

ESTRATTO DAL VOLUME

La vita e la sua storia

Stato e prospettive degli studi di genetica

SCIENTIA 1985/1986

LA TRANSFORMATION DES ÉCOSYSTÈMES CADRE ET MOTEUR DE L'ÉVOLUTION DES ESPÈCES

Maxime Lamotte et Patrick Blandin

École Normale Supérieure, Paris

INTRODUCTION

L'évolution des êtres vivants repose sur la transformation progressive du patrimoine héréditaire des populations qu'ils constituent. Au sein de chaque espèce cette transformation est elle-même pour une large part la conséquence de la survie différentielle des individus, autrement dit de la sélection naturelle. Celle-ci effectue à chaque génération un tri dans l'extraordinaire diversité des génotypes que créent à chaque génération les mutations et plus encore les divers mécanismes de recombinaisons géniques. La réalité de ce mécanisme, qui constitue le fondement de la théorie synthétique de l'Évolution, apparaît avec une évidence croissante à mesure que s'accumulent les observations et les expériences de la Génétique des populations analysant les rôles respectifs des mutations, de la sélection, des migrations, des effectifs.

La Génétique des populations, cependant, et par elle l'interprétation des mécanismes de l'Évolution, a été marquée à l'origine par une orientation très théorique, sinon très mathématique, des recherches, avec les travaux de Fisher, Haldane, Wright puis Malécot. Les expérimentations en laboratoire, et même les études de terrain, lorsqu'elles se sont développées ensuite, sont restées pour la plupart dans le cadre de populations monospécifiques, en raison de la formation essentiellement génétique de leurs auteurs et aussi de la nécessité de considérer d'abord des phénomènes relativement simples. Le volume de Ford (1964) intitulé pourtant *Ecological Genetics* et celui qui a été édité par Creed (1971), *Ecological Genetics and Evolution*, sont caractéristiques à cet égard.

Une population ne saurait cependant vivre isolée. Elle est nécessairement placée dans un contexte plus vaste et plus varié, qui comprend, en plus du milieu physique lui-même, une multitude d'autres espèces. De celles-ci, certaines seront des proies, d'autres des prédateurs, ou des parasites, d'autres encore des compétiteurs ou des mutualistes. Toute espèce dépend ainsi de façon étroite de tous les facteurs abiotiques et plus encore biotiques du milieu qui l'entoure. Au sein

d'un réseau complexe d'interactions, la vie et la survie de ces populations sont liées intimement au fonctionnement des écosystèmes dont elles font partie. La rigueur de ces interactions laisse à penser l'importance qu'aura toute variation de ces écosystèmes sur l'évolution de chacune des espèces qui les composent.

A ce jour, l'extraordinaire diversité des biocénoses, leur hétérogénéité et leurs variations continuelles dans le temps, n'ont pas reçu de la part des généticiens de populations l'attention qu'elles méritaient dans l'interprétation des modalités et des mécanismes de l'Evolution. Autrement dit, les apports des recherches écologiques, même quand ils sont devenus classiques, n'ont pas été intégrés suffisamment dans la compréhension de ce phénomène à la fois discret, grandiose et complexe qu'est l'Evolution des êtres vivants.

Nous nous proposons ici d'attirer l'attention sur un certain nombre de faits qui font de la sélection naturelle un concept bien plus riche que celui de simple paramètre entrant dans les équations de la Génétique des populations parce que porteur de conséquences évolutives bien plus diverses et plus imprévisibles. Ces faits, bien que généralement fort connus, prennent une autre dimension lorsqu'on les replace dans une perspective pleinement écologique.

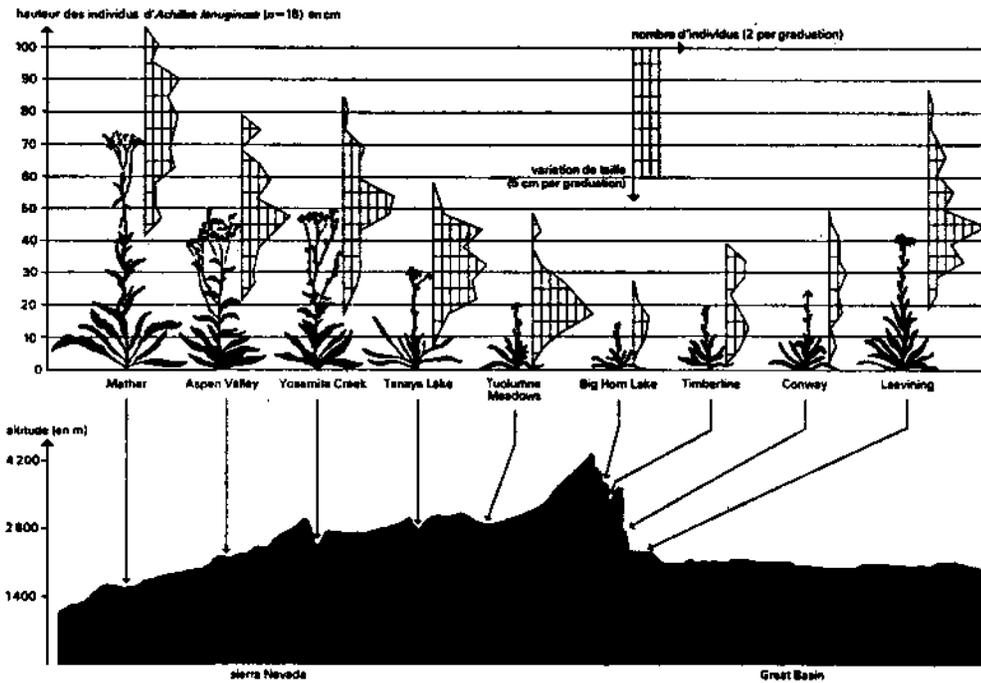
COMPOSITION GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS ET MILIEU: UN AJUSTEMENT RIGOUREUX ET RAPIDE

Deux ensembles de résultats convergent pour apporter la preuve de la dépendance étroite de la composition génétique d'une population vis-à-vis des facteurs du milieu où elle vit. Le premier ensemble concerne les différences génétiques liées aux variations des divers facteurs externes d'un point à un autre de l'aire de répartition des populations. Le second se rapporte aux changements de la composition génétique des populations déterminés par des modifications des facteurs externes au cours du temps, par exemple au cours des cycles saisonniers.

A - *Ajustement spatial*. D'un point à un autre de l'aire de répartition d'une espèce, des variations de fréquences de certaines structures génotypiques apparaissent, lorsqu'une étude précise en est faite, et ces variations sont manifestement liées aux facteurs du milieu. On peut utiliser, pour décrire une telle situation, le terme d' 'écogénotypes'.

