

Finn Kjellberg

Histoire et causalité en écologie évolutive

Dans la conception darwiniste orthodoxe, tous les processus d'évolution résultent de processus populationnels (approche bottom-up). Les processus populationnels sont effectivement contingent, car ce sont les gènes dont la fréquence augmente dans les populations qui vont survivre à long terme et ceci même s'ils ne contribuent souvent pas à maximiser la probabilité de survie d'une espèce ou son « adaptation » au milieu. Cependant cette vision néglige nombre d'aspects de l'histoire du globe, des climats, des écosystèmes, des communautés et des espèces. Je vais présenter quelques exemples qui montrent en quoi prendre en compte les processus évolutifs autres que populationnels est nécessaire pour comprendre le vivant.

Chaque espèce de *Ficus* (environ 1000 espèces, plantes, angiospermes, moraceae) est pollinisée par une ou des espèces d'agaonidae (insectes, hyménoptères, chalcidiens) qui pénètrent dans les figes (inflorescence refermée sur elle-même dont l'intérieur est tapissé de fleurs) pour pondre. Une fleur femelle donnera ou bien une graine ou bien un insecte. La structure spatiale à l'intérieur de la fige est telle que les insectes sont sélectionnés pour pondre seulement dans les fleurs proches de la cavité, laissant les autres produire des graines : nous ne sommes pas dans un cas de course de vitesse évolutive (reine rouge). Beaucoup d'agaonidae pollinisent activement. Ce comportement de pollinisation est apparu une fois et a été perdu à de nombreuses reprises. Pourtant ces pertes sont souvent terminales dans les phylogénies et environ 2/3 des espèces restent à pollinisation active : il y a survie différentielle d'espèces de *Ficus* favorisant celles à pollinisation active.

Chaque espèce de *Ficus* héberge également dans ses figes un petit zoo composé de chalcidiens parasites pondant dans les fleurs, mais généralement de l'extérieur de la fige. Dans la famille des Sycophaginae on observe une transition du régime galligène au régime parasitoïde en Afrique, une à Madagascar, une aux Amériques : lorsque la stratégie parasitoïde manque dans les communautés d'insectes associées aux figes, elle va apparaître de façon quasi « déterministe ».

Les oscillations climatiques (liées aux cycles de Milankowitch, mais aussi sur des échelles de temps plus courtes) sont aussi à l'origine de phénomènes de tri d'espèces, facilitant la survie d'espèces dispersives généralistes capable de recoloniser rapidement les habitats après des périodes défavorables (e.g. après les glaciations). Si on regarde le complexe plante à fourmis-fourmis mutualistes, et fourmis parasites (*Leonardoxa africana*, *Petalomyrmex phylax* et *Cataulacus mckeyi*) en milieu équatorial proche du mont Cameroun, dans l'un des endroits du monde au climat supposé le plus stable, on observe les traces génétiques d'un processus d'expansion récent. Ce processus a mené à la sélection de formes dispersantes en front de colonisation et le retour vers les formes moins dispersantes, qui sont sélectionnées au sein de populations stables, est lent. Les oscillations climatiques passées ont donc eu un impact fort sur la biologie actuelle des espèces, partout dans le monde.

Finalement, le maintien systématique du sexe dans le vivant, sous une forme ou une autre, est une propriété émergente du vivant qui n'a que des explications particulières au niveau des espèces, mais il a une explication globale au niveau général : la perte de la sexualité conduit à la disparition des espèces. Il y a là deux niveaux de causalité et ne pas prendre en compte ces deux niveaux est une erreur classique.

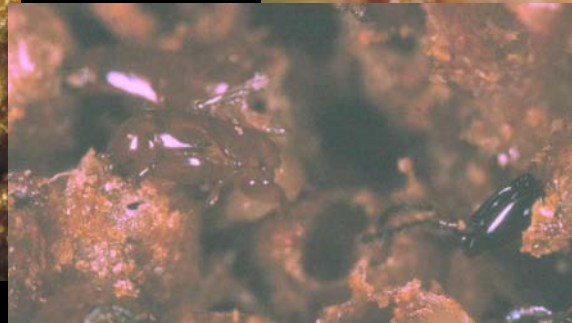
En conclusion, si les processus populationnels sont contingents, il est indispensable pour comprendre le vivant de prendre en compte les rétroactions des niveaux supérieurs sur le niveau population et organismique : seuls les mécanismes fins qui permettent la production de structures émergentes viables dans le temps survivent au cours des temps évolutifs.

