sein d'un génome, seulement une petite partie d'entre elles sont en réalité avantageuses pour les organismes dans le sens où elles améliorent leur fitness [32, 80]. Cela est encore plus vrai lorsque l'on parle de mutations d'importance phénotypique, qui confèrent des changements importants dans les programmes de développement ou les capacités des organismes. La vision des vertébrés est possible grâce à l'activation de pigments visuels dans l'œil par l'impact des photons. Ces pigments sont notamment composés

---

<sup>15</sup> La pléiotropie est la capacité d'un gène ou d'une mutation à agir sur plus d'un trait [77].

<sup>16</sup> Individus ou populations qui ont évolué en adaptation à leur environnement et qui sont donc associés à leur niche écologique.

<sup>17</sup> Ces mutations entraînent une réduction ou une perte d'expression de ce gène dans les régions responsables du développement des épines pelviennes mais *Pitx1* reste fonctionnel dans d'autres parties du corps, ce qui montre que ces mutations sont spécifiques aux régions régulatrices.

de protéines appelées opsines. Ce sont des protéines très conservées dans ce clade et cela s'explique par le fait qu'il existe peu de sites qui peuvent subir des modifications sans que cela produise des pigments non fonctionnels [39]. Par exemple, l'opsine SWS1, qui assure la vision violette, peut être modifiée pour induire un léger décalage dans le spectre visuel permettant de voir dans l'ultraviolet. Cette acquisition représente un changement drastique améliorant la recherche de nourriture, la sélection de partenaires et la communication. Cette adaptation est apparue quatre fois indépendamment chez les Oiseaux (dans quatre ordre différents : les Charadriiformes, les Passériformes, les Psittaciformes et les Rhéiformes ; voir respectivement le goéland argenté *Larus argentatus*, le diamant mandarin *Taeniopygia guttata*, le perroquet gris du Gabon *Psittacus erithacus* et le nandou d'Amérique *Rhea americana*) et n'a été permise que par une seule substitution de nucléotides au sein de la protéine [43]. Plus encore, Shi et Yokoyama (2003) affirment que seules neuf positions d'acides aminés dans l'opsine SWS1 sont impliquées dans le décalage spectral parmi les quelque 300 acides aminés qui composent la protéine [56]. Le nombre limité de cibles potentielles pour les mutations viables fournit un canal fiable à l'évolution pour améliorer la fitness des êtres vivants et induit nécessairement des phénomènes convergents [47, 73].

Il est nécessaire de remarquer que le nombre de voies mutationnelles possibles est relativement grand mais que seulement un petit nombre d'entre elles sont fonctionnelles [66]. Ces dernières se situent dans la région violette du morpho-espace théorique de la Figure 14. Le morpho-espace nous permet de visualiser l'existence de contraintes fonctionnelles génétiques qui sont souvent dues aux interactions complexes entre les gènes et à leurs effets pléiotropes.

L'effet d'une mutation sur un phénotype donné, qu'elle soit avantageuse ou délétère, est nécessairement influencé par le fond génétique, c'est-à-dire le contexte génétique (les autres gènes et allèles présents dans le génome de l'individu) dans lequel elle survient [1, 16, 66, 69, 80]. La raison en est que les gènes et les allèles interagissent entre eux au moyen de relations épistatiques. Par exemple, un gène peut en activer un second ou diminuer l'expression d'un troisième, ce qui signifie que l'expression d'un caractère phénotypique est le résultat de réseaux génétiques complexes en interaction [40]. Ainsi, une mutation qui pourrait être avantageuse pour

un organisme ne sera pas nécessairement sélectionnée si, lorsqu'elle interagit avec une autre mutation, la combinaison des deux engendre une fitness significativement réduite pour l'individu [66]. Ce type d'interaction limite donc le nombre de voies génétiques viables pour une lignée donnée.

Un bon exemple de l'étude de ces relations est trouvé dans l'adaptation convergente des animaux à la vie en haute altitude. Les plateaux tibétains, par exemple, regorgent de vertébrés sauvages et domestiques qui se sont adaptés aux conditions particulières qui y règnent, notamment la moindre disponibilité en dioxygène (O<sub>2</sub>) dans l'air et l'hypoxie chronique associée. Ils présentent notamment une fonction cardio-pulmonaire améliorée, un cœur et des poumons plus gros, et une meilleure réactivité aux stress hypoxique et hypercapnique. Plusieurs aspects de la base génétique sous-tendant l'adaptation convergente à l'hypoxie ont été découverts, dont des mutations permettant un accroissement de l'affinité entre l'O<sub>2</sub> et son transporteur sanguin, l'hémoglobine (Hb). Celles-ci sont essentielles pour assurer une mobilisation efficace de l'oxygène dans le système vasculaire en conditions hypoxiques chez un certain nombre de mammifères, d'oiseaux et d'amphibiens [69, 79]. Danielle M. Tufts et ses collègues (2014) ont tenté d'évaluer les rôles de l'épistasie (l'interaction entre les gènes) dans l'évolution de la fonction de l'hémoglobine chez les pikas d'Amérique du Nord [69]. Les deux espèces étudiées de ces petits mammifères lagomorphes sont étroitement apparentées, *Ochotona collaris* prospère dans les basses plaines d'Alaska et du Canada et *O. princeps* vit sur les plus hauts sommets des États-Unis, où la teneur en dioxygène dans l'air y est bien moins élevée. L'étude de ces deux parents proches a permis d'identifier les mécanismes génétiques ayant permis l'adaptation de *O. princeps* à la haute altitude. Leurs résultats ont révélé que la modification de l'hémoglobine chez *O. princeps* est due à une série de trois mutations individuelles (sur les sites β5, β62 et β126 d'un des gènes codant pour l'hémoglobine) et qu'une seule combinaison séquentielle de ces trois mutations permet une affinité croissante entre l'hémoglobine et l'O<sub>2</sub>. Plus encore, certaines combinaisons particulières de ces mutations conduisent à une réduction de l'affinité avec l'oxygène. Ainsi, les chercheurs ont conclu qu'il existe des relations épistatiques importantes entre ces mutations, et que celles-ci limitent le nombre de voies génétiques permettant l'accroissement de l'affinité Hb-O<sub>2</sub> à une seule voie empruntable par l'évolution [69]. Cette étude démontre clairement

comment les interactions épistatiques modulent les effets des mutations, et comment elles influencent la variabilité génétique.

D'autre part, un gène, et donc une mutation au sein de celui-ci, n'affecte généralement pas seulement un seul caractère mais plusieurs. C'est ce que l'on appelle les effets pléiotropes [1, 66, 80]. Une mutation qui aurait des effets pléiotropes négatifs, c'est-à-dire qu'elle serait désavantageuse ou délétère pour un ou plusieurs des traits qu'elle affecte, même si elle est avantageuse ou bénéfique pour d'autres traits, pourrait ne pas être sélectionnée car son effet net sur la fitness de l'individu ne serait pas nécessairement positif. A nouveau, ce processus limite le nombre de voies évolutives possibles et favorise la convergence génétique [1, 16, 52], notamment au niveau des points chauds où le taux de mutation est élevé, la pléiotropie est minimale et les changements phénotypiques sont maximaux [23, 66, 78].

Yang et al. (2019) ont étudié l'évolution répétée de l'insensibilité des insectes herbivores aux composés toxiques des végétaux dont ils se nourrissent [80]. Ils se sont intéressés en particulier aux insectes capables de se nourrir de plantes de la famille des apocynacées qui produisent des cardénolides, comme le laurier-rose par exemple. Ces molécules sont des stéroïdes cardio-toxiques qui se lient à une enzyme appelée ATPase et l'inhibent, perturbant les transports d'ions au travers des membranes cellulaires. L'ATPase est importante pour de nombreuses fonctions physiologiques telles que la transduction des signaux neuronaux, la contraction musculaire ou l'osmorégulation. Les insectes présentant une insensibilité aux cardénolides (plusieurs espèces appartenant à différents ordres dont les lépidoptères, les diptères, les coléoptères, les hyménoptères, les hémiptères et les orthoptères) ont acquis des mutations spécifiques dans le gène codant cette enzyme qui modifient légèrement sa structure et limitent la fixation des toxiques. Les chercheurs ont identifié 41 sites mutationnels susceptibles de moduler la sensibilité de l'ATPase aux cardénolides. Pourtant, seulement une petite proportion de ces sites (en particulier les sites 111 et 122) sont utilisés de manière démesurée dans l'évolution convergente de cette insensibilité. De plus, plusieurs espèces de trois ordres d'insectes différents ont acquis un double du gène de l'ATPase grâce à un phénomène de duplication et ces espèces ont pu explorer des voies évolutives

indisponibles à celles qui ne possèdent qu'une copie du gène. En effet, en acquérant la capacité à modifier une des copies en double, ces espèces ont pu bénéficier d'un relâchement des contraintes génétiques. Enfin, une étude supplémentaire a révélé que, chez la punaise de l'asclépiade, *Oncopeltus fasciatus*, certaines mutations offrant une résistance aux cardénolides entraînent une réduction de l'efficacité de la fonction principale de l'ATPase, à savoir hydrolyser l'ATP, un processus clé dans le maintien de l'équilibre osmotique des cellules. Ces données ont permis aux chercheurs de conclure sur l'importance de la pléiotropie négative et des interactions avec le fond génétique dans l'évolution de cette résistance. Chez les insectes spécialistes des apocynacées, la pléiotropie négative explique la réduction du nombre de mutations possibles et l'évolution génétique convergente qui s'en est suivie [80].

En définitive, les contraintes internes, développementales et génétiques, jouent un rôle central dans la limitation des trajectoires évolutives possibles. Elles façonnent les formes et les caractéristiques des organismes vivants en restreignant le nombre de variants phénotypiques accessibles à l'évolution. Ainsi, même si la sélection naturelle est un moteur important de l'évolution, elle opère dans les limites définies par ces contraintes endogènes. Cela nous permet de comprendre pourquoi certaines formes, aussi plausibles soient-elles, ne voient jamais le jour, et pourquoi des organismes phylogénétiquement éloignés peuvent évoluer de manière convergente lorsqu'ils partagent des systèmes de développement similaires. Nous pouvons donc considérer les contraintes internes comme un puissant moteur de convergence évolutive, opérant en complément des contraintes fonctionnelles et externes.

### **II. 1. 3. Les contraintes externes**

Il existe une dernière catégorie de contraintes évolutives pouvant expliquer le phénomène de convergence. Au XIX<sup>e</sup> siècle, Darwin avait déjà noté que des taxons différents qui évoluent dans des environnements similaires, à l'instar des marsupiaux australiens et des mammifères placentaires du reste du monde, ont développé indépendamment des caractéristiques similaires pour faire face aux pressions environnementales auxquelles ils sont confrontés [39]. Il semblerait que les

organismes vivants soient voués, d'une manière ou d'une autre et compte tenu de leurs propres contraintes endogènes, à remplir des rôles écologiques prédéfinis au cours de l'évolution. Ces niches écologiques sont un ensemble de paramètres environnementaux, géographiques et sociaux qui peuvent être décrits comme des contraintes externes limitant le nombre de voies évolutives empruntables par les espèces s'y trouvant [33, 39].

Les expériences de morphologie théorique que nous avons illustrées précédemment peuvent également s'appliquer aux écosystèmes. En effet, de nombreux auteurs ont tenté d'organiser les niches écologiques dans des "tableaux périodiques de niches". La construction d'un tel tableau est analogue à la construction d'un morpho-espace théorique : les dimensions ne sont plus les axes d'un espace multidimensionnel mais les colonnes et les lignes d'un tableau à plusieurs entrées, et les traits étudiés sont des caractéristiques écologiques remplies, ou non, par les êtres vivants [39]. Prenons l'exemple des niches écologiques des animaux marins tiré de *Convergent Evolution* de George McGhee (2011) [39, chap. 4, p. 173]. Notre tableau comprendra deux dimensions : le type trophique et le couple habitat-mobilité de la niche, et dans chaque case figure le nom des taxons concernés (non exhaustif) (Tableau 1).

Dans cet exemple, une dimension temporelle pourrait être ajoutée en reproduisant ce tableau pour différentes périodes géologiques, comme l'a fait McGhee à partir des travaux de R.K. Bambach [39]. De cette manière, nous pouvons ajouter autant de dimensions que nécessaire pour affiner la représentation des niches écologiques.

Type trophique	Détritivores	Herbivores	Carnivores
Habitat - mobilité			
Pélagiques <sup>18</sup>	Crustacés, Gastéropodes	Crustacés, Poissons	Poissons, Requins, Reptiles marins, Céphalopodes, Cétacés
Épibenthiques <sup>19</sup>			
sessiles	Bivalves, Bryozoaires, Balanes, Éponges	/	Cnidaires, Bryozoaires
mobiles	Bivalves, Gastéropodes, Crustacés	Gastéropodes, Polyplacophores, Crustacés	Poissons, Céphalopodes, Gastéropodes, Crustacés, Étoile de mer
Endobenthiques <sup>20</sup> mobiles			
superficiels	Bivalves, Oursins, Concombres de mer	/	Gastéropodes, Crustacés, Polychètes
profonds	Bivalves, Polychètes	/	Polychètes

Tableau 1. Occupation des niches écologiques marines actuelles par les animaux. Adapté, avec permission, de [39] ©2011 Massachusetts Institute of Technology. Tous droits réservés.

Les niches qui sont laissées vacantes dans ce genre d'éco-espace théorique sont représentatives des contraintes que subissent les êtres vivants au sein de leur environnement respectif. Dans notre exemple, les deux niches herbivores endobenthiques mobiles ne sont pas remplies par les animaux dans les écosystèmes marins. Pourtant, dans les écosystèmes terrestres, la niche équivalente, celle des herbivores souterrains, est remplie par plusieurs animaux (voir par exemple le gaufre à poche nord-américain, *Geomys bursarius*, et le coruro sud-américain, *Spalacopus cyanus*). Contrairement aux plantes terrestres, les plantes aquatiques ne possèdent pas de système racinaire étendu, ce qui représente

<sup>18</sup> Qui vivent dans la colonne d'eau, en pleine mer.

<sup>19</sup> Qui vivent au fond de la mer, à la surface du substrat marin.

<sup>20</sup> Qui vivent enfouis dans les sédiments du fond marin.

une contrainte externe (l'absence de nourriture) qui limite probablement l'évolution de grands herbivores endobenthiques. Cet exercice théorique peut nous aider à comprendre les mécanismes qui ont conduit les êtres vivants à remplir de manière répétée les mêmes écosystèmes plutôt que d'en découvrir de nouveaux, théoriquement possibles mais inexistantes aujourd'hui sur Terre [39].

Les contraintes externes sont le reflet direct des pressions sélectives à l'œuvre dans un écosystème donné. En effet, les conditions environnementales dans lesquelles vivent les organismes sont intransigeantes : si un nouveau prédateur est introduit dans l'environnement et que les proies ne s'adaptent pas, alors elles sont vouées à l'extinction. Les pressions sélectives déterminent quels traits sont avantageux pour la survie ou la reproduction dans un écosystème, ce qui détermine la direction de la sélection. Cela explique pourquoi des individus éloignés phylogénétiquement, peuvent développer des adaptations similaires lorsqu'ils habitent la même niche écologique ou subissent des pressions de sélection similaires. Ainsi, la convergence évolutive suggère que la sélection naturelle peut "dépasser l'inertie phylogénétique et les processus stochastiques" afin de concevoir des formes biologiques optimales (et similaires) dans un écosystème donné [47, p. 365]. La présence de prédateurs, par exemple, est une pression de sélection importante, qui a conduit à l'évolution de nombreux caractères convergents chez les proies, leur permettant de détecter les prédateurs, de les éviter ou de s'en défendre. Nous pouvons citer par exemple le placement des yeux sur les côtés de la tête permettant une vision large et une capacité accrue de détection du danger chez les herbivores ; la capacité de feindre la mort, appelée thanatose, présente chez certains mammifères (comme les opossums) et insectes (comme les coléoptères), permettant aux proies de passer inaperçues à l'approche d'un prédateur ; ou encore le développement de carapaces protectrices offrant une protection physique contre les attaques des prédateurs chez les reptiles (comme les tortues) et les mammifères (comme les tatous).

L'hypothèse selon laquelle la sélection naturelle est la principale force évolutive convergente est d'autant plus évidente lorsque l'on s'intéresse à des caractères complexes qui sont le résultat d'un grand nombre de variables. En effet, il est difficile d'imaginer que des traits complexes puissent subir une évolution

convergente en l'absence d'un besoin d'adaptation, puisque les forces évolutives autres que la sélection naturelle (mutations, dérive génétique et flux génique) sont moins susceptibles de reproduire à elles seules les mêmes changements évolutifs à plusieurs reprises [16, 32, 47, 65]. Le philosophe des sciences américain Elliot Sober (2005) utilise l'exemple de l'évolution des yeux chez les vertébrés pour illustrer pourquoi la dérive génétique ne peut pas être le moteur principal de l'apparition de traits adaptatifs complexes [60]. L'œil camérulaire, comme tout caractère complexe, est constitué de plusieurs composants, comme la rétine, la cornée et le cristallin, qui fonctionnent simultanément pour permettre la vision. L'évolution coordonnée de l'ensemble de ces composants est due à une accumulation de petits changements évolutifs dirigés par la sélection naturelle vers l'évolution de la vision. En effet, la dérive génétique, en tant que processus aléatoire, ne sélectionne pas activement des mutations avantageuses et ne permet donc pas de favoriser une séquence précise d'évènements orientée vers une fonction spécifique. La probabilité que les mutations favorisées par la dérive génétique permettent l'évolution d'un trait aussi complexe que l'œil de type caméra n'est pas nulle mais elle est très faible. Contrairement à la dérive, la sélection naturelle favorise chaque étape intermédiaire assurant que les mutations bénéfiques soient fixées dans une population et transmises aux générations suivantes [60]. L'œil camérulaire est un trait complexe convergent apparu dans plusieurs phyla animaux incluant les chordés (comprenant les vertébrés), les mollusques (dont les céphalopodes, par exemple les pieuvres), les arthropodes (comme l'araignée sauteuse *Portia fimbriata*) (Figure 15), les cnidaires (comme la méduse-boîte *Carybdea marsupialis*) et les annélides (comme le ver planctonique *Torrea candida*) [39]. Il est difficile d'imaginer que des processus aléatoires tels que la dérive génétique soient à l'origine d'un tel cas d'évolutions convergentes d'un caractère complexe.

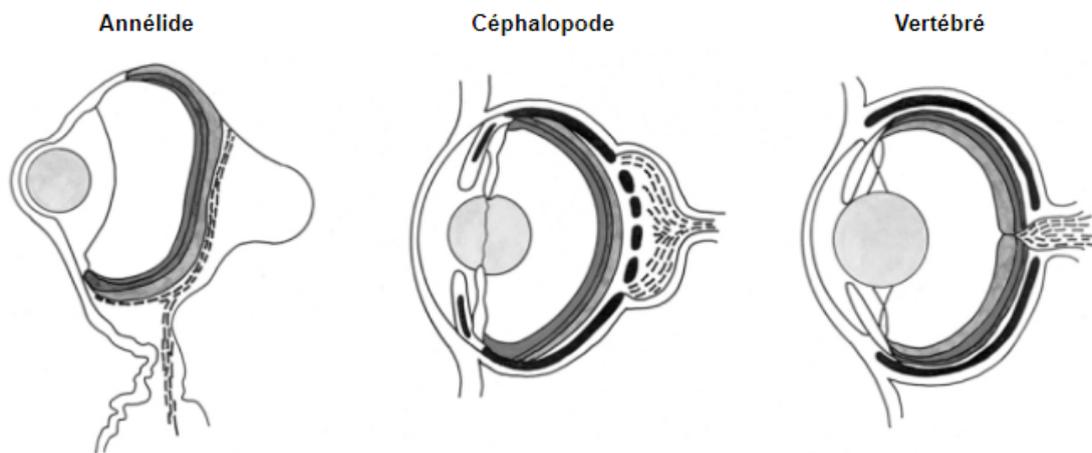


Figure 15. Structures convergentes de l'œil caméculaire des annélides, céphalopodes et vertébrés. Adapté, avec la permission du concédant de licence via PLSclear, de [17] © Simon Conway Morris 2003.