Dans l'espèce végétale *Achillea lanuginosa*, par exemple, qui vit dans la Sierra Nevada de Californie, des lignées génétiques très différentes par la taille et le port ont été mises en évidence aux diverses altitudes (fig. 1); elles représentent des réponses adaptatives aux différences de température (Clausen, Keck et Hiesey, 1948).

Dans le règne animal, l'exemple sans doute le plus anciennement connu est celui des 'races de température' dont la nature génétique a été mise en évidence chez *Drosophila funebris* par Timofeeff-Ressowsky (1935). Chez cette espèce répandue dans toute l'Europe les lignées provenant du nord de la Russie présentent une vitesse optimale de développement à 15° C tandis que celles qui viennent du sud de l'Europe se développent plus rapidement à 26° C, ce qui traduit une adaptation des génotypes aux conditions de température du milieu. Dobzhansky (1955) a



1 - Hauteur et port de plants d'*Achillea lanuginosa* provenant de diverses altitudes de la Sierra Nevada mais cultivés tous dans les mêmes conditions dans un jardin de Stanford. Les histogrammes indiquent la distribution des tailles de chaque série (d'après Clausen, Keck et Hiesey, 1948).

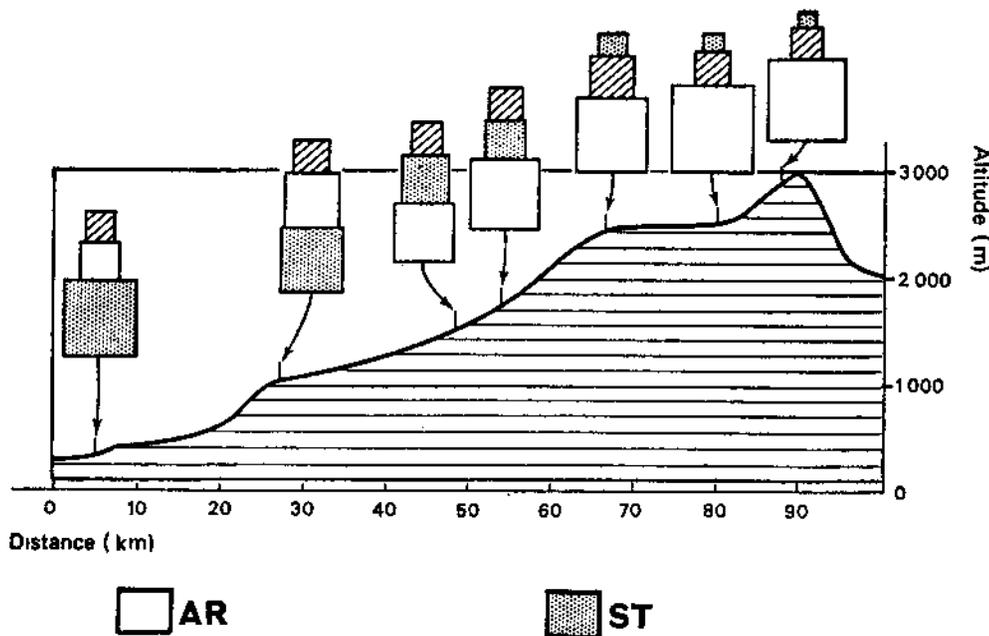
Altezza e portamento di piante di *Achillea lanuginosa* prelevate in Sierra Nevada a varie altitudini e quindi coltivate tutte alle stesse condizioni in un giardino di Stanford. Gli istogrammi indicano la distribuzione delle altezze in ogni serie (da Clausen, Keck e Hiesey, 1948).

étudié chez *Drosophila pseudoobscura* un exemple du même type où l'ajustement au gradient climatique se fait par des équilibres différents des remaniements chromosomiques (fig. 2).

Chez le Mollusque polymorphe *Cepaea nemoralis* les génotypes porteurs du gène 'Brun' de coloration de la coquille ne se rencontrent en nombre que dans les zones les plus froides de l'aire de l'espèce tandis que les formes jaunes dominent au contraire dans les régions les plus sèches et les plus chaudes.

Chez la Phalène du bouleau, *Biston betularia*, la forme mélanique est prédominante dans les populations qui occupent les forêts où la pollution a fait disparaître les lichens et donne aux troncs une teinte noirâtre. C'est au contraire la forme claire qui peuple les zones non polluées où les arbres sont toujours couverts de lichens à côté desquels sa coloration constitue un camouflage efficace contre les Oiseaux prédateurs (Kettlewell, 1955, 1956, 1957, 1958, 1961).

Dans le cas des Vertébrés homéothermes, les 'règles écologiques' proposées par divers auteurs illustrent bien l'étroite adaptation des populations locales au milieu ambiant, et plus spécialement ici aux conditions physiques de ce milieu. Rappelons seulement qu'à l'intérieur d'une espèce — ou d'un groupe d'espèces voisines — les tailles les plus grandes se rencontrent dans les régions les plus froides



2 - Variation des fréquences des remaniements chromosomiques de *Dr. pseudoobscura* selon un gradient d'altitude. La fréquence de l'inversion ST (standard) diminue à mesure que l'altitude s'élève tandis que celle de AR (arrowhead) augmente. La surface des carrés est proportionnelle aux fréquences (d'après Dobzhansky, 1955).

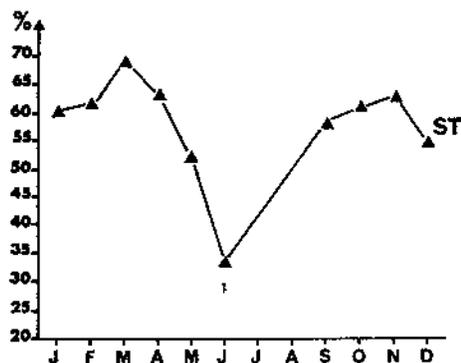
Variation delle frequenze dei riordinamenti cromosomici in *Drosophila pseudoobscura* lungo un gradiente di altitudine. La frequenza dell'inversione ST (standard) diminuisce con l'aumentare dell'altitudine mentre quella di AR (arrowhead) aumenta. La superficie dei quadrati è proporzionale alle frequenze (da Dobzhansky, 1955).

(Règle de Bergmann). Corollaire de la règle précédente, les appendices les plus courts se rencontrent en climat froid, les plus longs en climat chaud, là où il importe de mieux dissiper la chaleur (Règle d'Allen).

D'une manière générale, l'existence du 'polytypisme' au sein de la plupart des espèces est la traduction de cette adaptation des populations locales aux différences des conditions, tant biotiques qu'abiotiques, du milieu.