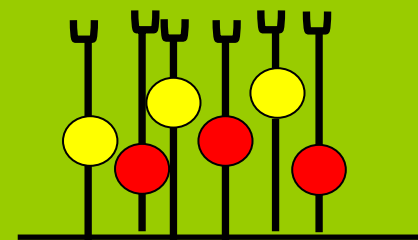
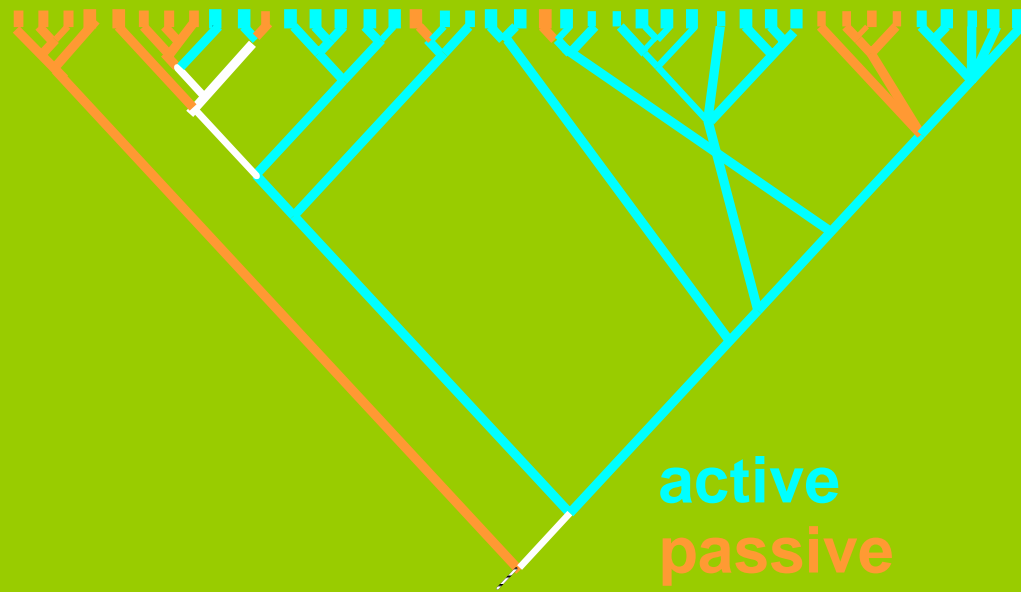
Le dogme darwiniste orthodoxe

Tous les processus d'évolution résultent
de processus populationnels (approche
bottom-up)

La génétique des populations est reine

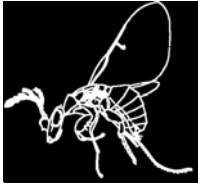
Cette vision néglige nombre d'aspects
de l'histoire