Cependant, les chercheurs ont montré qu'un certain degré de convergence est possible même en l'absence de régimes sélectifs partagés, prouvant que la convergence peut être le fruit d'une évolution non dirigée [65]. Plus encore, la convergence peut se produire en l'absence d'adaptation ou de contraintes [35, 47, 65]. Cela est d'autant plus probable que le taxon étudié est grand et présente un petit nombre de traits [35, 47]. Les poissons présentant un morphotype étroit et allongé de type "anguille", par exemple, proviennent de divers clades (ostéichthyens, les poissons osseux, et agnathes, les vertébrés sans mâchoires), occupent des habitats variés (grands fonds marins, littoraux, grands et petits cours d'eau et même lacs), et adoptent des stratégies alimentaires différentes (hématophages comme les lamproies, nécrophages comme les myxines, ou carnivores comme les anguilles, les poissons roseaux ou les poissons pulmonés sud-américains), suggérant que leur convergence pourrait être, au moins en partie, le fruit du hasard [39, 65]. Néanmoins, cette supposition ne remet pas en question le rôle des contraintes externes dans l'établissement de la convergence.

Ainsi, les contraintes externes, au travers de l'environnement, des interactions intra et interspécifiques et des pressions écologiques, jouent un rôle déterminant dans la convergence évolutive. Elles imposent aux organismes des défis écologiques similaires, favorisant l'émergence de traits convergents entre des espèces éloignées phylogénétiquement. Ces pressions sélectives, qu'elles proviennent de la nécessité

d'échapper aux prédateurs, de trouver une source de nourriture ou de s'adapter à un habitat particulier, agissent de concert avec les contraintes internes et fonctionnelles pour limiter le spectre des possibilités évolutives et façonnent le cadre dans lequel la sélection naturelle opère.

Pour conclure, le biologiste américain Anurag A. Agrawal (2017) affirme que "l'évolution convergente peut être considérée comme une "adaptation contrainte", une évolution limitée par la force de la sélection naturelle, l'architecture génétique [et développementale] et les coûts et avantages de la fitness, qui réduisent tous le nombre de résultats évolutifs possibles" [1, p. S1]. Ainsi, les contraintes évolutives — fonctionnelles, développementales, génétiques et environnementales — restreignent le nombre de voies disponibles pour l'évolution des formes de vie. La convergence, loin d'être un phénomène marginal, devient alors une réponse récurrente et presque inévitable aux défis imposés par ces contraintes. Cependant, le hasard semble garder un rôle relativement important dans le phénomène évolutif. Cela nous mène à réfléchir à la place de la convergence et du hasard dans l'évolution au sens large. En effet, l'évolution est-elle davantage restreinte par les contraintes et vouée à la convergence, ou est-ce le hasard et la contingence qui gouvernent la direction de l'évolution ?

## **II. 2. La convergence évolutive face au débat macro-évolutif : entre contingence et répétabilité**

L'étude de la macro-évolution a pour objectif de décrire et comprendre les processus évolutifs majeurs et soudains à l'échelle des temps géologiques tels que l'apparition d'innovations évolutives donnant naissance à de nouveaux taxons de haut rang (phylum, classe ou ordre), les extinctions massives ou encore le phénomène de radiation évolutive<sup>21</sup>. Les transformations macro-évolutives s'opérant sur des échelles de temps extrêmement longues, elles soulèvent encore de nombreuses interrogations parmi les biologistes évolutionnistes [40, 70]. Dans la littérature, deux visions s'opposent : la thèse de la contingence radicale de Stephen Jay Gould, qui postule que les événements évolutifs sont uniques et imprévisibles, et

---

<sup>21</sup> Colonisation rapide de niches écologiques par de nouvelles espèces connaissant une diversification accélérée [70].

la thèse de la répétabilité robuste défendue par de nombreux auteurs comme Simon Conway Morris, qui suppose que l'évolution est contrainte à se reproduire de manière prévisible [47, 65]. La convergence évolutive est au cœur du débat puisque, comme le dit le biologiste C. Tristan Stayton (2015), certains auteurs la voient comme "une preuve de déterminisme à grande échelle dans l'univers" et d'autres comme "compatible avec une grande part de stochasticité ou de contingence dans l'évolution" [65, p. 2].

### **II. 2. 1. Thèse de la contingence radicale**

Le célèbre paléontologue Stephen Jay Gould, dans son livre *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History* (1989) a soutenu que rejouer la "bande de la vie" conduirait l'évolution sur une toute autre voie que celle que l'on connaît aujourd'hui [10, 39, 47, 63]. Il pensait que le cours de la macro-évolution ne pouvait pas être prévisible car façonné par des circonstances hautement singulières et contingentes. Selon lui, la diversité des trajectoires évolutives possibles rendrait impossible l'évolution répétée de la vie sur Terre comme on la connaît aujourd'hui [39].

La contingence selon la thèse de Gould représente "l'influence des événements immédiats sur le cours de la destinée" [cité par 39, chap. 8, p. 267]. Cependant cette définition a été interprétée différemment selon les auteurs, comme la dépendance causale des événements à leur passé, chaque événement influençant la suite de l'histoire, ou comme l'imprévisibilité des résultats évolutifs en raison de l'apparition d'événements aléatoires, même en partant de conditions initiales identiques [10]. À partir de cela, nous pouvons identifier deux raisons principales au fait que diverses espèces peuvent s'adapter au même environnement sélectif de manières différentes. Tout d'abord, parce que leurs conditions initiales respectives ne sont pas les mêmes (phénotype, génotype et contraintes internes héritées des populations ancestrales), et ensuite parce les changements évolutifs qu'elles subissent sont en partie dus au hasard [10, 32].

Dans le premier cas, cela signifie que la réponse adaptative de lignées divergentes à des conditions environnementales similaires peut dépendre de leurs histoires évolutives respectives. Par exemple, le pivert (et toute la famille des picidés) et

l'aye-aye (un primate malgache) se sont adaptés de manière convergente à la même niche écologique, celle des insectivores se nourrissant de larves xylophages trouvés sous l'écorce des arbres. Pour cela, ils ont développé des caractéristiques anatomiques très différentes, reflétant l'héritage de leur histoire évolutive respective. Les pics sont dotés d'un bec long et pointu leur servant à percer l'écorce et d'une langue très longue pour en extraire les insectes. Quant à lui, l'aye-aye possède un troisième doigt très long et doté d'une griffe qu'il insère dans l'écorce pour en déloger les larves. Ces adaptations reflètent la dépendance des lignées évolutives à leur passé. Les oiseaux, qui n'ont pas de doigts, et les primates, qui n'ont pas de bec, ont dû trouver des solutions différentes au même problème écologique, à savoir chercher les insectes sous l'écorce des arbres [10, 39]. Dans le second cas, les contingences sont définies comme les événements aléatoires qui rendent imprévisibles les résultats d'une expérience évolutive, tel qu'un enchaînement inédit de mutations ou un changement soudain dans les conditions environnementales. L'épisode volcanique majeur et la chute de l'astéroïde qui ont conduit à l'extinction des dinosaures non aviens en sont un exemple, et l'acquisition inédite de la capacité à utiliser le citrate en conditions aérobies de la bactérie *Escherichia coli* (un exemple détaillé par la suite) en est un autre. Beatty et Carrera (2011) synthétisent ce débat en définissant la contingence comme un résultat qui dépend d'une histoire qui n'aurait pas nécessairement dû se produire [9].

Un des principaux arguments de Gould concerne l'explosion cambrienne, une période géologique située il y a environ 540 millions, au début du Paléozoïque, durant laquelle a eu lieu la diversification des premiers animaux et l'apparition des principaux phyla (et plans corporels) toujours présents à l'heure actuelle [18, 47, 54]. Par exemple, l'explosion cambrienne a vu l'apparition des premiers arthropodes (comme les trilobites), échinodermes (ancêtres des étoiles et concombres de mer), spongiaires (éponges de mer) et chordés (avec *Pikaia*, un des plus anciens poissons connus, peut-être l'ancêtre des vertébrés). Cette période majeure de radiations évolutives a été, selon Gould, très courte à l'échelle des temps géologiques : moins de 20 millions d'années. Les fossiles datant de cette période ont, en effet, révélé qu'il y a eu une "explosion" de la diversité du vivant, rendue possible par l'apparition d'innovations corporelles majeures, l'absence initiale de concurrence pour les ressources et de relations interspécifiques complexes comme celles entre proies et

prédateurs, et des changements environnementaux favorables. Par exemple, l'apparition de la symétrie bilatérale (avant/arrière, droite/gauche) a permis la spécialisation de différentes parties du corps des animaux et a facilité la céphalisation, c'est-à-dire la concentration des organes sensoriels et du cerveau à l'avant de l'animal. Ces facteurs ont permis aux nouvelles espèces de coloniser et d'exploiter des niches écologiques auparavant inoccupées car inaccessibles. Par exemple, les premiers chordés et certains arthropodes ont développé des muscles puissants leur permettant de nager activement et ils ont ainsi pu coloniser les espaces ouverts dans la colonne d'eau des océans. De cette façon, toute "expérimentation" effectuée par l'évolution a pu fonctionner pendant un certain temps de "remplissage initial", avant que les contraintes externes ne finissent par rattraper ces organismes [18]. Les "expériences ratées" les plus connues du Cambrien et dont les classifications sont encore controversées sont *Hallucigenia*, un animal possédant un corps long et mince tel un ver, pas de tête, sept paires de tentacules et sept paires d'épines, ainsi qu'une extension tubulaire molle ; *Anomalocaris*, littéralement "étrange crevette", considéré comme le premier prédateur connu ; et *Wiwaxia*, un animal semblable à une limace possédant de longues épines disposées en deux rangées le long de son dos. Ainsi, parmi la diversité des plans corporels présents au début du Cambrien, Gould se demande pourquoi ce sont les formes dont dérivent les animaux contemporains qui ont été sélectionnées. Il utilise la métaphore d'une loterie dont les billets gagnants auraient été distribués au hasard parmi tous les premiers animaux disponibles. De cette manière, si l'on rembobinait la cassette de la vie jusqu'au début du Cambrien, et que l'on redistribuait les billets de loterie, le paysage morphologique actuel ne serait très probablement pas le même [18, 47].

Remarque : Aujourd'hui, les études paléontologiques ont permis aux chercheurs du CNRS de démontrer qu'il n'y avait en réalité pas eu d'"explosion" cambrienne mais une seule très longue et lente période de diversification s'étendant sur plus de 100 millions d'années du Précambrien au Silurien. Sans remettre en doute l'importante augmentation de la biodiversité, les scientifiques encouragent à utiliser de préférence des termes comme "rayonnement" plutôt que "explosion", reflétant mieux la réalité de l'événement [54].

Le second argument de Gould se base sur l'effet des contraintes internes sur le nombre de trajectoires évolutives possibles. D'après lui, l'héritage génétique et développemental des organismes influence considérablement leur histoire, si bien que, lorsque les premières "sélections" ont eu lieu il y a 500 millions d'années, les processus évolutifs des animaux étaient déjà contraints de se dérouler ainsi. Plutôt que de voir cette affirmation comme un argument en faveur d'une certaine prédictibilité de l'évolution, Gould y voit une preuve de "la signature unique de l'histoire enfermée dans les contraintes du développement" [cité par 47, p. 358]. Selon lui, s'il n'existe qu'un nombre limité de formes, ce n'est pas parce qu'elles sont supérieures et ont été sélectionnées, mais parce qu'elles résultent de leur héritage développemental, combiné aux choix stochastiques initialement effectués [10, 47].

Pour cette raison, l'argument de la convergence évolutive n'est pas recevable par les défenseurs de la thèse de la contingence radicale puisque de nombreux exemples de phénotypes similaires développés en apparence indépendamment sont en fait construits à partir de structures héritées de leur ascendance. Les exemples d'homologie profonde sont en effet nombreux et l'évolution convergente de la fonction des ailes des ptérosaures, des chauves-souris et des oiseaux, toutes construites sur la base du membre antérieur que possédait leur ancêtre vertébré, en est un que nous pouvons une fois de plus mentionner [18, 47]. Ces cas d'évolution convergente soutiennent en fait la thèse de Gould plutôt que de la réfuter [47]. En revanche, nous dit Powell (2012), l'existence d'exemples de convergences entre représentants de différents phyla animaux supposerait que la sélection naturelle peut surmonter les contraintes imposées par le plan corporel et pourrait réfuter la contingence radicale de Gould [47]. De tels exemples existent en effet, nous pouvons citer la possession de crocs venimeux pour la capture des proies, morphologie convergente à certains serpents comme les vipères (phylum Chordata) et à plusieurs arthropodes (phylum Arthropoda) comme les veuves noires (araignées du genre *Latrodectus*), le scolopendre géant ou encore les larves du fourmilion *Euroleon nostras* [39]. Les convergences inter-phylétiques n'infirment pas entièrement la thèse de Gould mais la mettent à mal [47].

Finalement Gould conclut son argumentaire avec l'exemple de l'évolution de l'être humain et de la "conscience complexe". Même s'il admet que les

connaissances scientifiques sont aujourd'hui encore limitées, il garantit à son lecteur qu'il est très improbable qu'une créature humanoïde dotée des capacités cognitives que nous possédons évolue à nouveau sur notre planète [10, 18]. Cet argument, comme tous les autres, a été réfuté notamment par Simon Conway Morris, un autre paléontologue américain dans *Showdown On The Burgess Shale* en 1998. Conway Morris affirme alors que l'intelligence n'est pas une capacité propre à l'être humain et qu'au vu de la prévalence de la convergence dans l'histoire de la vie, une autre forme de vie pourrait tout à fait un jour nous égaler [18].

Ce pourrait tout à fait être l'éléphant, un mammifère possédant d'impressionnantes capacités cognitives, parfois étrangement convergentes avec les nôtres. Dans un article publié en 2023, Limor Raviv et ses collègues proposent de considérer les éléphants comme de nouveaux modèles d'auto-domestication [50]. L'hypothèse de l'auto-domestication suggère qu'une espèce peut évoluer vers des traits physiologiques et comportementaux typiques des espèces domestiquées, comme le chien ou le mouton, sans l'intervention d'une autre espèce. Les humains et les bonobos sont actuellement les seules espèces dont l'auto-domestication est avérée. Elles ont en effet évolué pour devenir des espèces sociales, moins agressives et plus coopératives, acquérant dans ce processus des traits particuliers tels qu'un crâne plus petit, des traits enfantins ou encore une phase juvénile prolongée. Les trois espèces actuelles d'éléphants — l'éléphant d'Asie (*Elephas maximus*), l'éléphant de forêt d'Afrique (*Loxodonta cyclotis*) et l'éléphant de savane d'Afrique (*Loxodonta africana*) — vivent dans des groupes sociaux matriarcaux complexes. Ceux-ci sont caractérisés par la parentalité partagée, la protection et le réconfort offerts aux congénères en détresse, y compris à des individus extérieurs au groupe familial, le libre choix des partenaires, ainsi que la coopération dans la réalisation de tâches complexes. Les éléphanteaux, comme les enfants, possèdent une phase juvénile longue et sont fortement dépendants des soins parentaux. Cette caractéristique évolutive donne lieu à de nombreuses opportunités d'apprentissage de connaissances et de comportements complexes, comme la reconnaissance de la nourriture, l'utilisation de leur trompe ou encore l'éducation des petits, des capacités qui ne sont pas innées chez les éléphants. A l'âge adulte, ils gardent un caractère ludique qui tend à contrecarrer les tendances dominantes ou violentes, en favorisant la coopération tout en contribuant à l'enrichissement de leur culture. En effet,

l'agressivité et la violence, intra et inter-spécifique, sont rares chez les éléphants, même chez les mâles en musth<sup>22</sup> qui communiquent alors sur leur état, avertissant les autres individus de ne pas s'engager avec eux lors de cette période où le risque d'agressivité est plus élevé. Il est remarquable de constater que les comportements de violence inhabituelle chez les éléphants sont attribuables au résultat de traumatismes, tels que le braconnage ou le sevrage prématuré [50].

La communication est par ailleurs une capacité saisissante chez les éléphants. Des études ont montré que certains éléphants émettent des cris d'alarmes différents selon la nature du danger rencontré, suscitant des réponses distinctes de la part des congénères. Les trois espèces possèdent un répertoire de vocalisations important et sont capables de combiner plusieurs types de vocalisations dans des ordres différents, indiquant qu'il existe peut-être des règles de communication. Les éléphants utilisent également des signaux visuels, tactiles et chimiques complexes, avec un degré de variation inter-individuelle important, ce qui est généralement considéré comme une caractéristique du langage humain. De plus, ils sont sujets à l'apprentissage vocal, c'est-à-dire qu'ils sont capables d'imiter leurs proches mais aussi des signaux sonores provenant d'autres espèces ou encore des sons artificiels. Les éléphants possèdent en outre des caractéristiques physiologiques associées à des capacités cognitives sociales élevées. Par exemple, ils possèdent des neurones particuliers, appelés neurones de von Economo, associés à la conscience de soi, à la socialité et à l'empathie, similaires à ceux des humains et des bonobos. De plus, le cortisol des éléphants, une hormone associée au stress physique ou émotionnel, est socialement régulé. Cela signifie que leurs niveaux de cortisol augmentent lors de perturbations socio-écologiques, telles que le maintien en captivité ou le décès d'un parent. Il a été démontré que les éléphants peuvent par ailleurs présenter des symptômes associés au syndrome de stress post-traumatique humain, comme des sursauts, de la dépression ou de l'hyper-agressivité à la suite d'un événement traumatisant comme le braconnage [50].