B - *Ajustement temporel*. Les variations au cours du temps de la composition génétique des populations en réponse à des modifications du milieu sont bien illustrées par le cas des changements saisonniers de la fréquence relative de diverses inversions chromosomiques chez *Drosophila pseudoobscura* ainsi que le rappelle la figure 3 (Wright et Dobzhansky, 1946). Les expériences en cages à populations ont pu mettre en évidence que les fréquences observées en période froide et en été correspondaient aux valeurs d'équilibre obtenues à 16° C et 26° C respectivement.

Dans les pullulations cycliques de diverses espèces de Rongeurs — Campagnols, Lemmings, Lièvres — on a mis en évidence un changement des fréquences de génotypes plus ou moins adaptés à la vie en fortes densités selon l'étape de la



3 - Ajustement saisonnier de la fréquence de l'inversion chromosomique (standard) dans les populations de *D. pseudoobscura* de Mount San Jacinto, Californie (d'après Wright et Dobzhansky, 1946).

Fluttuazione stagionale delle frequenze dell'inversione cromosomica standard in popolazioni di *Drosophila pseudoobscura* provenienti da Mount San Jacinto, California (da Wright e Dobzhansky, 1946).

pullulation. A terme, des génotypes déterminant des comportements agonistiques peuvent apparaître, mécanisme qui favorise la régulation de la densité (Chitty, 1967; Krebs et Myers, 1974).

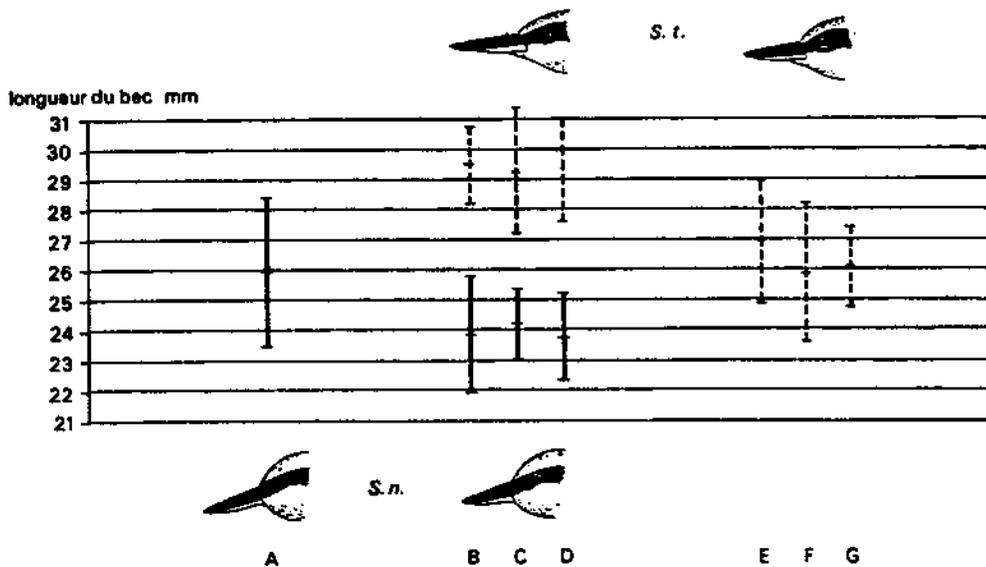
Plus importantes sans doute, mais souvent plus difficiles à démontrer, sont les variations nées des changements du contexte biocénotique, c'est-à-dire des autres espèces de l'écosystème.

On peut citer en premier lieu la diversification de l'aspect extérieur des animaux qui suit l'élimination de leurs prédateurs. Au pelage de type 'sauvage' seul présent auparavant s'ajoutent alors des mutants de couleurs diverses. Le fait, signalé par exemple chez les Lapins d'Australie, est la contre-épreuve de l'adaptation très stricte du pelage comme camouflage vis-à-vis des prédateurs. Parmi les Oiseaux la considérable diversité de plumage qui existe chez les Pigeons Biset des villes procède du même mécanisme.

Dans le monde végétal, on a signalé chez l'espèce *Camelina linicola* un accroissement rapide de sa ressemblance avec le Lin cultivé au milieu duquel elle se développe; cette ressemblance de la taille, du port, des fruits, en facilite le réensemencement dans les champs de Lin (Zinger, 1909; Stebbins, 1950).

Les plus souvent, cependant, l'action sélective du contexte biocénotique fait intervenir des mécanismes qui sont sans rapport avec les caractères les plus visibles des organismes, et par conséquent difficiles à détecter. Ford (1971) a ainsi montré que les papillons de l'espèce *Maniola jurtina* qui portent à la face ventrale des ailes postérieures un nombre élevé de petits ocelles — peu visibles au demeurant — sont rares dans la nature tandis qu'ils deviennent abondants en élevage. La cause en est que cette forme à nombreux ocelles est plus sensible à l'action d'un Hyménoptère parasite qui est fréquent dans la nature mais absent dans les élevages !

Une autre manifestation des modifications — dans le temps comme dans l'espace — liées au contexte biocénotique est le déplacement des caractères que provoque chez des espèces voisines le phénomène de compétition. Deux espèces très semblables dont les aires de répartition se chevauchent peuvent avoir tendance à exagérer leurs différences dans les zones où elles entrent en compétition, de sorte que leurs niches se recouvrent moins (fig. 4). C'est l'effet Wallace décrit par



1 - Modification d'un caractère chez deux espèces, *Sitta tephronota* (en haut) et *Sitta neumayer* (en bas), dans la zone de chevauchement de leurs aires de répartition. Dans les régions où chacune des espèces vit seule (A: Dalmatie et Grèce; E, F, G: Khurasan, Afghanistan, Pamir et Hindou Kouch), la longueur du bec est moyenne. Là où elles coexistent (B, C, D: Azerbaïdjan, nord de l'Iran, Kirman, Luristan), le bec devient plus long chez *S. tephronota* (en traits discontinus), plus court chez *S. neumayer* (en traits continus) (d'après Vaurie, 1951).

Divergenza di un carattere in due specie, *Sitta tephronata* (in alto) e *Sitta neumayer* (in basso) nell'area di sovrapposizione dei loro areali. Nelle regioni occupate da una sola delle specie (A: Dalmazia e Grecia; E, F, G: Khurasan, Afghanistan, Pamir e Hindou Kouch), la lunghezza del becco è intermedia; nelle aree di simpatria (B, C, D: Azerbaïdjan, Iran settentrionale, Kirman, Luristan), *S. tephronota* ha un becco più lungo (tratti discontinui), mentre *S. neumayer* lo ha più corto (tratti continui) (da Vaurie, 1951).

exemple à propos de la longueur du bec chez les espèces *Sitta tephronata* et *Sitta neumayer* (Vaurie, 1951).