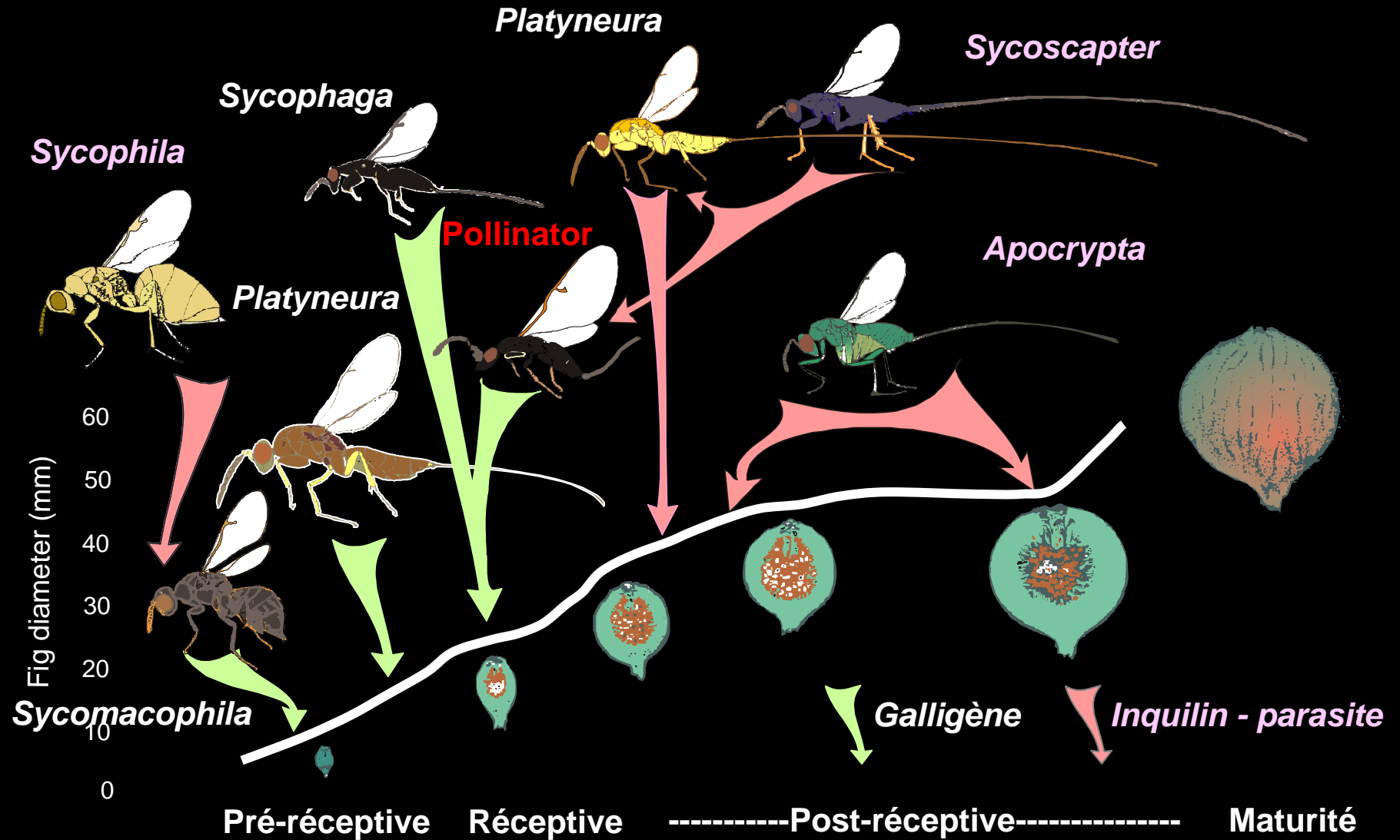


insectes
graines

1 acquisition de la pollinisation active, beaucoup de pertes



Structure de la communauté d'hyménoptères associée aux *Ficus* (le cas de *Ficus sur*)



La longueur de l'ovipositeur donne le stade de ponte et le régime alimentaire



Galligène précoce




Galligène tardif


parasitoïde



Un complexe spécifique plantes à fourmis-fourmis structuré par les oscillations climatiques



 Espèce sous montagnarde :
non myrmécophyte

 Espèce de plaine :
Myrmécophytes = fourmi + plante
+ champignon !

Signatures d'une expansion récente de l'aire de répartition génétique (perte de diversité) et biologique (forme dispersante)