Les hypothèses sur les éléments déclencheurs de leur auto-domestication sont plurielles. Tout d'abord, les éléphants ont peu de prédateurs naturels et ce sont des herbivores généralistes, c'est-à-dire qu'ils se nourrissent de végétaux variés. Cela

---

<sup>22</sup> Période de domination chez les éléphants mâles marquée par une hausse de la testostérone. Les mâles sont plus agressifs et actifs sexuellement pendant cette période.

implique qu'ils peuvent allouer plus de temps et de ressources cognitives à l'exploration, la communication, le jeu et aux interactions sociales de manière générale. Il est également possible que la variabilité de l'abondance des ressources au cours de l'évolution des éléphants ait participé à la réunification périodique de groupes sociaux, permettant l'acquisition de la tolérance et la diminution de l'agressivité entre les individus. Il est intéressant de noter qu'en Inde, des mâles éléphants ont récemment commencé à former des associations stables à long terme dans des environnements où l'humain domine. Ils font alors preuve d'une tolérance inter-individuelle et d'une coopération accrues, et ne restent plus solitaires comme c'est le cas partout ailleurs. L'auto-domestication, qui semblait alors jusque-là réservée aux primates, pourrait s'étendre aujourd'hui aux éléphants. Et ceux-ci pourraient présenter d'autres caractéristiques généralement associées à l'humain, telles que l'évolution culturelle. En effet, les éléphants présentent une conscience de soi, ils connaissent l'empathie et sont peut-être même capables de métacognition, c'est-à-dire de réfléchir à leurs propres pensées. De plus, ils savent utiliser des outils, ce qui représente un autre marqueur de l'évolution culturelle [50]. Gould soutient que la complexité cognitive humaine résulte d'une suite d'événements historiques improbables, rendant peu plausible l'émergence répétée d'une créature similaire. Pourtant, l'exemple des éléphants semble suggérer que des trajectoires évolutives distinctes pourraient tout de même aboutir à des formes d'intelligence complexes, remettant en question l'idée d'une contingence aussi radicale.

## **II. 2. 2. Thèse de la répétabilité robuste**

A l'inverse de la thèse de la contingence radicale, la thèse de la répétabilité robuste soutient que l'évolution des lignées est, au contraire, répétable et prévisible et ce même lorsque les conditions initiales sont différentes. La répétabilité robuste veut que la sélection naturelle soit le principal moteur de la macro-évolution, excédant tous les facteurs stochastiques, tels que les mutations aléatoires ou la dérive génétique, mais aussi les contraintes internes, car ceux-ci compromettraient l'optimisation des êtres vivants dans leur environnement. Les contraintes externes seraient donc plus fortes que les contraintes internes sur plan macro-évolutif. L'argument principal de cette thèse est l'observation de la stabilité du résultat évolutif malgré la diversité des voies qui y ont mené [47]. La "sélection" qui s'est produite au

Cambrien et dont parle Gould serait donc, selon le fervent défenseur de cette thèse, Simon Conway Morris, seulement le fruit d'un échantillonnage par la sélection naturelle des organismes possédant des avantages sélectifs ou n'en possédant pas. Seuls les individus fonctionnellement supérieurs ont pu vivre, se reproduire et étendre leurs lignées, et les autres étaient voués à l'extinction [47].

Ainsi, à l'échelle des temps géologiques, la sélection naturelle aura tendance à produire des formes de vie similaires malgré les contingences historiques. Nous retrouvons ici la description d'une convergence évolutive. C'est en effet le principal argument de cette thèse, la preuve de la répliquabilité de l'histoire de la vie. La convergence évolutive coche toutes les cases de la répétabilité robuste : des lignées éloignées phylogénétiquement convergent en raison d'un régime sélectif partagé (niche écologique) et l'évolution outrepassé les contraintes internes dans le processus de convergence. Par conséquent, l'importante prévalence de la convergence affirme l'hypothèse de la dominance de la sélection naturelle sur les autres processus évolutifs et démontre un certain degré de prévisibilité dans l'histoire de la vie [47]. Nous aborderons le sujet de la prévisibilité de l'évolution plus en détail dans le chapitre III.

Cependant, avec l'avancée des études sur les mécanismes moléculaires et développementaux, de nombreux cas de convergence se révèlent être en réalité des homologies profondes. Prenons l'exemple des appendices des vertébrés, des arthropodes et d'autres bilatériens, comme les pattes, les nageoires ou les pièces buccales des insectes. Bien qu'ils présentent peu de similarités morphologiques, ils ont évolué indépendamment et semblent être de parfaits exemples d'évolution convergente, répondant à des besoins communs comme la locomotion ou l'alimentation. Face à la diversité de leurs formes, nous pourrions supposer que leurs mécanismes de développement sont complètement différents. Cependant, des chercheurs ont mis en évidence des réseaux de développement partagés par de nombreux clades de bilatériens. Par exemple, le gène *Distal-less*, impliqué dans la croissance des appendices chez les arthropodes, a un équivalent chez les vertébrés, le gène *Dlx*, qui code pour une protéine retrouvée dans les bourgeons des membres des poissons et des tétrapodes pendant leur développement embryonnaire. Des gènes équivalents ont été identifiés chez quatre autres phyla animaux. L'hypothèse

d'une apparition indépendante de ces gènes dans chaque lignée étant peu probable, les chercheurs ont conclu à l'existence d'un gène ancestral de croissance des appendices chez l'ancêtre commun des bilatériens, vivant avant le Cambrien [44, 57]. Les exemples d'homologie profonde comme celui-ci semblent plutôt nier la thèse de la répétabilité robuste car les contraintes internes semblent jouer un rôle plus important dans l'évolution convergente que ce que les défenseurs de la répétabilité affirment [47].

### **II. 2. 3. Les deux thèses sont-elles contradictoires ?**

Nous l'avons vu dans la première partie de ce chapitre, la convergence évolutive est certes une preuve du fonctionnement de la sélection naturelle au travers de pressions sélectives spécifiques au milieu de vie des organismes, cette dernière n'est cependant pas la seule responsable de l'établissement de la convergence. Les contraintes fonctionnelles et internes participent fortement à la réduction du nombre de voies évolutives empruntables et donc à la convergence des lignées. Par exemple, il n'existe pas une infinité de morphologies permettant de nager efficacement dans les océans, et il n'existe pas non plus une infinité de voies génétiques possibles permettant aux oiseaux de voir dans l'ultraviolet. De plus, les contraintes externes ne sont pas prédominantes mais seulement plus visibles car ce sont elles qui agissent directement sur l'évolution par le biais de la sélection naturelle. Par exemple, les plantes possédant des fruits charnus ont été avantagées par le biais de la sélection naturelle dans des environnements fermés où la dispersion des graines par le vent était devenue impossible, empêchant leur reproduction. Cet exemple est par ailleurs un formidable exemple de convergence évolutive. En effet, les fruits charnus ont évolué indépendamment dans de très nombreux clades d'angiospermes (plantes à fleurs) mais aussi chez les spermatophytes (plantes à graines), et jusqu'à 95% des espèces ligneuses des forêts tropicales utilisent des fruits pour se reproduire [39]. En résumé, contrairement à ce que nous dit la thèse de la répétabilité robuste, les événements contingents façonnent les voies empruntables par la sélection naturelle et la combinaison de ces processus peut mener des lignées à converger [10].

Reprenons l'exemple qui avait marqué Darwin lors de son tour du monde, la convergence frappante entre la faune australienne et les animaux du reste du monde. L'Australie faisait autrefois partie du supercontinent du Gondwana<sup>23</sup> qui comprenait aussi l'Amérique du Sud, l'Afrique, l'Inde et l'Antarctique et qui a commencé à se fragmenter il y a environ 140 millions d'années au Mésozoïque. Cet isolement géographique a permis aux mammifères marsupiaux de se diversifier indépendamment des mammifères placentaires dans des environnements distincts. Cependant, les pressions sélectives ont conduit ces deux clades de mammifères à développer de manière convergente des adaptations morphologiques et écologiques similaires. Le phalanger du sucre, *Petaurus breviceps*, est un petit mammifère marsupial d'Australie capable d'effectuer des vols en planant. Il ressemble, morphologiquement et écologiquement, très fortement à un écureuil volant (*Glaucomys volans*), un mammifère placentaire, malgré les 160 millions d'années d'évolution les séparant. Ainsi, une contingence initiale a permis la divergence de différentes lignées évolutives qui ont convergé par la suite. Cet exemple montre que la contingence et la sélection naturelle peuvent être des processus complémentaires dans l'établissement de la convergence [39, 40].

De la même manière, les radiations évolutives du Cambrien ont pu se produire en raison de la vacuité des nouvelles niches écologiques complexes et l'absence de compétition pour les ressources a permis à l'évolution d'expérimenter sans contraintes externes dans un premier temps. Néanmoins, ce n'est probablement pas le hasard, comme le suggérait Gould, qui a sélectionné les ancêtres des animaux contemporains, mais plutôt les pressions sélectives qui se sont mises en place face à l'abondance de ces nouvelles formes de vie. Ainsi, contrairement à ce que nous dit la thèse de la contingence radicale, le hasard ne prédomine pas toujours dans l'évolution de la vie.

Pour tester ces hypothèses, il aurait été utile de "rembobiner la cassette de la vie" mais malheureusement cette expérience reste impossible. Pour cette raison, de nombreux chercheurs ont tenté de réaliser cette expérience en laboratoire. Par exemple, certains ont étudié l'évolution répétée d'organismes à développement rapide comme les bactéries, les levures, les virus ou encore les drosophiles. Une des

---

<sup>23</sup> Il représente la partie Sud du supercontinent de la Pangée, fragmentée il y a 200 millions d'années, en deux grandes masses : le Gondwana et le Laurasia (partie Nord).

expériences les plus connues est l'Expérience d'Évolution à Long Terme (LTEE), débutée en 1988 par Richard Lenski et toujours en cours aujourd'hui. Elle étudie l'évolution en temps réel de 12 populations de la bactérie *Escherichia coli* dans des conditions de laboratoire contrôlées. À l'origine, les 12 populations d'*E. coli* étaient identiques puis elles ont évolué indépendamment au fur et à mesure des générations [10, 31]. En 2022, les bactéries avaient atteint leur 75 000<sup>e</sup> génération [8]. Toutes les 500 générations, un échantillon de chaque population est conservé par congélation dans des archives afin de pouvoir être réutilisé dans des expériences parallèles [10, 31]. Ainsi, l'étude principale se concentre sur l'évolution indépendante de populations initialement identiques face à des changements de pressions sélectives dans l'environnement. Secondairement, les archives permettent d'étudier l'évolution de populations présentant des différences initiales lorsqu'elles évoluent dans des environnements identiques.

Les 12 populations initiales évoluent en aérobie sur un substrat limité en glucose qui leur offre d'importantes possibilités d'adaptation. Au bout de plus de 31 000 générations (15 ans), une population a développé la capacité de se développer en aérobie grâce au citrate (bactéries Cit+), un agent chélateur présent dans le milieu, ce qui représente un saut évolutif majeur pour l'espèce<sup>24</sup>. Cette adaptation n'a évolué qu'une seule fois dans toute l'expérience, grâce à une mutation particulière<sup>25</sup>. Des études ultérieures répétant l'expérience ont montré que cette mutation spécifique nécessitait l'apparition au préalable d'autres mutations potentialisant l'effet bénéfique du trait Cit+ [10]. Cet exemple seul corrobore la thèse de Gould sur l'importance des événements contingents dans le processus évolutif. De petites modifications apparemment insignifiantes conduisent à une accumulation de différences et à des résultats évolutifs très disparates [37, 47].

Cependant, d'autres expériences similaires semblent davantage corroborer la thèse contraire. Dans une expérience parallèle à la LTEE, les bactéries ont été placées dans un milieu similaire au milieu initial, à la différence que le glucose a été remplacé par du maltose. Chacune des 12 populations originales du LTEE ont été répliquées

---

<sup>24</sup> Les bactéries *E. coli* sont capables d'utiliser le citrate comme source de carbone en conditions anaérobies, cette nouvelle capacité est donc inédite dans le contexte aérobie seulement.

<sup>25</sup> Cette mutation a permis la duplication d'un gène (*citT*) dont la nouvelle copie a été associée avec une région régulatrice du gène ancestral, modifiant l'expression du transporteur de citrate codé et permettant l'utilisation de celui-ci en présence d'oxygène [31].

trois fois après 2 000 générations et les 36 populations ont évolué en parallèle pendant 1 000 générations. En raison de leurs différences initiales, les clones ont évolué de manières très différentes dans un premier temps puis toutes les populations ont rapidement développé des adaptations afin de pouvoir utiliser le maltose dans leur métabolisme énergétique. Cette expérience n'est pas unique et des résultats similaires ont été observés de nombreuses fois chez différents organismes. Malgré les différences initiales, les organismes convergent en raison de l'adaptation à de nouvelles pressions sélectives. Ces exemples semblent alors affirmer la thèse de la répétabilité robuste [10].

Prises ensemble, ces différentes études montrent la complexité de la relation entre contingence et convergence, chacune des deux visions pouvant être nuancée. Les deux thèses sont contraires mais ne sont pas contradictoires, ce sont des points de vue extrêmes sur l'équilibre entre le hasard et l'inéluctabilité de la vie [47]. L'évolution peut tout à fait être à la fois contingente et déterministe [10]. La nature complexe de la dynamique entre ces deux visions est un sujet qui nécessite encore de nombreuses recherches afin de comprendre comment elles interagissent dans les processus évolutifs [10, 47].

Pour conclure, Stephen Jay Gould lui-même concède qu'il puisse exister un certain degré de prévisibilité dans le monde du vivant. Selon lui, l'apparition de la vie sur des planètes semblables à la Terre semble probable puisque la vie sur Terre est apparue dès que les conditions environnementales l'ont permis. Cependant, la répétition de tout processus évolutif particulier lui semble hautement improbable, car issu d'une longue cascade d'événements contingents et aléatoires [18]. Bien que les contingences jouent un rôle certain dans l'histoire de l'évolution, les nombreux cas de convergence évolutive remettent en question l'hypothèse de l'imprévisibilité absolue des résultats évolutifs, sans pour autant garantir, à l'inverse, la prédictibilité totale de l'évolution.

Ce chapitre nous a permis d'explorer les voies de la convergence, en mettant en lumière comment les forces et contraintes évolutives interagissent pour favoriser l'apparition répétée de caractères similaires au sein de lignées non apparentées. Ces mécanismes témoignent d'une certaine canalisation de l'évolution dans des schémas reproductibles et, dans une certaine mesure, prévisibles. Le phénomène de convergence questionne ainsi la place du hasard dans l'évolution et suggère que la vie tend à exploiter un ensemble limité de solutions viables. C'est dans cette optique que nous allons examiner, dans le chapitre suivant, l'impact de la convergence sur le devenir de la vie, en approfondissant les implications de ce phénomène sur les limites et les perspectives de l'évolution de la vie et de la biodiversité.

## CHAPITRE III. L'IMPACT DE LA CONVERGENCE SUR L'ÉVOLUTION DE LA VIE

Nous avons vu dans le chapitre précédent qu'il existe de nombreuses contraintes à l'évolution. Les variations évolutives sont limitées et la convergence évolutive des êtres vivants en est une preuve. Mais quelles sont les implications de ce phénomène ? Que révèle la convergence évolutive en termes de limites et de perspectives pour l'évolution de la vie, tant sur Terre qu'ailleurs ?

### **III. 1. La convergence est-elle le reflet des limites de l'évolution ?**

La convergence en tant que résultat évolutif soulève des questions quant à son influence sur processus macro-évolutif. Les lignées en évolution sont-elles inévitablement vouées à converger vers des solutions adaptatives similaires ? Quelle est l'ampleur réelle de ce phénomène ? Et quelles en sont les répercussions pour la biodiversité ?

#### **III. 1. 1. L'étendue de la convergence et ses implications sur la limitation des voies évolutives**

La convergence évolutive a longtemps été sous-estimée par les chercheurs et les biologistes [17, 39, 47]. Charles Darwin lui-même ne lui accordait qu'un rôle marginal dans sa théorie de l'évolution, ce qui peut sembler paradoxal étant donné que la convergence illustre de manière remarquable l'action de la sélection naturelle dans la formation répétée de structures similaires. Darwin a reconnu que la convergence évolutive était compatible avec sa théorie, mais en raison de ses convictions sur l'importance de l'ascendance commune dans l'évolution des espèces, il pensait qu'elle ne pouvait se manifester qu'à une échelle très limitée dans le cadre macro-évolutif [47]. Les partisans de la thèse de la contingence radicale, comme Stephen Jay Gould ou le biologiste Stuart Kauffman, accordent également à la convergence un rôle bien moindre qu'aux événements singuliers qui façonnent l'histoire de la vie [30, 71].

De fait, l'histoire de la vie semble avoir été particulièrement contingente, notamment à ses débuts il y a 3,5 milliards d'années. C'est en tout cas ce que pourrait suggérer l'affirmation selon laquelle les premières innovations évolutives

majeures ne seraient apparues qu'une seule fois au cours de l'évolution. En effet, on considère souvent que l'apparition de la vie sur Terre par l'assemblage de quelques molécules organiques simples, l'union entre une bactérie et une archée qui a formé la cellule eucaryote, ou encore l'apparition des plumes chez les dinosaures théropodes, ancêtres des oiseaux, sont des événements singuliers. Ces exemples semblent indiquer que la convergence évolutive n'est pas un principe universel ayant prévalu tout au long de l'histoire évolutive [71].

C'est en partant de ce postulat que Geerat Vermeij (2006) a étudié ces innovations clés et a conclu qu'elles n'étaient pas si singulières que ce que l'on pensait [71]. Il affirme que ces états dérivés sont très probablement apparus indépendamment plusieurs fois au cours de l'évolution en raison de circonstances favorables ou parce qu'ils confèrent des avantages substantiels aux organismes. Il formule alors plusieurs raisons pour lesquelles nous pensons souvent qu'elles sont uniques. Tout d'abord, la plupart se sont produites au début de l'histoire de la vie, or, il est très probable qu'après des milliards d'années, de nombreuses données paléontologiques ne soient plus disponibles, soit parce qu'un taxon convergent éteint n'a pas engendré de descendants vivants à l'heure actuelle, soit parce qu'il ne présentait que peu d'individus et que leurs traces sont rares. De plus, si une structure biologique sensiblement similaire était apparue après son équivalent, elles auraient été en compétition dans leur environnement, et il est probable que la plus ancienne aurait prévalu, étant plus adaptée, façonnée par la sélection naturelle. Et enfin, pour les innovations les plus récentes, il est possible que d'autres taxons soient sur la voie de la convergence mais que nous ne le sachions pas encore. Vermeij écrit que nous avons tendance "à ignorer les expériences ratées [et] les états très similaires ou identiques apparus dans des clades mineurs" [71, p. 1807].

Ainsi, une origine unique de la vie semble improbable puisque les expériences ont montré que les molécules ont tendance à s'auto-organiser dans les conditions biochimiques qui régnaient sur Terre il y a 3,5 milliards d'années. Il est possible que des symbioses analogues à celle qui a permis la création de la cellule eucaryote se soient produites à partir d'une diversité de bactéries et d'archées biochimiquement similaires, et que ce soit simplement celle-ci qui ait été la plus réussie parce qu'affinée par la sélection naturelle. Enfin, des couvertures corporelles ayant des

fonctions isolantes et sexuelles similaires aux plumes sont apparues chez les mammifères et les insectes. Il semblerait donc finalement que la convergence évolutive ait été omniprésente depuis la création de la vie [71].

Pour visualiser l'étendue de la convergence dans le monde vivant, McGhee (2011) nous invite à faire un exercice théorique en recherchant les rôles écologiques les plus étranges que l'on puisse trouver, ceux pour lesquels nous sommes certains qu'une seule espèce aurait pu emprunter ce chemin évolutif, et il nous affirme que nous serions surpris de constater que de multiples espèces ont en fait convergé sur cette voie [39]. Beaucoup d'entre nous pourraient penser qu'un savoir-faire tel que l'agriculture ne peut qu'être un trait comportemental unique à l'espèce humaine. Pourtant, les arthropodes ont effectué la transition de chasseurs-cueilleurs à agriculteurs bien avant *Homo sapiens*. Pas moins de neuf lignées d'hexapodes ont acquis indépendamment la capacité à cultiver des champignons (fourmis, termites et coléoptères) et plusieurs espèces de fourmis sont même capables de pratiquer l'élevage.