C - Rôle majeur du polymorphisme dans l'adaptation rapide des populations. On remarquera que tous les changements génétiques qui ont pu être observés en l'espace de quelques générations concernent des fréquences de caractères polymorphes dont les gènes préexistaient dans la population au moment du changement de milieu. Le polymorphisme apparaît ainsi comme l'une des conditions préalables à tout changement génétique rapide.

Chez les formes sexuées qui constituent la grande majorité des espèces animales et végétales non microscopiques, en effet, les effectifs ne sauraient atteindre, comme dans les populations de microorganismes, des valeurs permettant l'apparition d'un nombre important de mutations en une seule génération. Deux mécanismes vont alors permettre de multiplier de façon presque illimitée la diversité qu'elles introduisent: c'est d'une part la recombinaison génétique liée à la reproduction sexuée, d'autre part le polymorphisme génétique lié au maintien au même locus, chez un hétérozygote, de deux allèles différents. Sans rechercher et discuter ici les causes de sa persistance dans les populations, on sait mainte-

nant, grâce aux analyses électrophorétiques des protéines, l'omniprésence de ce polymorphisme et par conséquent le nombre considérable de génotypes différents présents simultanément dans une population, ainsi que le nombre presque illimité de génotypes nouveaux susceptibles d'apparaître par recombinaison à chaque génération (voir par exemple Lamotte, 1960).

C'est cette extraordinaire diversité génétique présente à chaque génération qui permet à une population de répondre sans délai au défi que représente pour elle toute modification des facteurs abiotiques ou biotiques du milieu où elle vit.

L'exemple cité précédemment des variations saisonnières de la fréquence des inversions chromosomiques chez *Drosophila pseudoobscura* est une belle démonstration de ce pouvoir adaptatif presque instantané. C'est le cas aussi du développement des mutants mélaniques de *Biston betularia* dans les forêts polluées. Dans le premier exemple, le facteur sélectif en jeu est de nature physique — la température du milieu —; dans le second il est de nature biologique, c'est l'action des prédateurs visuels, les Oiseaux, par l'intermédiaire de la couleur des troncs.

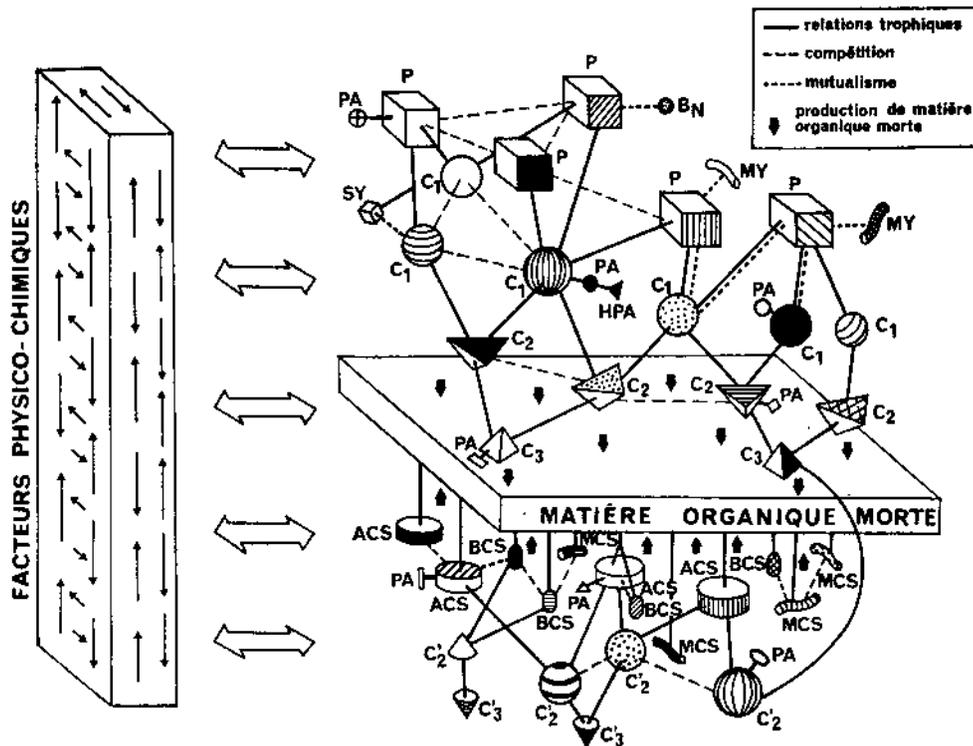
LES INTERACTIONS, FONDEMENT DU FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES

Un écosystème n'est pas une simple juxtaposition de populations. C'est un système biologique intégré dont le fonctionnement repose sur un flux continu de matière et d'énergie entre ces populations, dans le cadre d'un réseau trophique complexe. C'est aussi une communauté d'organismes dont la cohésion est assurée par la complémentarité de leurs fonctions, sous la double contrainte des facteurs externes du milieu et des facteurs internes liés soit aux populations elles-mêmes, soit aux relations entre ces populations (fig. 5). Les unes comme les autres de ces caractéristiques impliquent un ensemble d'interactions dont il convient de préciser les différents aspects.

A - Les interactions entre les organismes et le milieu physico-chimique. De très nombreux chercheurs se sont consacrés, dans une perspective autoécologique, à la détermination des effets des facteurs du milieu sur la physiologie et la répartition des organismes. C'est là un domaine trop classique de l'Écologie pour qu'il soit utile de s'y attarder.

D'autres études, menées à l'échelle des écosystèmes, ont souligné l'influence que, par leur répartition dans l'espace et par leurs activités, les organismes exercent à leur tour sur les composantes physiques et chimiques de leurs biotopes.

Ainsi, dans un écosystème terrestre, l'architecture de la végétation conditionne la répartition des rayonnements, la circulation atmosphérique, l'écoulement des précipitations: de ce fait, elle joue un rôle essentiel dans le déterminisme en chaque point des conditions thermiques et hydriques. La nature chimique des productions végétales oriente pour une part la dynamique de la décomposition des litières, donc le degré d'accumulation des matériaux sur le sol. La quantité de ceux-ci, leur structure, influent sur la circulation de l'air et de l'eau dans le sol et créent de place en place des microclimats particuliers qui conditionnent la présence et l'activité de la microflore édaphique et de la pédofaune. Celle-ci agit à son tour



5 - Les divers types d'interactions au sein d'un écosystème. Les végétaux producteurs primaires (P), élaborent la matière organique grâce à la photosynthèse; ils peuvent avoir des relations symbiotiques avec des bactéries fixatrices d'azote (BN) ou avec des champignons mycorhiziens (MY). La matière végétale est consommée par des animaux consommateurs primaires (C₁), parfois grâce à des symbiotes du tractus digestif (SY). Ces animaux subissent une prédation de la part des consommateurs secondaires (C₂), et il existe même des prédateurs de prédateurs (C₃). A tous les niveaux existent des parasites (PA), bactéries, champignons, animaux, et même des hyperparasites (HPA). La matière organique morte est consommée par des saprophages, bactéries (BCS), champignons (MCS) et animaux (ACS), à partir desquels se nourrissent des animaux prédateurs (C₁), qui peuvent être consommés par d'autres prédateurs de niveau C₂. Toutes les relations biotiques sont sous la dépendance des facteurs physico-chimiques du milieu, eux-mêmes modifiés par les organismes vivants. Chaque symbole représente une espèce différente.