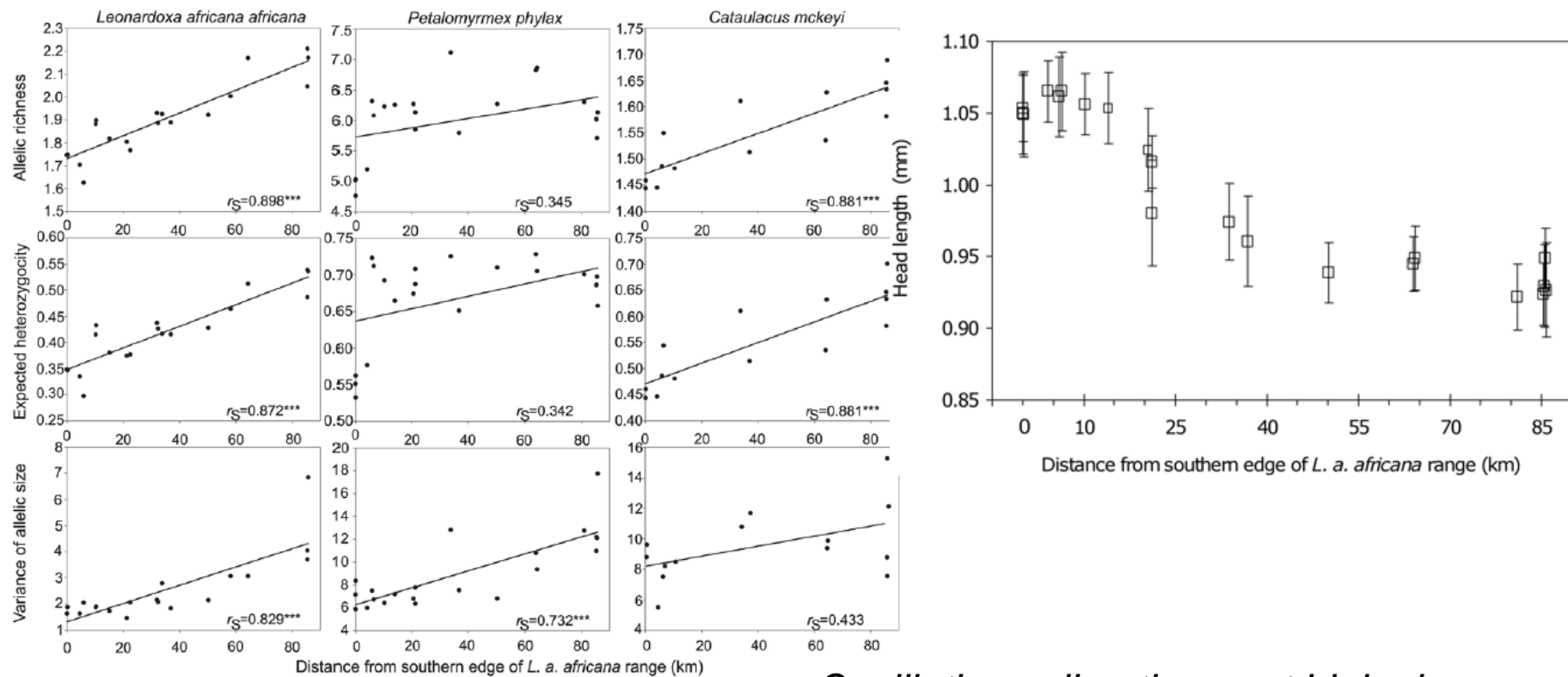
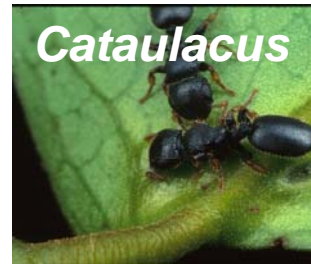
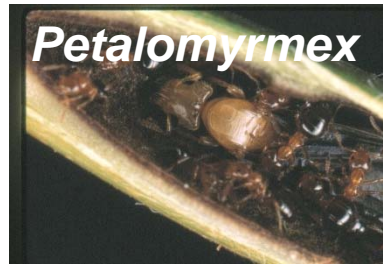


Figure 2. Genetic signatures of southward range expansion in the three species association. Geographic clines for π within-population genetic variation at microsatellite loci of the host-plant *Leonardoxa a. africana*, the mutualistic ant *Petalomyrmex* parasitic ant *Cataulacus mckeyi*. doi:10.1371/journal.pone.0005377.g002

Oscillations climatiques et biologie :
formes + dispersantes et + généralistes

In my volume 'On the Origin of Species' I have given only general reasons for my belief that it is apparently a universal law of nature that organic beings require an occasional cross with another individual; or, which is almost the same thing, that no hermaphrodite fertilises itself for a perpetuity of generations. Having been blamed for propounding this doctrine without giving ample facts, for which I had not, in that work, sufficient space, I wish to show that I have not spoken without having gone into details.



Evolution du sexe et niveaux de causalité