Le comportement agricole est extrêmement complexe, il nécessite de maîtriser un ensemble d'étapes, telles que la préparation du substrat, la plantation, la surveillance, le désherbage, l'utilisation de pesticides et la récolte, ce qui exige une importante quantité de main-d'œuvre travaillant de manière coordonnée. Parmi ces insectes, les fourmis et les termites ont également acquis les comportements nécessaires à la fabrication de chambres agricoles chaudes et humides pour héberger leurs champignonnières. Le comportement de construction, par ailleurs lui aussi convergent, est véritablement impressionnant chez ces animaux. Les termitières sont des constructions de terre ingénieuses qui comportent des systèmes de ventilation, de thermorégulation et de régulation hygrométrique sophistiqués, permettant de faire circuler l'air dans les multiples chambres qui les composent. Ces constructions leur permettent de garder certaines pièces chaudes et humides et d'autres plus fraîches, tout en leur permettant de se protéger de la pluie et du soleil grâce à leurs toits inclinés ou leurs dalles exposées nord-sud. [39].

Dans le domaine de l'agriculture, les fourmis possèdent un répertoire comportemental très élaboré, ayant développé des systèmes agricoles de plus en

plus sophistiqués au cours de leur évolution. La plupart des insectes agriculteurs utilisent les champignons pour les aider à digérer la cellulose des débris végétaux dont ils se nourrissent, mais certaines fourmis ont développé une agriculture bien plus avancée en cultivant elles-mêmes leur propre source de nourriture. En effet, certaines espèces fongiques cultivées par les fourmis (par exemple *Leucoagaricus gongylophorus*) ont évolué pour produire des gongylidia, des hyphes hypertrophiés et nutritifs que les fourmis récoltent pour se nourrir. Ces champignons ont subi un phénomène de domestication et ne sont plus capables de se développer sans les soins apportés par les agricultrices. Plus encore, certaines fourmis ont acquis la capacité de couper et transformer des feuilles fraîches afin de fournir un substrat de meilleure qualité à leurs champignons (espèces des genres *Atta* et *Acromyrmex*). Écologiquement, une fourmilière de fourmis coupeuses de feuilles est convergente avec un grand mammifère herbivore, tel qu'un éléphant ou un bison, que ce soit en ce qui concerne la quantité de matière végétale consommée, leur impact sur les écosystèmes ou leur durée de vie. Enfin, les fourmis ont développé de manière convergente des solutions de lutte biologique contre les ravageurs, en utilisant des associations avec des bactéries antiparasitaires et antibiotiques, telles que *Streptomyces*. Ainsi, peut-être que l'agriculture des fourmis pourrait fournir des modèles écologiques applicables à l'agriculture humaine, qui lui est convergente [39].

En plus des champignons, certaines fourmis ont réussi à domestiquer d'autres insectes comme les pucerons, les cochenilles ou les cicadelles (par exemple la fourmi *Lasius fuliginosus* et le puceron *Stomaphis quercus*). Les pucerons sont des herbivores se nourrissant de la sève des plantes riche en sucre, dont ils excrètent l'excès absorbé sous forme de miellat, que les fourmis récoltent pour se nourrir. Les pucerons prospèrent plus rapidement et produisent beaucoup plus de miellat lorsque les fourmis en prennent soin et les défendent contre les prédateurs. Certaines fourmis construisent des abris protecteurs pour leurs troupeaux d'insectes, d'autres les abritent dans leur fourmilière et les conduisent au pâturage pendant la journée, et d'autres encore les déplacent de temps en temps vers des pâtures plus riches. De plus, lorsqu'elles se nourrissent, les fourmis éleveuses manipulent les pucerons pour les encourager à excréter plus de miellat comme le ferait un éleveur humain avec ses vaches. Étant donné que les fourmis ont domestiqué les pucerons 30 millions

d'années avant l'existence des humains, nous pouvons dire que l'élevage laitier humain a convergé de manière saisissante vers le comportement d'élevage de pucerons des fourmis [39].

Nous pouvons convenir qu'il est véritablement remarquable de constater que le phénomène de convergence se manifeste partout, y compris dans des contextes où nous ne l'avions pas soupçonné. Pourtant, est-ce que de longues listes d'exemples sont suffisantes pour valider l'ubiquité de la convergence évolutive [65] ? Certains chercheurs ont essayé de quantifier la prévalence du phénomène grâce à des approches comparatives phylogénétiques ou génomiques. Ces méthodes sont applicables à tous les taxons dont les données phylogénétiques, phénotypiques et génotypiques sont suffisantes [35].

Dans un article publié en 2016, Speed et Arbuckle ont listé différentes méthodes de quantification de la convergence évolutive retrouvées dans la littérature [63]. Dans une première partie, ils mentionnent les nombreuses techniques visant à mesurer la fréquence de la convergence. Parmi celles-ci, nous mentionnerons la méthode de contraste de distance par paire (*pairwise distance-contrast method*) de Muschick et al. (2012) basée sur l'idée que la différence phénotypique entre deux taxons convergents sera moindre par rapport à la distance phylogénétique qui les sépare. Ainsi, en mesurant les distances phylogénétique et phénotypique entre deux taxons à étudier et en plaçant les résultats sur un graphique, nous pouvons rapidement visualiser si ceux-ci sont convergents ou non (Figure 16) [41, 63].

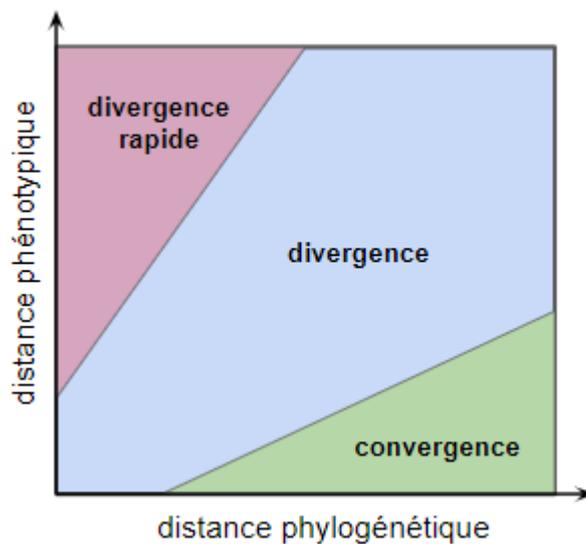


Figure 16. Représentation graphique de la méthode de contraste de distance par paire de Muschick et al. (2012). Les taxons séparés par une grande distance phylogénétique mais présentant des similarités phénotypiques se situent dans la région verte du graphique et peuvent donc être classés comme convergents. Adapté de [63]. Sous licence CC BY 4.0.

Muschick et al. ont appliqué cette méthode à l'étude de la convergence chez 71 espèces de poissons cichlidés du lac Tanganyika en Afrique de l'Est [41, 63]. Les poissons cichlidés sont une famille fascinante de poissons d'eau douce, très étudiés pour leur grande diversité de formes, de tailles et de comportements. Ils sont capables d'évoluer rapidement en réponse à des changements de pressions sélectives, ce qui en fait de bons sujets d'étude des processus d'adaptation et de diversification dans les environnements aquatiques. Cette famille compte de nombreuses espèces et de nombreux cas de convergence, parfois évoluant dans le même milieu, comme dans le lac Tanganyika. Les chercheurs ont donc représenté les distances phylogénétique et phénotypique séparant chaque paire des 71 espèces étudiées dans le graphique précédent et ont comparé les résultats à ceux de modèles de référence. Leur outil identifie un phénomène convergent chez environ 130 paires d'espèces, ce qui est cinq fois plus élevé que ce que prédisent les modèles. Ainsi, ils ont développé une méthode statistique puissante pour calculer la fréquence réelle de la convergence dans les populations naturelles. De plus, cette méthode peut être utilisée pour explorer comment différents facteurs environnementaux ou écologiques influencent la convergence évolutive [41].

Dans un second temps, Speed et Arbuckle (2016) présentent les méthodes de mesure de la force de la convergence [63]. Par exemple, Stayton (2014) a imaginé l'indice C1 qui compare la similarité phénotypique entre des taxons prétendument convergents à la similarité entre leurs ancêtres communs respectifs, sur la base de caractères morphologiques représentatifs. Ainsi, C1 reflète l'augmentation de similarité qui se produit entre les lignées convergentes. Cet indice de force se calcule comme ceci :

$$C1 = 1 - \frac{D_{tip}}{D_{max}}$$

avec  $D_{tip}$  la distance phénotypique entre les taxons supposément convergents et  $D_{max}$  la distance phénotypique maximale entre n'importe quelle paire d'ancêtre [63, 64, 65]. Ces calculs visent à classer les différents traits convergents en fonction de la force de la similarité qu'ils génèrent. En effet, les taxons convergents présentent, certes, une similarité phénotypique mais celle-ci peut être pondérée. S'ils ne se ressemblent pas beaucoup phénotypiquement ou qu'ils proviennent de lignées présentant une gamme de phénotypes plus étroite, alors l'indice C1 sera plus faible et nous dirons que la convergence est moins forte [63]. Stayton a utilisé son indice C1 pour comparer l'évolution convergente des représentants des différents écomorphes des lézards du genre *Anolis* des Grandes Antilles. Les anoles, tout comme les cichlidés, sont un cas reconnu et très étudié de convergence morphologique et écologique. Ses résultats montrent une forte convergence entre les représentants de l'écomorphe *crown-giant*<sup>26</sup> et une convergence plus faible pour les lézards de l'écomorphe *trunk-ground*<sup>27</sup> [64]. Bien que Stayton ne conclue pas lui-même sur ces différences, ses résultats suggèrent que les conditions écologiques dans lesquelles ont évolué les lézards de l'écomorphe *crown-giant* favorisent des adaptations convergentes marquées ; et que, au contraire, les pressions environnementales subies par les anoles *trunk-ground* étaient moins homogènes ou que leurs réponses évolutives étaient plus variables. L'indice C1 permet une évaluation quantitative de la force de la convergence, il permet d'aider à identifier les environnements où la convergence est particulièrement forte, mettant en lumière les

---

<sup>26</sup> Caractérisé par des individus de grande taille vivant dans la canopée et se nourrissent de proies diverses et de fruits.

<sup>27</sup> Caractérisé par des individus bruns et trapus, aux longues pattes, se perchent sur les troncs inférieurs des arbres ou les rochers et se nourrissent d'insectes et parfois de petits lézards.

processus évolutifs et les facteurs environnementaux influençant le phénomène d'évolution convergente.

L'ensemble de ces études semble faire état d'une prévalence de la convergence bien plus élevée que ce qui était admis par les biologistes auparavant ou que ce à quoi on pourrait s'attendre par hasard. Nous l'avons vu dans le chapitre précédent, l'évolution convergente est la preuve directe de l'existence de contraintes évolutives. Alors, si la convergence est aussi prédominante que ce que les études ci-dessus le laissent penser, cela pourrait signifier qu'il n'existe qu'un nombre restreint de voies évolutives disponibles [39].

Une autre approche consiste à utiliser la génomique, avec pour objectif de quantifier la réutilisation des mêmes gènes chez les taxons convergents. Conte et al. (2012) ont cherché à évaluer cette probabilité dans des populations naturelles en examinant des publications sur la génétique sous-tendant des évolutions phénotypiques répétées [16]. A l'aide de mesures statistiques, ils ont pu calculer la fréquence d'utilisation de ces gènes chez les différents représentants de taxons convergents. Ainsi, ils ont estimé la probabilité de réutilisation des mêmes gènes dans le cas de la convergence phénotypique entre 0,24 et 0,51 selon les méthodes utilisées [16, 66]. A partir de ces probabilités, les auteurs proposent un calcul du nombre effectif de gènes utilisés par les organismes lorsqu'ils s'adaptent à des pressions sélectives similaires. Si deux populations évoluant indépendamment possèdent  $n$  gènes caractérisant un phénotype, la probabilité qu'une mutation apparaisse et se fixe sur le même gène dans les deux populations est de  $1/n$ . Ainsi, si la probabilité de réutilisation des gènes est de 0,24 ou 0,51, alors le nombre effectif de gènes sera de  $1/0,24 = 4,2$  ou  $1/0,51 = 2,0$ . Autrement dit, les populations ne peuvent utiliser que 2 à 4 gènes différents pour modifier un phénotype. Ce calcul très simplifié nous permet de visualiser que le nombre de chemins adaptatifs génétiques empruntables par les organismes est très faible [16, 39].

Enfin, les études expérimentales telles que le LTEE dont nous avons parlé dans le chapitre précédent sont aussi prometteuses puisque les temps de génération courts et les grandes populations permettent une évolution rapide des organismes. Les

phénotypes sont ensuite mesurés et les innovations génétiques associées sont recherchées [63].

Les études génomiques sont un bon outil pour identifier les gènes à l'origine de la convergence phénotypique, cependant ces études présentent plusieurs limites. Tout d'abord, les informations sur les génotypes ne sont pas toujours disponibles, et en particulier sur les effets pléiotropes des gènes. Des expériences fonctionnelles pour déterminer l'action des gènes étudiés sur les différents caractères phénotypiques peuvent être nécessaires. De plus, ces études se concentrent sur les cas où les mêmes gènes sous-tendent une évolution convergente, ce qui est finalement assez rare [16]. Néanmoins, malgré les biais et les obstacles qui limitent la portée de ces études, elles sont fondamentales pour la compréhension du phénomène de convergence [63].

En définitive, la convergence n'est pas un phénomène rare, il semble même que ce soit une trajectoire fréquente pour les lignées en évolution. Tristan Stayton (2015) corrobore ce propos puisque, selon lui, les taxons en évolution finissent inévitablement par ressembler à leurs parents éloignés [65]. Ainsi, les êtres vivants semblent toujours converger vers les mêmes solutions adaptatives, qui leur procurent une fitness idéale dans un environnement donné, preuve que le nombre de voies évolutives empruntables par la vie est limité. Cette réflexion pourrait nous mener à penser que la diversité des formes de vie en sera nécessairement réduite. Mais est-ce vraiment le cas ?

### **III. 1. 2. Le paradoxe évolutif entre convergence et diversification**

Nous avons mentionné que de nombreuses innovations évolutives supposément singulières pourraient en réalité être convergentes. De plus, nous savons que les innovations clés peuvent engendrer des radiations évolutives, étendre le morphi-espace d'une ou plusieurs dimensions et participer grandement au phénomène de spéciation [28]. Le caractère convergent de ces acquisitions évolutives n'atténue pas la richesse de la diversification qu'elles engendrent [1].

Weber et Agrawal (2014) ont étudié l'apparition convergente des nectaires extrafloraux, des glandes sécrétrices de nectar situées sur la partie végétative des

plantes qui ont pour fonction d'attirer et nourrir des arthropodes bénéfiques [74]. Ce mécanisme de défense des plantes par attraction des ennemis de leurs prédateurs (herbivores et agents pathogènes) a évolué indépendamment des centaines de fois chez les plantes vasculaires (nous les retrouvons par exemple sur le griottier *Prunus cerasus* ou le lilas commun *Syringa vulgaris*). Les résultats de leur étude montrent que les taux de diversification nette (spéciation moins extinction) sont deux fois plus élevés dans les familles de plantes comportant des espèces ayant développé des nectaires extrafloraux, par rapport à celles ne comportant que des espèces ne possédant pas ces structures. De plus, les clades contenant des plantes avec nectaires extrafloraux ne sont pas plus anciens, ce qui suggère que leur diversification accrue n'est pas liée à une période d'évolution plus longue qui aurait permis l'accumulation de spéciations [74]. Ainsi, cette innovation évolutive majeure a permis aux plantes d'accroître leurs possibilités de former des associations mutualistes et d'accéder à des niches écologiques auparavant inaccessibles. Étonnamment, il a été démontré que la convergence des insectes vers une stratégie alimentaire herbivore est également associée à des taux de diversification élevés [1].

Une manière de comprendre comment convergence évolutive et diversification peuvent fonctionner ensemble peut être d'observer le phénomène de radiation évolutive [34]. Il y a 66 millions d'années, à la fin du Crétacé, a eu lieu la grande extinction qui a marqué la disparition des dinosaures non aviens et qui a permis l'avènement des mammifères. Nous pourrions imaginer que les écosystèmes dominés par les dinosaures étaient très différents de ceux que l'on connaît aujourd'hui. Cependant, George McGhee (2011) a recensé pas moins de 19 rôles écologiques occupés par les animaux du Mésozoïque qui ont été remplis de manière convergente par les mammifères au Cénozoïque. Les rhinocéros, par exemple, ont remplacé les tricératops dans le rôle des grands herbivores à cornes pâurant dans les plaines humides, et les paresseux terrestres géants, disparus aujourd'hui, ont remplacé les thérizosaures dans le rôle des frugivores terrestres géants. Ceux-ci présentent des ressemblances morphologiques frappantes mais d'autres, comme les prédateurs dinosaures, tous bipèdes, ne ressemblaient en rien à leurs équivalents écologiques d'aujourd'hui. Les coelophysis, par exemple, étaient des petits prédateurs chassant à l'embuscade comme le font les chats sauvages [39]. Alors que les mammifères convergeaient vers un ensemble de rôles écologiques similaires

à ceux des dinosaures, recréant ainsi un écosystème très semblable, ils connaissaient en même temps une diversification importante, remplissant des niches écologiques auxquelles ils n'avaient jamais eu accès auparavant.

En outre, plusieurs études ont suggéré que des radiations évolutives entières peuvent évoluer de manière convergente lorsqu'elles se diversifient dans des environnements similaires. Il existe plusieurs exemples très étudiés de ces radiations convergentes itératives, se produisant lorsqu'une population a été isolée dans plusieurs environnements similaires mais géographiquement distincts comme des îles ou des lacs [34]. L'adaptation convergente de ces populations à des niches trophiques similaires peut favoriser la spéciation par sélection divergente au sein d'une même lignée [2]. Parmi ces exemples, nous pouvons citer les poissons cichlidés des lacs d'Afrique de l'Est et les lézards *Anolis* des îles des Caraïbes que nous avons déjà mentionnés, mais aussi les lobélioïdes hawaïens (Lobelioideae), des plantes à fleurs de la famille des campanules [34]. Ces plantes sont la plus grande radiation végétale des îles hawaïennes, comprenant 126 espèces remarquables par leur diversité d'habitats, de formes de croissance et de méthodes de pollinisation et de dispersion des graines [24, 25]. Plusieurs de ces caractères ont évolué indépendamment plusieurs fois après la colonisation des îles. Par exemple, dans les sous-étages forestiers humides, quatre lignées de lobélioïdes ont développé indépendamment la capacité à produire des fruits charnus, leur permettant de disperser leur graines grâce aux oiseaux frugivores, ne pouvant pas dépendre du vent pour accomplir cette tâche. De la même manière, les inflorescences axillaires, regroupements de fleurs se développant à l'endroit d'insertion des feuilles, ont évolué au moins quatre fois indépendamment. Ce type de floraison permet à la plante de produire plusieurs inflorescences simultanément et celles-ci sont plus accessibles aux pollinisateurs, facilitant sa reproduction [25]. Ces exemples illustrent comment l'évolution peut simultanément façonner des traits adaptatifs convergents et conduire à une diversification impressionnante des espèces au sein de radiations évolutives répétées.