I vari tipi di interazioni esistenti in un ecosistema. Le piante, produttori primari (P), elaborano la materia organica mediante la fotosintesi; possono avere relazioni di tipo simbiotico con batteri fissatori di azoto (BN) o con funghi (micorrize, MY). Animali consumatori primari (C₁) si nutrono di materia vegetale, eventualmente grazie a simbioti del tratto digestivo (SY). Questi animali vengono predati da consumatori secondari (C₂); esistono inoltre predatori dei predatori (C₃). A tutti i livelli si trovano parassiti (PA), batteri, funghi, animali e iperparassiti (HPA). La materia organica morta viene utilizzata da saprofiti, batteri (BCS), funghi (MCS) e animali (ACS), di cui si nutrono animali predatori (C₁), che a loro volta possono essere mangiati da altri predatori del livello C₂. Tutte le relazioni biotiche dipendono dai fattori fisico-chimici ambientali, che a loro volta vengono modificati dagli organismi viventi. Ogni simbolo rappresenta una specie diversa.

sur la matière organique, la transforme, la déplace et contribue à la production des agrégats argilo-humiques, lesquels jouent un rôle important dans les propriétés structurales du sol et son comportement hydrique. D'une façon générale, la faune contribue ainsi au déterminisme du pédoclimat (Mangenot et Toutain, 1980).

On pourrait évoquer des faits du même ordre dans le cas d'écosystèmes aquatiques, ne serait-ce que le rôle des producteurs primaires vis-à-vis de la péné-

tration de la lumière, ou celui des Invertébrés benthiques dans le fonctionnement de l'interface eau-sédiment.

Au total, si chaque écosystème est globalement soumis à l'influence de facteurs topographiques, lithologiques et climatiques dont le déterminisme lui est extérieur, il produit lui-même, en son sein, entre les organismes et les facteurs mésologiques, des interactions qui créent des déterminismes à double sens.

B - Les divers types de relations interspécifiques. Ce n'est pas d'aujourd'hui que la biologie s'est attachée à décrire les multiples relations qui peuvent exister entre les êtres vivants. L'approche écologique de ces phénomènes a toutefois introduit un nouvel éclairage en montrant l'importance fonctionnelle de ce qui ne fut parfois rien d'autre qu'un motif de curiosité pour les naturalistes.

Le développement de l'écologie que l'on pourrait qualifier de 'trophico-dynamique', à la suite de Lindeman (1942), a bien évidemment conduit à accorder la plus grande importance aux relations interspécifiques qui assurent la circulation de la matière et de l'énergie au sein des écosystèmes. Trois types de relation peuvent être ainsi distingués.

Le 'broutage' est le fait d'animaux qui se nourrissent aux dépens de plusieurs hôtes au cours de leur vie, mais n'en prélevant à chaque fois qu'une partie, de sorte que cela n'entraîne pas de mortalité immédiate des individus utilisés. Ce type d'interaction concerne évidemment au premier chef les animaux phytophages et les producteurs primaires qu'ils exploitent, mais aussi des espèces consommatrices d'animaux coloniaux, tels certains Gastéropodes marins ou des Poissons brouteurs de coraux; il concerne aussi de nombreux animaux hématophages comme les Moustiques et les Tiques.

Le 'parasitisme' désigne une association de longue durée entre deux organismes dont l'un (le parasite) se nourrit aux dépens de l'autre (l'hôte): la probabilité de survie de celui-ci en est amoindrie. Il convient de remarquer que beaucoup d'espèces ne sont parasites que durant une partie de leur vie: il en est ainsi de Lépidoptères dont les chenilles se développent sur une seule plante et, plus généralement, de la majorité des Insectes parasites.

Contrairement aux deux types de relation précédents, la 'prédation' implique au contraire la mort à brève échéance de chaque individu sur lequel le prédateur prélève sa nourriture, même si ce prélèvement n'est que partiel. Le monde animal regorge d'exemples aussi variés que spectaculaires, mais la prédation ne met pas seulement en jeu des animaux. Ainsi les Bactéries sont-elles la proie de multiples Protozoaires, phénomène dont l'importance fonctionnelle est sans doute sous-estimée. Des animaux sont eux-mêmes la proie de certaines plantes, mais cela ne représente vraisemblablement que des flux trophiques restreints.

Parallèlement aux recherches consacrées à la quantification des flux qu'assurent les relations trophiques au sein des écosystèmes, des travaux ont porté sur la structure des peuplements. Ils ont cherché à comprendre par quels mécanismes des espèces souvent nombreuses, phylogénétiquement et biologiquement voisines,

pouvaient coexister au sein d'un même écosystème. Dans le contexte de ce problème posé notamment par Hutchinson (1959) et développé par l'école de Mac Arthur, un rôle capital a été attribué aux interactions liées à la 'compétition'. Celles-ci peuvent d'ailleurs revêtir deux aspects.

Dans un premier type de situation, les compétiteurs agissent directement les uns sur les autres, par exemple en émettant des substances toxiques, ou encore au travers de comportements agonistiques.

Dans le second cas, des espèces peuvent être en concurrence pour l'exploitation d'une ressource limitante et l'espèce qui possède la meilleure efficacité d'exploitation réduit les disponibilités laissées à l'autre, ce qui peut conduire à son exclusion; l'interaction est donc ici indirecte.

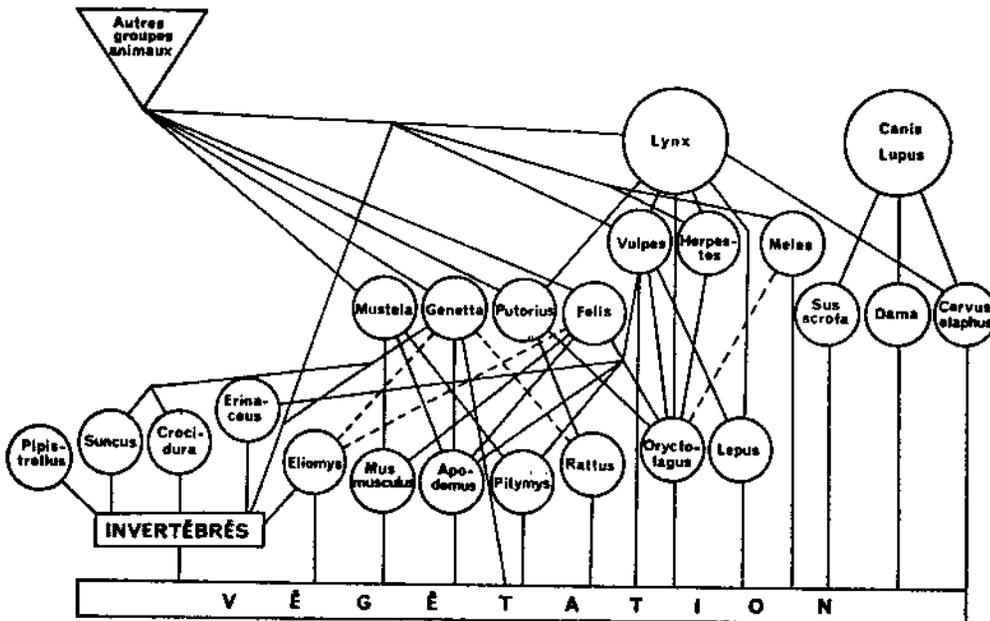
Nombreux sont les auteurs qui ont invoqué la compétition pour interpréter la structure des *guildes*, groupes d'espèces exploitant de la même façon une même ressource (Root, 1967): les modalités du partage des ressources résulteraient exclusivement du jeu des compétitions au cours de l'évolution des espèces. Dans la réalité, le phénomène est rarement facile à démontrer de façon rigoureuse et l'importance excessive accordée à la compétition a été stigmatisée par certains auteurs allant jusqu'à parler ironiquement d'un « Grand Dieu Compétition » (Simberloff, 1984). Il n'en reste pas moins que la compétition a pu être mise en évidence dans un certain nombre de cas, en particulier lorsqu'elle est directe. Les interactions compétitives jouent donc assurément un rôle dans l'organisation et le fonctionnement des écosystèmes, même si ce rôle, souvent subtil, reste difficile à apprécier à sa juste valeur.

Au contraire des interactions précédentes, qui sont préjudiciables à l'un au moins des partenaires, il en est d'autres qui accroissent la probabilité de survie des organismes en jeu et favorisent le renouvellement des populations auxquelles ils appartiennent: il s'agit des 'interactions mutualistes'. Il y a longtemps que des cas de 'symbiose' ont été décrits et que l'on a souligné par exemple l'importance des animaux pollinisateurs dans la reproduction des Phanérogames. Sans doute n'a-t-on cependant pas suffisamment mesuré l'importance de ces phénomènes mutualistes dans l'ensemble du fonctionnement des écosystèmes. Certains chercheurs en découvrent maintenant les vertus et il peut être tentant de tout interpréter en terme de mutualisme. Le prédateur qui élimine des individus affaiblis n'améliore-t-il pas le fonctionnement démographique de la population de proies? Les Bactéries qui minéralisent — et donc utilisent — les débris végétaux morts n'apportent-elles pas aux végétaux vivants les éléments dont ceux-ci ont besoin? Ici encore, pour que le concept de mutualisme garde un contenu précis, la recherche devra dégager avec discernement, parmi les phénomènes interactifs, ceux qui se traduisent par un réel accroissement réciproque des probabilités de survie des populations concernées.

C - *Généralité et complexité des interactions dans un écosystème.* Considérant les ensembles que forment les organismes et les facteurs abiotiques, ensembles pour lesquels il créa le terme d' 'écosystème', Tansley (1935) écrivait: « il y a constamment des interactions des plus variées au sein de chaque système, non seulement entre les organismes, mais aussi entre ceux-ci et le milieu organique ». Tansley

ne fut certes pas le premier à concevoir l'importance écologique des interactions, mais c'est bien afin de souligner leur caractère essentiel qu'il utilisa le terme de 'système' pour composer un vocable devant désigner « les unités naturelles fondamentales occupant la surface terrestre ».

Déjà, en présentant sa conception trophico-dynamique de l'écologie, Lindeman (1942) n'avait pas manqué d'attirer l'attention sur l'importance du concept d'écosystème dans l'interprétation des phénomènes écologiques. De fait, l'écologie est devenue de plus en plus systémique, en prenant en compte l'analyse des relations, des interactions et des régulations entre les populations (fig. 6). Ce développement

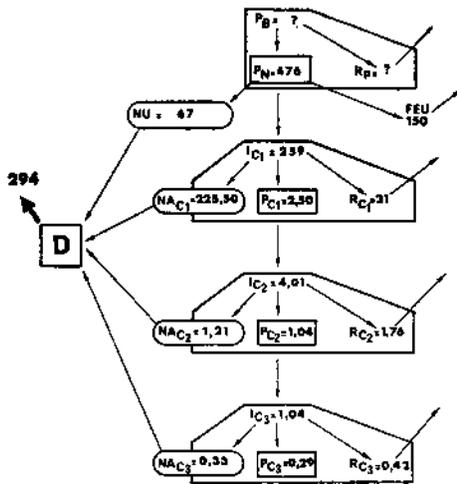


6 - Schéma des relations trophiques de la communauté des Mammifères de Doñana (Espagne) (d'après Valverde, 1967).

Schema delle relazioni trofiche esistenti nella comunità di Mammiferi di Doñana (Spagna) (da Valverde, 1967).

a été renforcé de nos jours grâce aux possibilités de modélisation et de simulation offertes par des ordinateurs de plus en plus performants.

Dans ces domaines, les recherches ne peuvent toutefois avancer qu'au prix d'un grand nombre de simplifications, comme celles qu'il faut envisager pour analyser le fonctionnement d'un réseau trophique. C'est seulement alors qu'il devient possible de décrire les traits fonctionnels majeurs, telles les grandes voies de circulation de l'énergie et les rendements des transferts énergétiques entre grandes catégories trophiques (fig. 7). On peut ainsi faire apparaître certaines des contraintes importantes qui conditionnent le fonctionnement d'un écosystème.