Ainsi, évolution convergente et diversification ne semblent pas être mutuellement exclusives. Par ailleurs, Wim Hordijk (2016) nous fait remarquer très justement que le paysage adaptatif (tout comme le morpho-espace de McGhee)

n'est pas figé, ni dans le temps ni dans l'espace [28]. Les formes qui sont possibles et fonctionnelles le sont dans leur environnement spécifique, elles pourraient ne pas l'être à un autre moment ou un autre endroit. Des modifications de l'environnement ou la co-évolution d'autres organismes peuvent modifier le paysage adaptatif. La solution idéale à un problème écologique donné s'en trouvera alors probablement différente, entraînant un virage dans la trajectoire évolutive des lignées et une diversification dans leur convergence vers cette nouvelle solution [17, 28].

Pour conclure, les études mentionnées précédemment offrent des perspectives prometteuses quant à la découverte des mécanismes de l'évolution convergente et la quantification de sa prévalence. Ces travaux sont essentiels pour comprendre le rôle des contraintes et de la sélection naturelle dans la génération de la diversité écologique [2]. Le phénomène de convergence évolutive n'est pas incompatible avec l'expansion de la biodiversité. S'il existe des limites à l'évolution, il semble prématuré pour les auteurs de conclure sur le rôle de la convergence évolutive dans l'établissement de celles-ci [65]. Toutefois, pour Conway Morris (2003), les caractères convergents reflètent ces limites, puisque chaque fois que l'évolution atteint son seuil maximal d'adaptation, le même résultat optimal réapparaît indépendamment à plusieurs reprises [17].

### **III. 2. La convergence : une clé pour prédire l'évolution ?**

Les études sur la convergence présentent un grand intérêt pour l'analyse des mécanismes évolutifs, notamment parce que l'évolution répétée de phénotypes similaires offre l'opportunité rare en biologie d'étudier des occurrences indépendantes et pouvant être statistiquement significatives [35]. De cette manière, même s'il est impossible de réaliser l'expérience de Gould consistant à rembobiner la bande de la vie, la convergence nous offre la possibilité d'étudier les résultats évolutifs de la nature comme s'il s'agissait de répétitions naturelles [10]. Si les événements, mêmes rares, s'avèrent être convergents et reproductibles, l'histoire de la vie pourrait être prévisible à tous les niveaux biologiques, depuis l'échelle moléculaire jusqu'aux rôles écologiques [71]. Ainsi, connaître les mécanismes

convergenents qui limitent le nombre de solutions idéales à un problème écologique donné pourrait permettre de prédire l'évolution de la vie sur Terre [10, 16].

### III. 2. 1. Prédiction de l'évolution à travers la convergence

“Si l'évolution n'est pas inévitable, elle est au moins hautement prévisible” [17, chap. 6, p.145]. Cette phrase qu'a écrit Simon Conway Morris dans son livre *Life's Solution: Inevitable Humans in a Lonely Universe* (2003) souligne une des idées centrales qui émergent des études sur la convergence évolutive. De fait, l'étendue de la convergence à travers le monde vivant a mené de nombreux biologistes évolutionnistes comme Conway Morris à suggérer que l'évolution pourrait être prévisible [10].

Ils s'appuient sur plusieurs arguments dont le premier est qu'il n'existe qu'un nombre limité de phénotypes optimaux et de trajectoires évolutives y conduisant dans un environnement donné, ce qui les rend théoriquement prévisibles (un principe également valable en génétique) [10, 39]. Pour paraphraser George McGhee (2011), si l'effectif total de solutions optimales était infini, aucun organisme vivant ne serait morphologiquement, fonctionnellement ou écologiquement similaire à un autre [39]. Cependant, ce n'est pas le cas, puisque, comme nous l'avons amplement souligné, la convergence évolutive est un phénomène bien réel et même largement répandu. Plus encore, McGhee et Conway Morris s'accordent à dire que la convergence est la norme sur Terre, omniprésente à tous les niveaux biologiques [17, 39].

Etant donné que la convergence est le reflet direct des contraintes imposées à l'évolution, si nous parvenons à comprendre ces contraintes et supposons qu'elles seront toujours applicables à l'avenir, nous pourrions en principe prédire la trajectoire de l'évolution [39, 68]. Car si ces contraintes sont universelles et intemporelles, des interactions biologiques et des résultats similaires devraient apparaître partout où les conditions y sont propices, sur Terre mais aussi ailleurs [17, 71]. Thomas et Reif écrivaient à ce sujet en 1993, qu'avec “suffisamment de temps et un nombre extrêmement important d'expériences évolutives”, les organismes découvriront inévitablement les “bonnes conceptions”, celles sont viables et réalisables dans la limite des “matériaux disponibles”, et dont les caractéristiques sont en principe prévisibles [68, p. 342].

Les plantes réalisent leur photosynthèse depuis 1,5 milliard d'années grâce à leurs chloroplastes, des organites<sup>28</sup> issus d'une endosymbiose avec une bactérie photosynthétique. Le processus ancestral est appelé photosynthèse C3 et permet à la plante d'utiliser le dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) présent dans l'air pour produire l'énergie nécessaire à son fonctionnement, libérant au passage du dioxygène (O<sub>2</sub>) comme sous-produit. Cette voie métabolique utilise une enzyme appelée Rubisco, qui est également capable de fixer l'O<sub>2</sub>. Ainsi, lorsque les teneurs atmosphériques sont plus élevées en O<sub>2</sub> qu'en CO<sub>2</sub>, la plante métabolise l'oxygène dans un processus de photorespiration, limitant l'efficacité de la photosynthèse. Il y a 30 à 50 millions d'années, les niveaux de dioxygène ont atteint une concentration telle que certaines plantes ont développé une nouvelle voie photosynthétique C4. Celle-ci leur permet de réduire la photorespiration par concentration du CO<sub>2</sub> autour de Rubisco afin de limiter la fixation concurrente de l'O<sub>2</sub>. Ce type de photosynthèse a évolué de façon convergente pas moins de 33 fois chez les angiospermes (plantes à fleurs). Les plantes C4 représentent seulement 3% de toutes les espèces d'angiospermes mais 30% de la productivité primaire terrestre<sup>29</sup> mondiale et jusqu'à 80% dans certains écosystèmes tropicaux où elles prédominent dans les prairies. Les plantes sont contraintes à utiliser une voie photosynthétique ou l'autre préférentiellement en fonction des conditions environnementales dans lesquelles elles évoluent. Aujourd'hui, prédire l'évolution des plantes vers l'une de ces deux voies métaboliques dans un futur proche revient à prédire l'évolution de l'impact des activités humaines sur l'environnement. En effet, l'augmentation des teneurs atmosphériques en CO<sub>2</sub> dues, entre autres, aux industries pourrait favoriser la photosynthèse C3, mais d'un autre côté l'augmentation globale des températures, l'accroissement des conditions arides et l'appauvrissement des sols pourraient donner l'avantage aux plantes C4 qui y sont plus adaptées [39].

La convergence généralisée à grande échelle entre des biotes entiers présents dans des communautés écologiques similaires montre comment l'évolution peut façonner de manière répétée et prévisible la diversification macro-évolutive [35]. Le cas des lézards du genre *Anolis* a révélé que le taux de diversification d'une espèce colonisant une île pourrait être prédit à partir de la taille de l'île, de la

---

<sup>28</sup> Compartiments cellulaires spécialisés assurant une fonction déterminée dans la cellule.

<sup>29</sup> Quantité totale de biomasse végétale produite dans un écosystème donné.

richesse en espèces déjà présentes et de l'ancienneté de la colonisation [34, 49]. En effet, les auteurs ont pu montrer que la diversification des anoles dans les quatre plus grandes îles des Antilles (Cuba, Haïti, Jamaïque et Porto Rico) suivait un schéma toujours similaire. Les radiations évolutives montrent une diversification rapide initiale suivie d'une stabilisation en raison de l'augmentation des interactions interspécifiques, le niveau de stabilisation étant notamment dépendant de la taille de l'île [49]. Des études similaires chez les poissons cichlidés ont montré qu'il est possible de prédire si une espèce colonisatrice réussira ou non à s'implanter dans un nouvel environnement. Cela nécessite une connaissance précise des traits intrinsèques de l'espèce ainsi que des opportunités écologiques offertes par le nouvel habitat. L'analyse conjointe de ces informations permet de prédire si l'espèce est en capacité de coloniser l'espace disponible [34, 72]. Ces poissons sont, par exemple, plus susceptibles de subir une radiation évolutive dans des lacs profonds ou ensoleillés. D'autre part, la sélection sexuelle<sup>30</sup>, notamment au travers du dichromatisme sexuel<sup>31</sup>, semble être un facteur très important de diversification chez ces espèces. Cela explique la variété de couleurs, de formes, de parades nuptiales et de préférences reproductives de celles-ci [72]. Ainsi, si nous connaissons la nature des contraintes évolutives, intrinsèques et extrinsèques, que subissent les organismes, nous pouvons dans une certaine mesure prédire l'adaptation et la prolifération des espèces dans le cadre macro-évolutif grâce au phénomène de conservation des niches écologiques [17, 34].

Winemiller et al. (2015) ont repensé le concept du tableau périodique des niches écologiques dont nous parlions dans le chapitre précédent pour tenter de produire des systèmes de classification de niche efficaces et objectifs à partir desquels l'évolution des écosystèmes pourrait être prédite [76]. Leur méthode repose sur l'acquisition de données sur les caractéristiques fonctionnelles et les performances des organismes dans cinq dimensions fondamentales caractérisant un écosystème : l'utilisation de l'habitat, la stratégie d'histoire de vie, le type trophique, la défense et le métabolisme. L'utilisation de cinq dimensions permet d'améliorer les capacités prédictives de la méthode du tableau périodique. Pour illustrer leur approche, ils ont analysé un ensemble de données issues de 56 espèces de

---

<sup>30</sup> Mécanisme de la sélection naturelle qui favorise des traits qui rendent un individu plus attractif aux yeux de l'autre sexe, augmentant ses chances de se reproduire.

<sup>31</sup> Différence de coloration entre les individus de sexe différent d'une même espèce.

poissons d'eau douce tropicaux vivants dans des ruisseaux inondant les Llanos (plaine s'étendant du Venezuela à la Colombie). L'analyse a traité 38 traits liés à la fonction et la performance chez ces poissons. Les auteurs proposent deux systèmes de classification des niches écologiques : une catégorisation en fonction de caractéristiques discrètes et une classification continue sous forme de gradient. La première est utile pour identifier les groupes fonctionnels, les cas de convergence et les niches vacantes et la seconde permet l'étude des variations spatiales ou temporelles au sein des écosystèmes, visant à prédire l'évolution des espèces, leur probabilité de succès en termes d'invasion, ou d'échec et d'extinction [76].

L'analyse discrète se présente sous forme d'un dendrogramme (Figure 17.a) qui comporte 1 440 nœuds terminaux ou niches écologiques potentielles dont seulement 50 sont occupées et certaines par plusieurs espèces. Par exemple, les poissons *Ctenobrycon spilurus* et *Pyrrhulina lugubris* occupent une niche commune décrite dans les cinq dimensions de la manière suivante : omnivorie, mouvements rapides et réguliers, dépense énergétique élevée, faible stockage d'énergie et stratégie opportuniste, ils sont donc fortement convergents écologiquement. La plupart des autres combinaisons sont soit non viables, soit vacantes, peut-être en raison de contingences évolutives : aucune espèce n'a évolué pour remplir cette niche écologique ou aucune n'a encore colonisé la région.

L'analyse continue se présente sous la forme d'un espace à deux dimensions (Figure 17.b) dont les axes sont des représentations des caractéristiques qui diffèrent le plus au sein de la communauté étudiée : le premier est un gradient de comportements et de stratégies d'adaptation à leur environnement, et le second est un gradient d'habitudes alimentaires et de stratégies de survie. Identifier les principaux gradients écologiques est particulièrement intéressant pour comprendre la répartition des espèces au sein de leur écosystème et leurs interactions, comme la compétition ou la prédation. Cela permet de prédire comment les espèces pourraient réagir aux changements environnementaux en fonction de leur résilience. Par exemple, les poissons de fond spécialisés peuvent être plus vulnérables aux perturbations de leur habitat que les espèces opportunistes comme certains petits poissons filtrants. Ces gradients pourraient également permettre d'anticiper les trajectoires évolutives des espèces en identifiant les traits fonctionnels favorisés sous certaines pressions

sélectives, comme la prédation par exemple, qui sont susceptibles d'évoluer de manière convergente selon les opportunités écologiques [76].

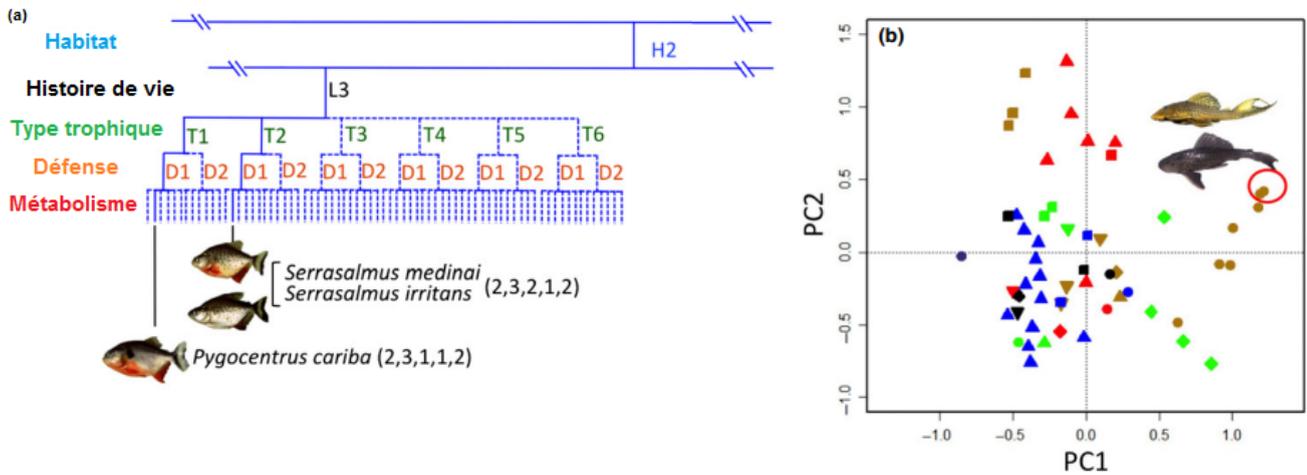


Figure 17. Systèmes de classification des niches de Winemiller et al. (2015). (a) Extrait du dendrogramme classant les espèces dans les cinq catégories de niches. Une niche est occupée par deux espèces, une autre par une seule espèce, et la plupart des combinaisons de traits potentiels ne sont pas observées dans la nature. (b) Représentation des espèces dans l'espace à deux dimensions des comportements et stratégies d'adaptation, et des habitudes alimentaires et stratégies de survie. Chaque symbole représente une famille de poissons. Le cercle rouge montre l'emplacement de deux poissons envahissants du sud États-Unis et du Mexique. Adapté de [76]. Sous licence CC BY 4.0.

Les études précédentes corroborent les propos de Conway Morris et des auteurs qui partagent sa vision déterministe de l'évolution et qui n'accordent aux contingences de l'histoire qu'un rôle modeste dans le processus évolutif [10, 17]. Nous nous trouvons ainsi à nouveau au cœur du débat entre contingence et répétabilité dans lequel les partisans de la contingence radicale ne peuvent imaginer un monde où l'évolution des organismes serait prévisible [10, 39, 71]. Le biologiste Stuart Kauffman (2008), entre autres, partage la vision des contingences de Stephen Gould qu'il qualifie de "créativité de l'univers" qu'il est impossible de prédire [30]. La conclusion à ce débat est sûrement qu'il est possible de prédire certains aspects généraux du futur de l'évolution mais qu'il reste des événements qu'aucun programme ou qu'aucune théorie ne serait capable de prévoir. Il existe des règles générales à l'organisation des systèmes vivants qu'il est impossible de transgresser et qui, par conséquent, rendent une partie de la trajectoire évolutive prévisible. Mais

l'évolution d'une lignée en particulier dépend de conditions initiales et de multiples changements aléatoires dans la direction de sa trajectoire qui s'accumulent et rendent le résultat davantage imprévisible [10, 20, 28, 68].

En somme, les résultats évolutifs peuvent être en partie prévisibles si l'on comprend les lois de la biologie et les contraintes qui s'appliquent à l'évolution, mais ces règles immuables ne le sont en réalité que sur Terre. Quoi qu'il en soit, nous ne pouvons pas affirmer avec certitude qu'elles seront similaires ailleurs dans l'univers [39]. Ou peut-être le pouvons-nous ?

### **III. 2. 2. Convergence évolutive et vie extraterrestre : réinventer les possibles**

La question de savoir si nous sommes les seuls êtres vivants à être conscients de notre existence a donné matière à réfléchir à de nombreux auteurs, chercheurs et évolutionnistes [17, 39]. Le point de vue des biologistes évolutionnistes sur l'astrobiologie<sup>32</sup> et la recherche de formes de vie extraterrestres intelligentes semble être encore une fois partagé [14]. Certains pensent que, malgré la possibilité qu'il puisse y avoir d'autres planètes hébergeant la vie, aucune forme de vie ne pourrait ressembler à ce que l'on connaît sur Terre [14, 18, 59]. D'autres sont beaucoup plus confiants dans l'idée que ces formes de vie nous seront familières, et en particulier que celles dotées de capacités cognitives élevées ressembleront à des humains [17, 18].

George McGhee, lorsqu'il imagine à quoi ressemblerait une vie extraterrestre, suppose que les contraintes évolutives ne seraient pas nécessairement similaires à celles qui s'appliquent sur Terre. Plus précisément, il pense que les contraintes internes et les lois de la biologie pourraient être différentes et qu'il est envisageable que des créatures volant dans les cieux extraterrestres possèdent plus de deux ailes et deux pattes, contrairement aux tétrapodes dont l'héritage évolutif a limité l'adaptation au vol à seulement deux de leurs quatre membres [39]. Prenons l'exemple du dragon, un animal fantastique présent dans les écrits et les arts depuis l'Antiquité et qui suscite la fascination de tous [46]. Le dragon semble appartenir à la classe des reptiles mais il possède quatre pattes et deux ailes, soit six membres en

---

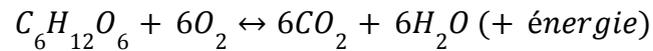
<sup>32</sup> Aussi appelée exobiologie, c'est une science multidisciplinaire qui étudie le vivant en dehors de la Terre.

tout, ce qui est improbable puisque les reptiles sont des tétrapodes. En effet, comme nous l'avons montré dans le cas des centaures, les contraintes développementales ancestrales empêchent les vertébrés d'acquérir une troisième paire de membres. Même si cela était possible, il faudrait encore que l'évolution modifie ces nouveaux membres en ailes fonctionnelles. Cela n'a évidemment jamais été réalisé chez les vertébrés. Plus étonnamment, cela n'a pas non plus été réalisé chez les insectes qui pourtant possèdent trois paires de membres. L'évolution a préféré modifier une autre structure, à savoir d'anciens appendices branchiaux, donnant la vie à des insectes ayant six pattes et des ailes. Ce choix de trajectoire évolutive était probablement le moins coûteux pour les insectes ailés [32, 39].