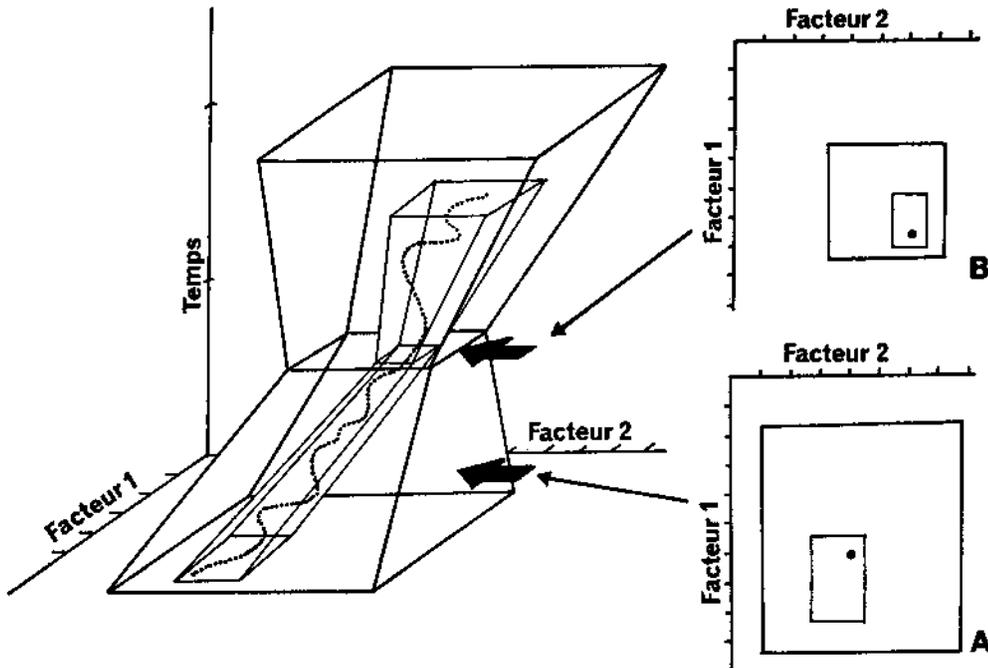
7 - Schéma simplifié des flux d'énergie dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) (en $\text{kJ} \times 10^6$) (d'après Lamotte, 1978).

Schema semplificato dei flussi di energia esistenti nella savana di Lamto, Costa d'Avorio (in $\text{kJ} \times 10^6$) (da Lamotte, 1978).

Un tel fonctionnement et d'une manière plus générale les relations qui en sont la trame ne peuvent toutefois être véritablement compris que si l'on descend au niveau des individus eux-mêmes. De fait, une biocénose est formée d'un assemblage particulier d'individus, situation héritée du jeu des interactions qui ont précédemment affecté ces individus et leurs prédécesseurs qui ont depuis disparu. Chaque individu présent dispose de potentialités qui lui sont propres et définissent ses relations possibles avec l'écosystème. Ces potentialités, déterminées à la formation de l'individu par son patrimoine génétique, correspondent à ce que l'on peut appeler sa 'niche fondamentale' (Mac Mahon *et al.*, 1981). Cependant, l'expression du génome peut être orientée dans une voie particulière du fait des circonstances rencontrées par l'organisme au cours de son développement, ce qui conduit à une niche plus restreinte, la 'niche effectivement réalisable' de l'individu. Enfin à chaque instant de son existence, celui-ci présente avec les diverses composantes de son milieu des relations plus précises qui correspondent à ce que l'on peut appeler sa 'niche réalisée' (fig. 8).

La biocénose est ainsi constituée d'ensembles d'individus réalisant leurs niches dans une dynamique d'interactions directes et indirectes, dynamique qui est modulée par des contraintes externes telles que les variations du contexte physico-chimique. Pour chaque individu, la réalisation de la niche est donc l'expression de ses potentialités dans le cadre qu'impose à chaque instant l'état des composantes abiotiques et biotiques.

Considérant les individus d'une même espèce qui coexistent à un moment donné, leurs niches réalisables diffèrent en fonction d'une part de la diversité de leurs patrimoines génétiques et d'autre part des divergences dans leurs développements individuels. Ces niches n'ont pas toutes les mêmes probabilités de réalisation à un instant donné, car les potentialités individuelles confèrent aux organismes



8 - Evolution temporelle des niches d'un individu. La 'niche fondamentale' (trait continu épais) est déterminée héréditairement; au cours du développement les contraintes du milieu, en limitant l'expression du génome, restreignent les potentialités de l'individu et déterminent ainsi sa 'niche réalisable' (en trait continu fin). A chaque instant (A et B par exemple) enfin, l'individu se trouve dans des conditions concrètes bien définies correspondant à ce que l'on peut appeler sa 'niche réalisée' (trait en pointillé) (d'après MacMahon et al., 1981, modifié).

Evoluzione temporale delle nicchie di un individuo. La 'nicchia fondamentale' (tratto continuo spesso) è determinata geneticamente; nel corso dello sviluppo le restrizioni imposte dall'ambiente limitano l'espressione del genoma e riducono le potenzialità dell'individuo, determinando la sua 'nicchia realizzabile' (tratto continuo sottile). In ogni istante (per esempio A e B) l'individuo si trova in condizioni concrete ben precise che corrispondono alla sua 'nicchia realizzata' (tratto punteggiato) (modificato da MacMahon et al., 1981).

un degré plus ou moins grand de préadaptation à ce que vont être à cet instant les caractéristiques abiotiques et biotiques du système, donc notamment l'état du réseau d'interactions. Il en résulte des différences dans les probabilités de transmission des patrimoines génétiques individuels aux générations suivantes de sorte qu'à tout instant le réseau d'interactions qui est la trame de l'écosystème oriente l'action de la sélection naturelle.

MODALITÉS ET CONSÉQUENCES DIRECTES DES CHANGEMENTS DU MILIEU ABIOTIQUE

On a vu l'accord étroit qui existe entre la composition génétique des populations et le milieu où elles vivent. Tout changement du milieu ne peut donc qu'entraîner des modifications génétiques dans toutes les espèces qui composent un écosystème. Les modifications qui semblent le plus évidemment susceptibles d'influer sur un écosystème sont celles des *facteurs physiques et chimiques* caractérisant le milieu

abiotique au sein duquel vit la biocénose. De telles modifications se produisent continuellement, mais il importe d'en considérer l'échelle de temps.

Chaque jour, en effet, les conditions physiques du milieu varient en fonction de la présence ou de l'absence du soleil. Le rythme d'activité des végétaux en est étroitement dépendant mais aussi celui des animaux, soit directement en rapport avec l'éclairement, soit par suite des variations de température et d'humidité qui lui sont liées. De même l'activité des organismes et la dynamique de leurs populations varient à l'échelle des saisons. Il s'agit là toutefois, dans un cas comme dans l'autre, de variations cycliques qui caractérisent la structure temporelle de l'écosystème et non son évolution, terme sous lequel on doit entendre un changement définitif, au moins à notre échelle d'observation humaine. Cette évolution peut être rapide dans certains cas et se faire en quelques années; plus souvent elle s'étale sur des décennies, voire des siècles sinon des millénaires. On conçoit l'importance que peut avoir sur la biocénose cette vitesse de variation du milieu.