Les contraintes évolutives semblent donc quasiment immuables sur Terre et la majorité des formes du morpho-espace théorique ne sera jamais expérimentée par la vie au cours de son évolution. C'est ce que Conway Morris (2003) appelle "les déserts hurlants des inadaptés, les 99,9% récurrents de l'espace biologique où les choses ne fonctionnent pas, les Quartiers Vides de la non-existence biologique" [17, chap. 10, p. 309]. En effet, il a fallu 3 milliards d'années d'évolution à la vie sur Terre pour créer les animaux, ce sont donc 3 milliards d'années de construction minutieuse de systèmes de développement et de régulation. Des formes de vie hétérotrophes et multicellulaires extraterrestres n'ayant pas suivi cet exact chemin évolutif pourraient donc ne pas ressembler à notre faune. Il est légitime de se questionner sur cette probabilité de convergence extraterrestre [39]. Une chose est sûre pour McGhee, la vie sur Terre n'a cessé de se complexifier depuis sa naissance il y a 3,5 milliards d'années et cela signifie que, peu importe dans quelles conditions ou sous quelle forme la vie extraterrestre pourrait apparaître, elle évoluerait nécessairement vers une complexité croissante [39].

La vie sur Terre est basée sur le carbone, l'oxygène et l'eau. Le carbone est essentiel à la construction de molécules à structures complexes comme l'ADN, les protéines, les lipides, etc. De plus, les êtres vivants terrestres utilisent le cycle du carbone pour produire et utiliser l'énergie dont ils ont besoin. De manière simplifiée, les plantes utilisent l'énergie solaire, l'eau et le dioxyde de carbone pour produire, grâce à la photosynthèse, des sucres et de l'oxygène, qui sont à leur tour

métabolisés par tous les organismes au travers de la respiration cellulaire pour produire l'énergie dont ils ont besoin [39] :



Nous pourrions imaginer que, si des conditions initiales alternatives à la création de la vie étaient possibles, les contraintes développementales et le monde vivant seraient vraisemblablement différents. Dans le cadre de la quête de formes de vie extraterrestres, certains exobiologistes se sont demandé si se limiter à la recherche de planètes de composition physico-chimique similaire à la Terre et de traces de vie à base de carbone n'était pas trop restrictif [29]. En effet, hypothétiquement, la vie non basée sur le carbone pourrait exister. Une des alternatives les plus prometteuses au carbone est le silicium. Tout d'abord, le silicium est capable de former quatre liaisons chimiques avec d'autres atomes, tout comme le carbone, ce qui est essentiel pour former des macromolécules permettant la vie. De plus, l'eau ne serait pas nécessairement essentielle à cette forme de vie, qui pourrait utiliser un solvant différent comme le méthane ou l'azote liquide [29, 39, 45]. Les conditions dans lesquelles le silicium peut former ces macromolécules et où le méthane est liquide ne se produisent qu'à très haute ou très basse température, des conditions qui n'existent pas sur Terre mais sont présentes sur d'autres planètes comme Titan, la plus grande lune de Saturne. Titan possède une atmosphère d'azote où il pleut du méthane liquide qui y forme des lacs et il y fait extrêmement froid, ce qui permet au silicium d'avoir une réactivité maximale pour former des liaisons chimiques [45].

Malgré les divergences incontestables entre la Terre et Titan, nous avons finalement mis en évidence l'existence de convergences planétaires. Et Titan n'est pas la seule planète qui, si l'on parvient à surmonter notre biais géocentrique, s'avère être similaire à la Terre à bien des égards. Vénus, la planète volcan qualifiée d'inhabitable, possède pourtant un système climatique global et complexe très similaire à son équivalent terrestre, bien que n'impliquant pas un cycle de l'eau. Les minéraux vénusiens constitués de soufre et de métaux lourds, se vaporisent et forment des nuages de métaux qui se condensent en altitude et retombent en une neige métallique sur les montagnes. L'atmosphère constituée essentiellement de dioxyde de carbone possède une densité si grande qu'elle pourrait être comparée à

la densité de l'eau liquide sur Terre, faisant de l'atmosphère un océan de CO<sub>2</sub>. Et la lave volcanique y est tellement liquide qu'elle se comporte comme de l'eau formant des fleuves visibles depuis l'espace [48]. La reconnaissance de ces convergences planétaires ouvre le champ des possibles en ce qui concerne la découverte de formes de vie inconnues. Nous qualifions Vénus d'inhabitable puisque c'est une planète sèche, sans eau liquide, mais, pour reprendre les termes de l'anthropologue Istvan Praet (2019), "un habitant de Vénus éminemment vénuso-centré trouverait sans doute la Terre insupportablement sèche, car dépourvue de CO<sub>2</sub> liquide" [48, p. 113].

Sur Terre, il existe des organismes capables de vivre dans des conditions extrêmes, là où aucun scientifique n'avait supposé la présence de vie jusqu'à leur découverte il y a une cinquantaine d'années : les sources hydrothermales des grands fonds marins. Ces environnements se caractérisent par l'obscurité, le manque d'oxygène, une pression élevée, de forts gradients de pH et de température (l'eau ambiante étant froide, en contraste avec celle des sources pouvant atteindre 400°C), des ressources alimentaires rares, ainsi qu'une abondance de minéraux, métaux lourds et gaz toxiques [13, 81]. Contrairement à ce que nous pourrions supposer, de nombreuses espèces animales vivent autour de ces cheminées hydrothermales : des annélides, des arthropodes (crabes, crevettes et balanes<sup>33</sup>), des mollusques (poules, palourdes et escargots), mais aussi des poissons [81]. Nombre de ces animaux peuvent prospérer dans ce type d'environnement parce qu'ils vivent en symbiose avec des bactéries chimiosynthétiques capables d'utiliser les composés chimiques jaillissant des sources, comme le sulfure d'hydrogène (H<sub>2</sub>S) et le méthane, pour fixer le CO<sub>2</sub>. Leur source d'énergie n'est pas la lumière comme dans la photosynthèse, mais l'énergie chimique produite lors de l'oxydation de ces composés. Les hôtes invertébrés chimiosymbiotiques hébergent les bactéries et leur fournissent un apport continu en oxydants (comme l'oxygène et le nitrate) ainsi qu'en CO<sub>2</sub>, ce qui favorise la prolifération des symbiotes. L'hôte peut ensuite se nourrir d'une partie de ces bactéries. Ce type de symbiose a évolué de manière convergente dans au moins douze classes d'animaux marins. Plus intrigante encore est l'évolution convergente de plusieurs de ces lignées adaptées à la vie chimiosymbiotique, qui ont réduit, voire complètement perdu, leur tube digestif

---

<sup>33</sup> Crustacés sessiles.

devenu inutile. Certains nématodes, tels que ceux du genre *Astomonema* par exemple, n'ont plus de bouche ni d'anus mais ont conservé, au cours de leur évolution, un vestige d'intestin où se développent les bactéries symbiotiques. Les vers tubicoles et les vers plats, quant à eux, hébergent leurs symbiotes dans un organe nouvellement évolué, situé à l'emplacement du tube digestif qu'ils ont perdu, mais non constitué de tissu intestinal, appelé trophosome (voir par exemple le ver tubicole géant *Riftia pachyptila*) [61].

La découverte de la chimiosynthèse, seule autre forme de production primaire connue à ce jour en dehors de la photosynthèse, a révolutionné la compréhension des sources d'énergie qui alimentent la vie sur Terre. Les organismes vivants sont capables de produire de la biomasse par fixation du dioxyde de carbone dans des environnements dépourvus de lumière. De plus, grâce aux chimiosymbioses, les eucaryotes ont pu prospérer à plusieurs reprises dans des milieux qualifiés d'inhospitaliers, utilisant de nouvelles ressources comme le soufre, le méthane ou encore le pétrole pour se nourrir [61]. Ces révélations ouvrent de nouvelles perspectives quant à la recherche de vie extraterrestre. Nous pouvons supposer que des formes de coopération ou de symbiose pourraient émerger comme stratégies évolutives efficaces de manière convergente dans des environnements extraterrestres froids et riches en hydrocarbures comme c'est le cas sur Titan.

De la même manière, la bioluminescence, qui est apparue au moins quarante fois indépendamment sur Terre, dans de nombreux phyla animaux comme les annélides, les cnidaires, les mollusques, les arthropodes ou les chordés (par exemple, respectivement, le ver de feu des Bermudes *Odontosyllis enopla*, la méduse *Aequorea victoria*, le calmar luciole *Watasenia scintillans*, les crevettes-mantes de l'ordre des Stomatopoda et les poissons-lanternes de la famille des Myctophidés) est une innovation évolutive qui pourrait être retrouvée sur d'autres planètes. Europe, la lune de Jupiter, possède un océan sous-glaciaire qui pourrait héberger une vie très similaire à celle de nos abysses. Dans cet environnement dépourvu de lumière, des sources hydrothermales pourraient alimenter des producteurs primaires chimiosynthétiques et la bioluminescence pourrait avoir évolué chez certains organismes multicellulaires, leur conférant un avantage visible en termes de reproduction, de chasse, de défense ou encore de communication [36, 48].

Une des raisons pour lesquelles ces hypothèses sont probables est qu'il y a des contraintes dont les organismes vivants ne peuvent se défaire. Les contraintes fonctionnelles sont fonction des lois de la physique qui s'appliquent partout dans l'univers, comme la gravité, la thermodynamique ou la mécanique des fluides. Ainsi, il semblerait probable qu'un être vivant extraterrestre ayant besoin de se déplacer développe des appendices adaptés à son environnement, semblables à des ailes dans un gaz, à des nageoires dans un liquide et à des pattes sur un sol, indépendamment de sa biochimie sous-jacente [39, 48].

Une autre illustration serait l'évolution d'organes sensoriels, cruciaux pour le déplacement, la communication et la reproduction des êtres vivants, ils pourraient évoluer de manière convergente avec nos exemples terrestres. Le zoologiste Richard Dawkins (2004), par exemple, écrit qu'il est convaincu que la vie sur d'autres planètes possède des yeux, parce que les yeux ont évolué de manière convergente dans une multitude d'environnements et de lignées différentes sur Terre [19]. De plus, il suppose que ces organes photo-sensoriels extraterrestres soient basés sur des principes optiques semblables à ceux que nous connaissons. Sur Terre, certains animaux ont développé, en plus de leur vision, la capacité à détecter les champs électriques. Cela leur confère un avantage pour repérer leurs proies, en particulier dans des environnements peu lumineux où leur yeux sont moins efficaces, mais aussi pour communiquer avec leurs congénères [23]. Les informations électro-sensorielles recueillies sont traitées par les mêmes régions du cerveau que les informations visuelles, ce qui implique que ces animaux "voient" en quelque sorte l'activité des champs électriques. Au moins deux lignées de poissons ont acquis indépendamment cette aptitude (par exemple le poisson-chat électrique du Nil, *Malapterurus electricus*, et le poisson-éléphant, *Gnathonemus petersii*)<sup>34</sup> [17, 23, 39]. Toutefois, cette capacité n'est pas exclusive aux poissons, deux groupes de mammifères monotrèmes l'ont également acquis par évolution convergente : l'ornithorynque (*Ornithorhynchus anatinus*) et l'échidné australien (*Tachyglossus aculeatus*). Ce dernier, contrairement aux autres qui utilisent l'électro-réception dans l'eau, use de cette aptitude pour localiser dans le sol les vers de terre en mouvement dont il se nourrit [39]. Il est intéressant de noter que la capacité à produire des

---

<sup>34</sup> L'électro-réception est en réalité un trait ancestral des vertébrés, qui a été perdu au cours de la diversification des lignées, et a subi une réversion convergente au moins deux fois chez les ancêtres des poissons électriques [23].

champs électriques dans le milieu extérieur à l'aide d'un organe électrique, l'électrogenèse, a également évolué de manière convergente six fois dans l'histoire des poissons [23].

Il existe de nombreux autres exemples d'évolution convergente concernant les organes sensoriels. Certains sont spécialisés dans la détection des ondes sonores, comme les oreilles asymétriques des chouettes, qui leur confèrent une audition tridimensionnelle, ou les organes d'écholocation des dauphins et des chauves-souris, capables de percevoir des ultrasons. D'autres animaux, comme certaines espèces migratrices, possèdent des capacités magnéto-sensorielles qui leur permettent de s'orienter par rapport au champ magnétique terrestre [39]. Toutes ces évolutions convergentes permettent aux êtres vivants terrestres de percevoir leur environnement grâce à la détection de différentes formes d'énergie. Les principes physiques fondamentaux qui régissent ces ondes étant universels, nous pouvons pertinemment supposer l'existence d'organismes extraterrestres possédant des organes analogues à nos yeux ou à nos oreilles, du moins en ce qui concerne leurs mécanismes.

Grâce aux expériences de pensée de la morphologie théorique, nous pouvons imaginer des formes de vie qui seraient viables mais qui n'existent pas sur Terre et qui, par conséquent, pourraient exister dans d'autres mondes où les contraintes biologiques seraient différentes. Par exemple, si l'on s'intéresse au type locomoteur, nous pouvons définir plusieurs catégories : rampant, marchant, nageant et volant et essayer de remplir ces catégories pour différents clades. La plupart des reptiles marchent, les serpents sont rampants, les ichthyosaures nageaient et les ptérosaures volaient ; ils remplissent donc toutes les catégories. Chez les mammifères cependant, nous connaissons les dauphins qui nagent et les chauves-souris qui volent mais il n'existe pas de forme rampante [39]. Nous pourrions alors imaginer un mammifère au corps allongé ayant perdu secondairement ses pattes comme l'ont fait de manière convergente les orvets (lézards sans pattes) et les serpents. Cet animal pourrait être le descendant d'une belette, au corps allongé et sans membres, plus adapté à une vie souterraine ou semi-aquatique. Un tel animal pourrait également exister sur une autre planète où il

n'y aurait pas de serpent pour remplir la niche écologique des animaux fouisseurs se nourrissant de petites proies et évoluant dans des espaces restreints.

Dans le même esprit, il n'existe tout simplement pas de plantes possédant un moyen autonome de locomotion. Certaines plantes ont pourtant développé des moyens de se propager et de conquérir des espaces environnants. C'est le cas des fraisiers et de leurs stolons ou des palétuviers rouges et leurs propagules emportées par les marées dans les mangroves. C'est également le cas des végétaux disposant d'un système de dispersion des graines par anémochorie, c'est-à-dire par le vent. Parmi celles-ci, pas moins de douze lignées de plantes ont acquis indépendamment des graines ailées semblables à celles de l'érable argenté. Mais aucune plante n'est capable de se déplacer entièrement. McGhee (2011) imagine alors une plante qui posséderait des poches de gaz à la manière des vessies natatoires des poissons qui lui permettraient de s'élever dans les airs [39]. La plante pourrait facilement réaliser la photosynthèse et serait probablement une plante carnivore, attrapant des insectes volants pour se nourrir. Sur Terre, cette plante serait en proie à de nombreux aléas climatiques, notamment la déshydratation si elle venait à survoler un désert ou le manque d'insectes si elle se trouvait au-dessus d'un océan. Mais sur une autre planète avec des conditions météorologiques plus clémentes, peut-être existe-t-il une plante flottant dans les airs. Si une telle plante mobile existait, des herbivores sessiles pourraient alors également voir le jour, puisque la contrainte de devoir se déplacer pour trouver leur nourriture végétale n'existerait plus [39].

Dans le monde de la science-fiction, la morphologie théorique est au cœur de la réflexion des écrivains, réalisateurs et artistes, même s'ils n'en n'ont pas toujours conscience [39]. Nous avons déjà évoqué le dragon et le centaure, des vertébrés mythiques dont l'existence serait impossible sur Terre. De nombreuses autres créatures, tout aussi fantastiques et pourtant si familières, ont été conçues par l'imagination humaine. Ainsi, Simon Conway Morris, en collaboration avec un scientifique de la NASA, a imaginé une exoplanète semblable à la Terre, mais dotée d'une pression atmosphérique si élevée que des créatures gigantesques pourraient y flotter dans les airs. Il pourrait y vivre des baleines volantes se nourrissant de plancton aérien et se déplaçant par écholocation ainsi que des plantes flottantes

telles que nous les avons imaginées auparavant [48]. Peut-être existe-t-il des êtres vivants similaires qui s'épanouissent dans l'océan de CO<sub>2</sub> de Vénus.

Dans le monde de l'art, l'artiste sculpteur néerlandais Theo Jansen est connu pour ses "Strandbeest" (créatures des plages), sortes de mille-pattes de bois se déplaçant grâce au vent. Ces sculptures cinétiques utilisent l'énergie du vent emmagasiné dans des bouteilles vides et tubes en PVC pour se mouvoir de manière totalement autonome. Nous pourrions quelque part y voir une réalité alternative, sur une planète où les vents seraient la principale source d'énergie. Toutes ces créatures hypothétiques ne sont pas de simples produits d'une imagination débridée, elles sont avant tout le fruit d'une réflexion en biomécanique, biologie évolutive et astrobiologie [48]. Bien que théoriques, ces formes de vie extraterrestres convergentes reposent sur des bases scientifiques solides.

Certains exemples d'évolution convergente sont si remarquables par leur complexité et l'étendue des caractéristiques partagées qu'ils pourraient servir de modèles pour prévoir à quoi pourrait ressembler la vie extraterrestre. C'est le cas de la ressemblance frappante entre les éléphants d'Afrique et les cachalots, pourtant séparés par près de 100 millions d'années d'évolution. Hormis le fait d'être parmi les plus gros mammifères de leur environnement respectif et de posséder les plus gros cerveaux du règne animal, ces deux espèces possèdent de multiples caractéristiques communes dans les domaines de l'organisation sociale, la communication et la coordination, et la reproduction [48].

Les éléphants et les cachalots vivent en petits clans matrilineaires<sup>35</sup>, composés seulement de femelles et de jeunes dans lequel les individus les plus âgés dirigent le troupeau. La défense contre les prédateurs, lions ou orques, se fait en groupe, de même que le soin des jeunes. En particulier, les éléphanteaux et les veaux (petits cachalots) peuvent téter d'autres femelles que leur mère. Les mâles quittent les groupes familiaux lorsqu'ils atteignent la maturité pour vivre en solitaire puis se déplacent d'un troupeau à un autre lors de la saison de reproduction. Chacune des deux espèces utilisent les ultrasons pour communiquer sur de longues distances. Les cachalots se dirigent par écholocation en émettant des clics réguliers, à des

---

<sup>35</sup> Qui ne reconnaissent que l'ascendance maternelle.

fréquences variables, dont ils reçoivent les échos grâce à un organe situé dans leur nez. Similairement, les éléphants émettent des grondements qui se transmettent à travers le sol sous forme d'ondes sismiques qu'ils sont capables de recevoir grâce à leur trompe. La trompe de l'éléphant et l'organe du spermaceti du cachalot sont des structures nasales importantes pour la communication et l'orientation dans l'espace. Cette communication efficace permet à différents groupes familiaux de se déplacer ensemble de manière coordonnée, mais aussi de se nourrir et de se reposer ensemble. Ces deux espèces sont par ailleurs très sociables, les individus apprécient la présence et le contact des uns et des autres [48].

Malgré leurs différences — le cachalot est un carnivore marin et l'éléphant un herbivore terrestre — certains auteurs vont jusqu'à dire que ces deux animaux ressemblent plus l'un à l'autre que ce qu'ils ressemblent à leurs proches cousins. Ainsi, de leur point de vue terrestre, les éléphants considèrent peut-être les cachalots comme des aliens marins, et inversement [48].

Une autre façon d'étudier cette convergence à grande échelle est d'observer la faune d'une île qui a été isolée avant que les mammifères ne dominent les terres : la Nouvelle-Zélande. La faune y a évolué en l'absence de tout mammifère indigène, ce qui a permis à d'autres groupes d'animaux de remplir de manière convergente les niches écologiques qui leur sont traditionnellement attribuées. Pour Conway Morris (2003), ce territoire représente, à l'heure actuelle, ce que l'on connaît de plus proche d'un monde extraterrestre viable [17]. La plupart de ces niches ont été occupées par des oiseaux devenus incapables de voler. En ce qui concerne les niches herbivores, les équivalents néo-zélandais aviaires et inaptes au vol des mammifères étaient, du plus grand au plus petit, le moa, le takahé et le kakapo [10, 21]. Ce sont des oiseaux emblématiques de cette île de l'océan Pacifique, que l'on ne retrouve nulle part ailleurs. Il est intéressant de remarquer que la perte de la capacité à voler chez les oiseaux représente également un exemple de convergence évolutive, et que des mutations convergentes ont été identifiées dans les régions régulatrices des gènes associés à cette perte de fonction [23].

La faune néo-zélandaise possède également plusieurs équivalents pour les petits mammifères tels que les souris et les rats. Par exemple, l'île abrite encore

aujourd'hui deux espèces de la famille des xéniques, petits oiseaux chanteurs incapables de voler, nichant dans des cavités naturelles près du sol, et jouant un rôle de souris aviaire. Les arthropodes ont également produit un équivalent aux petits rongeurs : le weta, un insecte ressemblant morphologiquement à un grillon et pouvant atteindre vingt centimètres de long. Il est un représentant de ce que l'on appelle le gigantisme insulaire. Enfin, l'exemple le plus comique, "la tentative de la famille des chauves-souris de produire une souris" selon les mots de Jared Diamond (1990), est la famille des mystacinidés ou chauves-souris fouisseuses [21, p. 4]. Ce sont les chauves-souris les plus terrestres du monde, pouvant se nourrir aussi bien en vol qu'au sol, en fouillant sous la litière forestière. Tous ces animaux ont adopté un mode de vie et un régime alimentaire fortement convergents et l'évolution les a dirigé vers le rôle écologique de la souris [10, 17, 21]. En somme, la faune exceptionnelle de Nouvelle-Zélande est un bon moyen d'imaginer ce qui se passerait si on rembobinait la bande de la vie comme le souhaitait Gould. Elle nous permet également de supposer que la structure des écosystèmes extraterrestres pourrait présenter des convergences avec celle des écosystèmes terrestres.

En définitive, sur d'autres planètes, dans des environnements différents, et même à partir de biochimies nouvelles, la convergence évolutive pourrait se manifester dans les caractéristiques morphologiques ou fonctionnelles, les comportements, les structures sociales ou les écosystèmes [17, 36, 39, 48]. Ce postulat a des implications dans la recherche de vie extraterrestre. En effet, les recherches se concentrant sur la quête de signaux radio qui seraient émis par des formes de vie humanoïdes semblent un peu restrictives. Aujourd'hui, les astrobiologistes considèrent la possibilité de la présence de vie dans des environnements différents de ceux fournis par la Terre. A ce propos, la région de notre système solaire où l'eau est liquide est beaucoup plus restreinte que celle où l'azote et le méthane sont liquides, donc il serait plus probable de trouver une forme de vie à base de silicium, si elle existe, qu'une autre à base de carbone [39]. La recherche s'étend à présent aux biosignatures, comme la bioluminescence, mais aussi les variations atypiques des gaz atmosphériques ou encore la détection d'anomalies thermiques ou chimiques qui pourraient indiquer des processus biologiques caractéristiques de certaines formes de vie [36].

A présent, nous devons répondre à la question initiale : la convergence est-elle une clé pour prédire l'évolution ? Nous avons montré que la convergence peut, dans une certaine mesure, être considérée comme une preuve de prédictibilité. En effet, les études mêlant convergence et biodiversité semblent suggérer que certaines formes de vie terrestres sont presque inévitables et par conséquent prévisibles. Cependant, de nombreuses inconnues subsistent dans cette équation. La question devient encore plus complexe lorsque l'on prend en compte la possibilité de vie extraterrestre. Les environnements extraterrestres pourraient donner naissance à des formes de vie totalement inconnues, tout en produisant des adaptations convergentes liées à des fonctions vitales telles que le mouvement ou la perception sensorielle. En outre, les organismes extrémophiles sur Terre nous rappellent que la vie peut se développer dans des conditions inattendues, élargissant ainsi le champ des possibles quant à la question de la présence de vie convergente dans l'univers. En définitive, bien que la convergence évolutive offre un cadre pour prédire certaines tendances générales de l'évolution, nous ne pouvons pas être certains de l'avenir de la vie. La complexité des environnements et des biologies possibles, tant sur Terre qu'ailleurs, nous prouve que la convergence, tout en limitant le nombre de trajectoires évolutives, n'épuise pas toutes les possibilités de diversification et d'innovation biologique.

Pour conclure ce chapitre, la convergence évolutive, en tant que phénomène omniprésent dans l'histoire de la vie, révèle des aspects essentiels sur les limites et les potentialités de l'évolution. La convergence restreint dans une certaine mesure les voies évolutives disponibles, limitant les possibilités de diversification mais permettant aussi de prédire certaines trajectoires évolutives. Néanmoins, la convergence n'est pas incompatible avec l'enrichissement de la biodiversité au travers d'innovations évolutives. Ce paradoxe entre convergence et diversification illustre la complexité de l'évolution.

De cette façon, la convergence n'est pas nécessairement un frein à l'évolution mais plutôt une force qui dirige les trajectoires évolutives, toujours modulée par une part d'imprévisibilité. Sur Terre comme ailleurs, elle offre un cadre pour comprendre l'évolution, tout en laissant la place à l'innovation biologique dans des contextes environnementaux variés. En conclusion, les auteurs s'accordent à dire qu'il est nécessaire de continuer à étudier les mécanismes sous-jacents à l'évolution, les détails du développement des êtres vivants [47] et les causes génétiques de la convergence phénotypique [66] afin de mieux comprendre les implications de l'existence de ce phénomène sur la prévisibilité de l'évolution et les potentielles limites de la vie [47, 65].

## CONCLUSION

Tout au long de ce manuscrit, nous avons exploré le phénomène de convergence évolutive. Nous avons d'abord introduit les concepts clés permettant de comprendre ce qu'est une convergence évolutive et comment elle se définit. Par la suite, nous nous sommes intéressés aux mécanismes sous-jacents à la convergence des trajectoires évolutives et à leur incidence sur la macro-évolution. Enfin, nous avons étudié l'influence de ces répétitions évolutives sur notre compréhension des limites et perspectives de l'évolution, tant sur Terre qu'ailleurs dans l'univers.

Cette analyse a révélé que la convergence, loin d'être un simple accident de l'évolution, est un phénomène ubiquiste. Nous avons découvert de nombreux exemples de caractères convergents, tous plus remarquables les uns que les autres. La convergence est partout pour qui veut bien la voir. Elle révèle les contraintes imposées à l'évolution, à la fois par les lois de la biophysique, par la canalisation de la forme dans des mécanismes génétiques et développementaux rigides, ainsi que par les pressions sélectives imposées par les environnements dans lesquels évoluent les organismes. Ainsi, l'évolution convergente peut être vue comme un phénomène illustrant les limites de l'évolution. Cependant, elle ouvre également de nouvelles perspectives sur la compréhension de la manière dont les êtres vivants évoluent et pourraient évoluer dans d'autres contextes écologiques, voire sur d'autres planètes.

En ce sens, comme le suggère George McGhee (2011), il devient pertinent de revisiter la conclusion de Darwin dans *L'origine des espèces* (1859), qui écrivait : "à partir d'un commencement si simple, d'innombrables formes les plus belles et les plus merveilleuses ont été, et sont en train d'être, évoluées" [cité par 39, chap. 8, p. 277]. Nous pouvons réécrire cette phrase à la lumière de nos connaissances sur la convergence évolutive : "à partir d'un commencement si simple, des formes *limitées* des plus belles et des plus merveilleuses ont été, et sont en train d'être, *ré-évoluées à travers l'univers*" [39, chap. 8, p. 277].

Ces réflexions ouvrent de nouvelles perspectives pour les études futures sur la convergence évolutive. L'exploration des mécanismes génétiques et développementaux à l'origine des convergences pourrait non seulement approfondir

nos connaissances en biologie développementale, mais aussi permettre d'anticiper les trajectoires évolutives possibles. Par ailleurs, la convergence pourrait devenir un cadre de référence en exobiologie, en orientant la recherche des formes de vie sur d'autres planètes. Plus généralement, la capacité de la vie à réémerger dans des formes similaires, encore et encore, pourrait nous fournir des indices précieux sur les mécanismes de l'évolution et de la biodiversité. Comprendre ces mécanismes est essentiel pour anticiper l'évolution future des organismes dans des environnements instables comme ceux engendrés par le changement climatique global se produisant à l'heure actuelle. Ainsi, l'étude de la convergence évolutive ouvre la voie à de multiples perspectives d'application dans des domaines aussi divers que la génomique, l'agriculture, l'architecture, l'écologie, la gestion des écosystèmes, ou encore l'astrobiologie. Nous marquons ici la fin de notre exploration de la convergence évolutive, mais aussi peut-être le début de futures recherches sur les mécanismes de l'évolution et leurs implications dans un monde en constante évolution.

## BIBLIOGRAPHIE

1. AGRAWAL, Anurag A., 2017. Toward a Predictive Framework for Convergent Evolution: Integrating Natural History, Genetic Mechanisms, and Consequences for the Diversity of Life. *The American Naturalist*. août 2017. Vol. 190, n° S1, pp. S1-S12. DOI [10.1086/692111](https://doi.org/10.1086/692111).
2. ARBUCKLE, Kevin, BENNETT, Cheryl M. et SPEED, Michael P., 2014. A simple measure of the strength of convergent evolution. *Methods in Ecology and Evolution*. juillet 2014. Vol. 5, n° 7, pp. 685-693. DOI [10.1111/2041-210X.12195](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12195).
3. ARENDT, J. et REZNICK, D., 2008. Convergence and parallelism reconsidered: what have we learned about the genetics of adaptation? *Trends in Ecology & Evolution*. janvier 2008. Vol. 23, n° 1, pp. 26-32. DOI [10.1016/j.tree.2007.09.011](https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.011).
4. ARTHUR, Wallace, 2004. The effect of development on the direction of evolution: toward a twenty-first century consensus. *Evolution & Development*. juillet 2004. Vol. 6, n° 4, pp. 282-288. DOI [10.1111/j.1525-142X.2004.04033.x](https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2004.04033.x).
5. AUBIN-HORTH, Nadia, 2024. *Écophysiologie évolutive*. Université Laval. [en ligne]. DOI [10.5281/ZENODO.10817933](https://doi.org/10.5281/ZENODO.10817933). [Consulté le 15 juillet 2024].
6. AVENA-KOENIGSBERGER, Andrea, GOÑI, Joaquín, SOLÉ, Ricard et SPORNS, Olaf, 2015. Network morphospace. *Journal of The Royal Society Interface*. février 2015. Vol. 12, n° 103, pp. 20140881. DOI [10.1098/rsif.2014.0881](https://doi.org/10.1098/rsif.2014.0881).
7. AYALA, Francisco J., 1978. The Mechanisms of Evolution. *Scientific American*. septembre 1978. Vol. 239, n° 3, pp. 56-69. DOI [10.1038/scientificamerican0978-56](https://doi.org/10.1038/scientificamerican0978-56).
8. BARRICK, Jeffrey, 21 juin 2022. *LTEE Kickoff at UT Austin – The Long-Term Evolution Experiment*. [en ligne]. Disponible sur : <https://the-ltee.org/ltee-kickoff-at-ut-austin/> [Consulté le 30 juillet 2024].
9. BEATTY, John et CARRERA, Isabel, 2011. When What Had to Happen Was Not Bound to Happen: History, Chance, Narrative, Evolution. *Journal of the Philosophy of History*. janvier 2011. Vol. 5, n° 3, pp. 471-495. DOI [10.1163/187226311X599916](https://doi.org/10.1163/187226311X599916).
10. BLOUNT, Zachary D., LENSKI, Richard E. et LOSOS, Jonathan B., 2018. Contingency and determinism in evolution: Replaying life's tape. *Science*. 9 novembre 2018. Vol. 362, n° 6415, pp. eaam5979. DOI [10.1126/science.aam5979](https://doi.org/10.1126/science.aam5979).
11. BOLKER, Jessica A. et RAFF, Rudolf A., 1996. Developmental genetics and traditional homology. *BioEssays*. juin 1996. Vol. 18, n° 6, pp. 489-494. DOI [10.1002/bies.950180611](https://doi.org/10.1002/bies.950180611).

12. BONETT, Ronald M., STEFFEN, Michael A., LAMBERT, Shea M., WIENS, John J. et CHIPPINDALE, Paul T., 2014. Evolution of paedomorphosis in Plethodontid Salamanders: Ecological correlates and re-evolution of metamorphosis. *Evolution*. février 2014. Vol. 68, n° 2, pp. 466-482. DOI [10.1111/evo.12274](https://doi.org/10.1111/evo.12274).
13. CHEN, Chong, UEMATSU, Katsuyuki, LINSE, Katrin et SIGWART, Julia D., 2017. By more ways than one: Rapid convergence at hydrothermal vents shown by 3D anatomical reconstruction of Gigantopelta (Mollusca: Neomphalina). *BMC Evolutionary Biology*. décembre 2017. Vol. 17, n° 1, pp. 62. DOI [10.1186/s12862-017-0917-z](https://doi.org/10.1186/s12862-017-0917-z).
14. ĆIRKOVIĆ, Milan M., 2018. Woodpeckers and Diamonds: Some Aspects of Evolutionary Convergence in Astrobiology. *Astrobiology*. mai 2018. Vol. 18, n° 5, pp. 491-502. DOI [10.1089/ast.2017.1741](https://doi.org/10.1089/ast.2017.1741).
15. COJOCARU, I., "CUZA, Alexandru Ioan", 2006. *Evolutionary Convergence and Its Significances*. [Analele Științifice ale Universității „AL. I. CUZA” Iași, s. Biologie animală], pp. 281-294. Iași, Roumanie : University, Faculty of Biology.
16. CONTE, Gina L., ARNEGARD, Matthew E., PEICHEL, Catherine L. et SCHLUTER, Dolph, 2012. The probability of genetic parallelism and convergence in natural populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 22 décembre 2012. Vol. 279, n° 1749, pp. 5039-5047. DOI [10.1098/rspb.2012.2146](https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2146).
17. CONWAY MORRIS, Simon, 2003. *Life's Solution: Inevitable Humans in a Lonely Universe*. Cambridge : Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-82704-1.
18. CONWAY MORRIS, Simon et GOULD, Stephen Jay, 1998. Showdown On The Burgess Shale. *Natural History*. décembre 1998. Vol. 107, n° 10, pp. 48.
19. DAWKINS, Richard et WONG, Yan, 2004. *The ancestor's tale: a pilgrimage to the dawn of evolution*. Boston : Houghton Mifflin Harcourt. ISBN 978-0-544-85993-7.
20. DAY, Troy, 2012. Computability, Gödel's incompleteness theorem, and an inherent limit on the predictability of evolution. *Journal of The Royal Society Interface*. 7 avril 2012. Vol. 9, n° 69, pp. 624-639. DOI [10.1098/rsif.2011.0479](https://doi.org/10.1098/rsif.2011.0479).
21. DIAMOND, Jared M., 1990. New Zealand As An Archipelago: An international perspective. In : TOWNS, D. R., DAUGHTERY, Charles H. et ATKINSON, I. A. E. (éd.). *Ecological restoration of New Zealand islands*. n° 2. Department of Conservation, Wellington : Conservation Sciences Publication, pp. 3-8. ISBN 978-0-478-01204-0.
22. DONOGHUE, Michael J., 2005. Key innovations, convergence, and success: macroevolutionary lessons from plant phylogeny. *Paleobiology*. juin 2005. Vol. 31, n° 5, pp. 77-93. DOI [10.1666/0094-8373\(2005\)031\[0077:KICASM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2005)031[0077:KICASM]2.0.CO;2).

23. GALLANT, Jason R. et O'CONNELL, Lauren A., 2020. Studying convergent evolution to relate genotype to behavioral phenotype. *Journal of Experimental Biology*. 1 février 2020. Vol. 223, n° Suppl\_1, pp. jeb213447. DOI [10.1242/jeb.213447](https://doi.org/10.1242/jeb.213447).
24. GIVNISH, T.J., 2016. Convergent Evolution, Adaptive Radiation, and Species Diversification in Plants. Dans : *Encyclopedia of Evolutionary Biology*. Richard M. Kliman, Academic Press, Elsevier. pp. 362-373. ISBN 978-0-12-800426-5. DOI [10.1016/B978-0-12-800049-6.00266-3](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800049-6.00266-3)
25. GIVNISH, Thomas J., MILLAM, Kendra C., MAST, Austin R., PATERSON, Thomas B., THEIM, Terra J., HIPPI, Andrew L., HENSS, Jillian M., SMITH, James F., WOOD, Kenneth R. et SYTSMA, Kenneth J., 2009. Origin, adaptive radiation and diversification of the Hawaiian lobeliads (Asterales: Campanulaceae). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 7 février 2009. Vol. 276, n° 1656, pp. 407-416. DOI [10.1098/rspb.2008.1204](https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1204).
26. GOULD, Stephen Jay, 2002. Chapitre 10 : The Integration of Constraint and Adaptation (Structure and Function) in Ontogeny and Phylogeny: Historical Constraints and the Evolution of Development. In : *The structure of evolutionary theory*. Cambridge, Mass : Belknap Press of Harvard University Press. pp. 1025-1178. ISBN 978-0-674-00613-3.
27. HALL, Brian K., 2007. Homoplasy and homology: Dichotomy or continuum? *Journal of Human Evolution*. mai 2007. Vol. 52, n° 5, pp. 473-479. DOI [10.1016/j.jhevol.2006.11.010](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2006.11.010).
28. HORDIJK, Wim, 2016. Evolution: Limited and Predictable or Unbounded and Lawless? *Biological Theory*. décembre 2016. Vol. 11, n° 4, pp. 187-191. DOI [10.1007/s13752-016-0251-5](https://doi.org/10.1007/s13752-016-0251-5).
29. JONES, Harry, 2003. Searching for Alien Life Having Unearthly Biochemistry. In : *International Conference On Environmental Systems*. 7 juillet 2003. SAE International, pp. 2003-01-2668. DOI [10.4271/2003-01-2668](https://doi.org/10.4271/2003-01-2668).
30. KAUFFMAN, Stuart A., 2008. *Reinventing the Sacred: a new view of science, reason and religion*. . New York : Basic Books. ISBN 978-0-465-01888-8.
31. LENSKI, Richard E., 2017. Convergence and Divergence in a Long-Term Experiment with Bacteria. *The American Naturalist*. août 2017. Vol. 190, n° S1, pp. S57-S68. DOI [10.1086/691209](https://doi.org/10.1086/691209).
32. LOSOS, Jonathan B., 2011. Convergence, Adaptation, and Constraint. *Evolution*. juillet 2011. Vol. 65, n° 7, pp. 1827-1840. DOI [10.1111/j.1558-5646.2011.01289.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01289.x).
33. MACLAURIN, James et STERELNY, Kim, 2008. *What is biodiversity?*. Chicago : University of Chicago Press. ISBN 978-0-226-50080-5.
34. MAHLER, D. Luke, INGRAM, Travis, REVELL, Liam J. et LOSOS, Jonathan B.,

2013. Exceptional Convergence on the Macroevolutionary Landscape in Island Lizard Radiations. *Science*. 19 juillet 2013. Vol. 341, n° 6143, pp. 292-295. DOI [10.1126/science.1232392](https://doi.org/10.1126/science.1232392).
35. MAHLER, D. Luke, WEBER, Marjorie G., WAGNER, Catherine E. et INGRAM, Travis, 2017. Pattern and Process in the Comparative Study of Convergent Evolution. *The American Naturalist*. août 2017. Vol. 190, n° S1, pp. S13-S28. DOI [10.1086/692648](https://doi.org/10.1086/692648).
36. MARTINEZ, C.F., 2013. Cosmic convergent evolution of bioluminescence on Europa. *Proceedings of the International Astronautical Congress, IAC*. 1 janvier 2013. Vol. 1, pp. 174-188.
37. MATOS, M., AVELAR, T. et ROSE, M. R., 2002. Variation in the rate of convergent evolution: adaptation to a laboratory environment in *Drosophila subobscura*. *Journal of Evolutionary Biology*. 1 juillet 2002. Vol. 15, n° 4, pp. 673-682. DOI [10.1046/j.1420-9101.2002.00405.x](https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00405.x).
38. MCGHEE, George R., 2007. *The geometry of Evolution: adaptive landscapes and theoretical morphospaces*. New York : Cambridge University press. ISBN 978-0-521-84942-5.
39. MCGHEE, George R., 2011. *Convergent evolution: limited forms most beautiful*. Cambridge, Mass : MIT Press. Vienna series in theoretical biology. ISBN 978-0-262-01642-1.
40. MONGET, Philippe et VEITIA, Reiner A., 2014. *Introduction à la génétique moderne*. Palaiseau : les Éd. de l'École polytechnique. ISBN 978-2-7302-1620-3.
41. MUSCHICK, Moritz, INDERMAUR, Adrian et SALZBURGER, Walter, 2012. Convergent Evolution within an Adaptive Radiation of Cichlid Fishes. *Current Biology*. décembre 2012. Vol. 22, n° 24, pp. 2362-2368. DOI [10.1016/j.cub.2012.10.048](https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.10.048).
42. OCHOA, Carlos et RASSKIN-GUTMAN, Diego, 2015. Evo–devo mechanisms underlying the continuum between homology and homoplasy. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*. mars 2015. Vol. 324, n° 2, pp. 91-103. DOI [10.1002/jez.b.22605](https://doi.org/10.1002/jez.b.22605).
43. ODEEN, A., 2003. Complex Distribution of Avian Color Vision Systems Revealed by Sequencing the SWS1 Opsin from Total DNA. *Molecular Biology and Evolution*. 1 juin 2003. Vol. 20, n° 6, pp. 855-861. DOI [10.1093/molbev/msg108](https://doi.org/10.1093/molbev/msg108).
44. PANGANIBAN, Grace, IRVINE, Steven M., LOWE, Chris, ROEHL, Henry, CORLEY, Laura S., SHERBON, Beverley, GRENIER, Jennifer K., FALLON, John F., KIMBLE, Judith, WALKER, Muriel, WRAY, Gregory A., SWALLA, Billie J., MARTINDALE, Mark Q. et CARROLL, Sean B., 1997. The origin and evolution of animal appendages. *Proceedings of the National Academy of*

- Sciences*. 13 mai 1997. Vol. 94, n° 10, pp. 5162-5166. DOI [10.1073/pnas.94.10.5162](https://doi.org/10.1073/pnas.94.10.5162).
45. PENG, Shirley, 2015. Silicon-Based Life in the Solar System. *Silicon*. janvier 2015. Vol. 7, n° 1, pp. 1-3. DOI [10.1007/s12633-014-9254-7](https://doi.org/10.1007/s12633-014-9254-7).
46. PIERREVILLE, Corinne, 2011. Le dragon dans la littérature et les arts médiévaux. *Séminaire des médiévistes du CIHAM*. mars 2011. Lyon : Histoire, Archéologie, Littératures des mondes chrétiens et musulmans médiévaux, CIHAM UMR 5648.
47. POWELL, Russell, 2012. Convergent evolution and the limits of natural selection. *European Journal for Philosophy of Science*. octobre 2012. Vol. 2, n° 3, pp. 355-373. DOI [10.1007/s13194-012-0047-9](https://doi.org/10.1007/s13194-012-0047-9).
48. PRAET, Istvan, 2019. Convergence en astrobiologie. Expérimentation contrefactuelle dans les sciences et les arts. *Gradhiva*. 29 mai 2019. N° 29, pp. 84-115. DOI [10.4000/gradhiva.4046](https://doi.org/10.4000/gradhiva.4046).
49. RABOSKY, Daniel L. et GLOR, Richard E., 2010. Equilibrium speciation dynamics in a model adaptive radiation of island lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 21 décembre 2010. Vol. 107, n° 51, pp. 22178-22183. DOI [10.1073/pnas.1007606107](https://doi.org/10.1073/pnas.1007606107).
50. RAVIV, Limor, JACOBSON, Sarah L., PLOTNIK, Joshua M., BOWMAN, Jacob, LYNCH, Vincent et BENÍTEZ-BURRACO, Antonio, 2023. Elephants as an animal model for self-domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 11 avril 2023. Vol. 120, n° 15, pp. e2208607120. DOI [10.1073/pnas.2208607120](https://doi.org/10.1073/pnas.2208607120).
51. ROMANES, John, 1892. *Diagram of homologous bones and analogous flying adaptations in the forelimbs of three groups of flying vertebrates both recent and fossilized: pterosaur (Pterosauria), bat (Chiroptera), bird (Aves)*. [en ligne]. Disponible sur : <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Homology.jpg>.
52. SACKTON, Timothy B. et CLARK, Nathan, 2019. Convergent evolution in the genomics era: new insights and directions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 22 juillet 2019. Vol. 374, n° 1777, pp. 20190102. DOI [10.1098/rstb.2019.0102](https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0102).
53. SCOTLAND, Robert W., 2011. What is parallelism? *Evolution & Development*. mars 2011. Vol. 13, n° 2, pp. 214-227. DOI [10.1111/j.1525-142X.2011.00471.x](https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2011.00471.x).
54. SERVAIS, Thomas, CASCALES-MIÑANA, Borja, HARPER, David A.T., LEFEBVRE, Bertrand, MUNNECKE, Axel, WANG, Wenhui et ZHANG, Yuandong, 2023. No (Cambrian) explosion and no (Ordovician) event: A single long-term radiation in the early Palaeozoic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. août 2023. Vol. 623, pp. 111592. DOI [10.1016/j.palaeo.2023.111592](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2023.111592).

55. SHAPIRO, Michael D., MARKS, Melissa E., PEICHEL, Catherine L., BLACKMAN, Benjamin K., NERENG, Kirsten S., JÓNSSON, Bjarni, SCHLUTER, Dolph et KINGSLEY, David M., 2004. Genetic and developmental basis of evolutionary pelvic reduction in threespine sticklebacks. *Nature*. 15 avril 2004. Vol. 428, n° 6984, pp. 717-723. DOI [10.1038/nature02415](https://doi.org/10.1038/nature02415).
56. SHI, Yongsheng et YOKOYAMA, Shozo, 2003. Molecular analysis of the evolutionary significance of ultraviolet vision in vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 8 juillet 2003. Vol. 100, n° 14, pp. 8308-8313. DOI [10.1073/pnas.1532535100](https://doi.org/10.1073/pnas.1532535100).
57. SHUBIN, Neil, TABIN, Cliff et CARROLL, Sean, 2009. Deep homology and the origins of evolutionary novelty. *Nature*. 12 février 2009. Vol. 457, n° 7231, pp. 818-823. DOI [10.1038/nature07891](https://doi.org/10.1038/nature07891).
58. SHUBIN, Neil, WAKE, David B. et CRAWFORD, Andrew J., 1995. Morphological Variation in the Limbs of *Taricha Granulosa* (Caudata: Salamandridae): Evolutionary and Phylogenetic Implications. *Evolution*. octobre 1995. Vol. 49, n° 5, pp. 874-884. DOI [10.1111/j.1558-5646.1995.tb02323.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1995.tb02323.x).
59. SIMPSON, George Gaylord, 1964. The Nonprevalence of Humanoids: We can learn more about life from terrestrial forms than we can from hypothetical extraterrestrial forms. *Science*. 21 février 1964. Vol. 143, n° 3608, pp. 769-775. DOI [10.1126/science.143.3608.769](https://doi.org/10.1126/science.143.3608.769).
60. SOBER, Elliott, 2005. Is Drift a Serious Alternative to Natural Selection as an Explanation of Complex Adaptive Traits? In : O'HEAR, Anthony (éd.), *Philosophy, Biology and Life*. Cambridge : Cambridge University Press. pp. 125-154. ISBN 978-0-521-67845-2.
61. SOGIN, E. Maggie, LEISCH, Nikolaus et DUBILIER, Nicole, 2020. Chemosynthetic symbioses. *Current Biology*. octobre 2020. Vol. 30, n° 19, pp. R1137-R1142. DOI [10.1016/j.cub.2020.07.050](https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.07.050).
62. SOOKIAS, Roland B., 2019. *The concept of homoiology and its potential application in palaeontological phylogenetics*. PaleorXiv. 13 février 2019. [en ligne]. DOI [10.31233/osf.io/5swd6](https://doi.org/10.31233/osf.io/5swd6). [Consulté le 03 juillet 2024].
63. SPEED, Michael P. et ARBUCKLE, Kevin, 2017. Quantification provides a conceptual basis for convergent evolution. *Biological Reviews*. mai 2017. Vol. 92, n° 2, pp. 815-829. DOI [10.1111/brv.12257](https://doi.org/10.1111/brv.12257).
64. STAYTON, C. Tristan, 2015. The definition, recognition, and interpretation of convergent evolution, and two new measures for quantifying and assessing the significance of convergence. *Evolution*. août 2015. Vol. 69, n° 8, pp. 2140-2153. DOI [10.1111/evo.12729](https://doi.org/10.1111/evo.12729).
65. STAYTON, C. Tristan, 2015. What does convergent evolution mean? The interpretation of convergence and its implications in the search for limits to

- evolution. *Interface Focus*. 6 décembre 2015. Vol. 5, n° 6, pp. 20150039. DOI [10.1098/rsfs.2015.0039](https://doi.org/10.1098/rsfs.2015.0039).
66. STERN, David L., 2013. The genetic causes of convergent evolution. *Nature Reviews Genetics*. novembre 2013. Vol. 14, n° 11, pp. 751-764. DOI [10.1038/nrg3483](https://doi.org/10.1038/nrg3483).
67. THIBAUT, Marine, 2018. De la diversification à l'apparition des espèces : l'évolution. SVT. [en ligne]. Disponible sur : <http://thibault-svt.fr/index.php/terminales/specialite-2/chapitre-3-de-la-diversification-des-etres-vivants-a-levolution-de-la-biodiversite/> [Consulté le 2 juillet 2024].
68. THOMAS, R. D. K. et REIF, W.-E., 1993. The Skeleton Space: A Finite Set of Organic Designs. *Evolution*. avril 1993. Vol. 47, n° 2, pp. 341-360. DOI [10.2307/2410056](https://doi.org/10.2307/2410056).
69. TUFTS, Danielle M., NATARAJAN, Chandrasekhar, REVSBECH, Inge G., PROJECTO-GARCIA, Joana, HOFFMANN, Federico G., WEBER, Roy E., FAGO, Angela, MORIYAMA, Hideaki et STORZ, Jay F., 2015. Epistasis Constrains Mutational Pathways of Hemoglobin Adaptation in High-Altitude Pikas. *Molecular Biology and Evolution*. février 2015. Vol. 32, n° 2, pp. 287-298. DOI [10.1093/molbev/msu311](https://doi.org/10.1093/molbev/msu311).
70. UNISCIEL, 8 avril 2021. Introduction à la biologie de l'évolution. [en ligne]. Disponible sur : [https://ressources.unisciel.fr/intro\\_biologie\\_evolution/co/module\\_introduction\\_biologie\\_evolution.html](https://ressources.unisciel.fr/intro_biologie_evolution/co/module_introduction_biologie_evolution.html) [Consulté le 10 août 2024].
71. VERMEIJ, Geerat J., 2006. Historical contingency and the purported uniqueness of evolutionary innovations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 7 février 2006. Vol. 103, n° 6, pp. 1804-1809. DOI [10.1073/pnas.0508724103](https://doi.org/10.1073/pnas.0508724103).
72. WAGNER, Catherine E., HARMON, Luke J. et SEEHAUSEN, Ole., 2012. Ecological opportunity and sexual selection together predict adaptive radiation. *Nature*. 19 juillet 2012. Vol. 487, n° 7407, pp. 366-369. DOI [10.1038/nature11144](https://doi.org/10.1038/nature11144).
73. WAGNER, G. P., 1988. The influence of variation and of developmental constraints on the rate of multivariate phenotypic evolution. *Journal of Evolutionary Biology*. janvier 1988. Vol. 1, n° 1, pp. 45-66. DOI [10.1046/j.1420-9101.1988.1010045.x](https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1988.1010045.x).
74. WEBER, Marjorie G. et AGRAWAL, Anurag A., 2014. Defense mutualisms enhance plant diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 18 novembre 2014. Vol. 111, n° 46, pp. 16442-16447. DOI [10.1073/pnas.1413253111](https://doi.org/10.1073/pnas.1413253111).
75. WEST, Geoffrey B., BROWN, James H. et ENQUIST, Brian J., 1999. The Fourth

Dimension of Life: Fractal Geometry and Allometric Scaling of Organisms. *Science*. 4 juin 1999. Vol. 284, n° 5420, pp. 1677-1679. DOI [10.1126/science.284.5420.1677](https://doi.org/10.1126/science.284.5420.1677).

76. WINEMILLER, Kirk O., FITZGERALD, Daniel B., BOWER, Luke M. et PIANKA, Eric R., 2015. Functional traits, convergent evolution, and periodic tables of niches. *Ecology Letters*. août 2015. Vol. 18, n° 8, pp. 737-751. DOI [10.1111/ele.12462](https://doi.org/10.1111/ele.12462).
77. WRAY, Gregory A., 2007. The evolutionary significance of cis-regulatory mutations. *Nature Reviews Genetics*. mars 2007. Vol. 8, n° 3, pp. 206-216. DOI [10.1038/nrg2063](https://doi.org/10.1038/nrg2063).
78. WU, Chung-I, WANG, Guo-Dong et XU, Shuhua, 2020. Convergent adaptive evolution—how common, or how rare? *National Science Review*. 1 juin 2020. Vol. 7, n° 6, pp. 945-946. DOI [10.1093/nsr/nwaa081](https://doi.org/10.1093/nsr/nwaa081).
79. WU, Dong-Dong, YANG, Cui-Ping, WANG, Ming-Shan, DONG, Kun-Zhe, YAN, Da-Wei, HAO, Zi-Qian, FAN, Song-Qing, CHU, Shu-Zhou, SHEN, Qiu-Shuo, JIANG, Li-Ping, LI, Yan, ZENG, Lin, LIU, He-Qun, XIE, Hai-Bing, MA, Yun-Fei, KONG, Xiao-Yan, YANG, Shu-Li, DONG, Xin-Xing, ESMAILIZADEH, Ali, IRWIN, David M, XIAO, Xiao, LI, Ming, DONG, Yang, WANG, Wen, SHI, Peng, LI, Hai-Peng, MA, Yue-Hui, GOU, Xiao, CHEN, Yong-Bin et ZHANG, Ya-Ping, 2020. Convergent genomic signatures of high-altitude adaptation among domestic mammals. *National Science Review*. 1 juin 2020. Vol. 7, n° 6, pp. 952-963. DOI [10.1093/nsr/nwz213](https://doi.org/10.1093/nsr/nwz213).
80. YANG, Lu, RAVIKANTHACHARI, Nitin, MARIÑO-PÉREZ, Ricardo, DESHMUKH, Riddhi, WU, Mariana, ROSENSTEIN, Adam, KUNTE, Krushnamegh, SONG, Hojun et ANDOLFATTO, Peter, 2019. Predictability in the evolution of Orthopteran cardenolide insensitivity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 22 juillet 2019. Vol. 374, n° 1777, pp. 20180246. DOI [10.1098/rstb.2018.0246](https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0246).
81. YUAN, Jianbo, ZHANG, Xiaojun, GAO, Yi, ZHANG, Xiaoxi, LIU, Chengzhang, XIANG, Jianhai et LI, Fuhua, 2020. Adaptation and molecular evidence for convergence in decapod crustaceans from deep-sea hydrothermal vent environments. *Molecular Ecology*. octobre 2020. Vol. 29, n° 20, pp. 3954-3969. DOI [10.1111/mec.15610](https://doi.org/10.1111/mec.15610).

**Autrice :** BLANC Sophie

**Titre :** Convergence évolutive : mécanismes et limites de l'évolution

**Résumé :**

La convergence évolutive est le résultat de mécanismes évolutifs ayant conduit des organismes distants phylogénétiquement à acquérir des caractéristiques similaires en réponse à des pressions sélectives comparables. À travers une analyse théorique et une revue critique de la littérature, cette thèse explore ce phénomène fascinant sous différents angles. Cette étude vise à définir la convergence évolutive, à examiner les mécanismes biologiques ainsi que les forces et les contraintes évolutives sous-jacents à ce processus, et à comprendre son implication dans les théories évolutionnistes. Enfin, ce manuscrit explore les implications de la convergence pour l'évolution et la biodiversité, et ouvre la réflexion sur la capacité de la convergence à prédire l'évolution des lignées, tant sur Terre que dans des contextes extraterrestres.

**Mots-clés :**

convergence évolutive ; évolution ; sélection naturelle ; contraintes fonctionnelles, développementales, génétiques ; biodiversité ; adaptation ; contingence et répétabilité ; exobiologie

**Title :** Evolutionary convergence : mechanisms and limits of evolution

**Abstract :**

Convergent evolution is the result of evolutionary mechanisms that have led phylogenetically distant organisms to acquire similar characteristics in response to comparable selective pressures. Through a theoretical analysis and a critical review of the literature, this thesis explores this fascinating phenomenon from various perspectives. This study aims to define convergent evolution, examine the biological mechanisms as well as the evolutionary forces and constraints underlying this process, and understand its implications for evolutionary theories. Finally, this manuscript explores the implications of convergence for evolution and biodiversity, and opens up a discussion on the ability of convergence to predict the evolution of lineages, both on Earth and in extraterrestrial contexts.

**Keywords :**

evolutionary convergence ; evolution ; natural selection ; functional, developmental, genetic constraints ; biodiversity ; adaptation ; contingency and repeatability ; exobiology