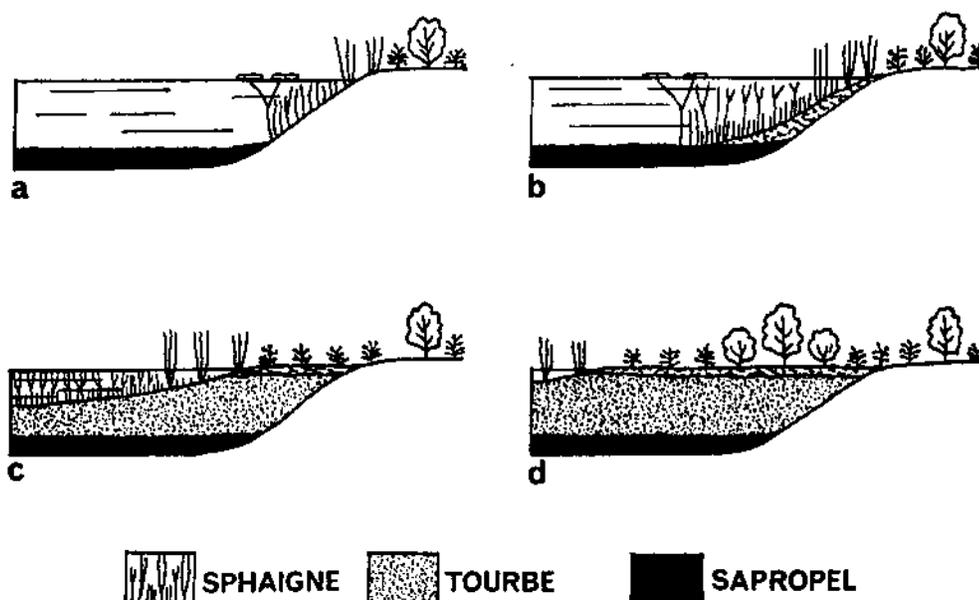
L'amplitude du changement, ou mieux le rapport entre amplitude et vitesse de variation, ne sont pas moins importants à considérer. Il existe en effet des transformations rapides et brutales du milieu, comme la submersion d'une zone précédemment émergée ou l'incendie d'une forêt, tandis que d'autres s'étalent sur des millénaires, comme par exemple l'évolution d'une végétation forestière en fonction de modifications climatiques régionales. Des phénomènes aussi différents n'auront de toute évidence pas les mêmes conséquences sur l'évolution génétique des populations.

L'origine des changements est elle-même très diverse. Des 'modifications climatiques' se produisent sur notre planète en rapport par exemple avec la dérive des continents et avec la migration des pôles ou encore pour d'autres raisons. Ce sont naturellement toujours des phénomènes très lents qui ne sont perceptibles qu'à l'échelle des temps géologiques, mais l'évolution des flores et des faunes fossiles témoignent des changements écologiques qui leur sont associés. On sait ainsi que des espèces tropicales ont peuplé le bassin parisien il y a quelques millions d'années, puis ont été remplacées par des espèces de type arctique lors des glaciations. Plusieurs périodes glaciaires se sont même succédées à ces latitudes durant la seule ère quaternaire, en conséquence de cycles climatiques dont les déterminismes complexes sont encore mal cernés. L'alternance au cours du temps de savanes et de forêts que nous révèle la palynologie dans la zone intertropicale est un phénomène sans aucun doute en rapport avec ces mêmes cycles.

Il semble bien que des évolutions climatiques tout aussi peu facilement explicables puissent se produire en quelques siècles seulement, c'est-à-dire en un temps qui est de l'ordre de grandeur de la durée de reconstitution d'une formation forestière climatique. Dans cet ordre d'idées, la désertification du Sahara depuis le début des temps historiques est un autre exemple de changements climatiques relativement rapides.

Le plus souvent les 'processus géomorphologiques' ne sont pas des phénomènes rapides à l'échelle de la vie humaine, mais ils peuvent l'être plus qu'on ne l'imagine souvent. Que l'on pense aux plages surélevées de la côte méditerranéenne,

dont la faune montre qu'elles datent du quaternaire, ou à certains ports de mer de l'Atlantique et d'ailleurs aujourd'hui au milieu des terres: quelques milliers d'années ont suffi pour qu'un milieu marin soit remplacé par un milieu terrestre. La surface de la terre se modifie ainsi en permanence, des marécages se créent, des lacs se comblent et s'assèchent, des glaciers avancent ou reculent, découvrant des zones que va pouvoir envahir la végétation: quelques siècles suffisent souvent pour que se produisent des transformations écologiques tout à fait considérables (fig. 9).



9 - Evolution d'une tourbière en lande à bruyère.

Evolutione di una torbiera in una landa a brughiera.

Les phénomènes volcaniques peuvent aussi modifier profondément et rapidement des régions entières, soit par des destructions liées à des coulées de lave ou à des pluies de cendres, soit encore par des barrages de lave amenant la formation de lacs. Sur des temps plus longs, mais bien courts encore à l'échelle géologique, des montagnes importantes peuvent se former. Le Mont Cameroun, qui a surgi au quaternaire et dont les laves ne sont encore couvertes que d'une maigre végétation, culmine à plus de 4.000 mètres d'altitude. De nouveaux espaces écologiques s'offrent ainsi à la colonisation par les êtres vivants.

Ce sont aussi des modifications des disponibilités en éléments chimiques qui peuvent affecter les écosystèmes et notamment les milieux aquatiques. En quelques siècles des eaux marines peuvent devenir sursalées ou au contraire saumâtres, voire douces, et inversement. L'évolution géomorphologique des bassins versants, sous l'influence combinée des phénomènes physico-chimiques et du

fonctionnement des écosystèmes terrestres, provoque la transformation des caractéristiques des cours d'eau, qu'il s'agisse des vitesses et des débits, de la nature, du volume et de la granulométrie des matériaux transportés, des composés organiques et minéraux dissous.

Depuis quelques siècles les 'activités humaines' ont à leur tour provoqué dans les systèmes écologiques de profonds changements qui souvent l'emportent en ampleur et en rapidité sur ceux d'origine naturelle. Le climat lui-même est parfois influencé par l'accumulation dans les agglomérations de sources de chaleur, ou encore par la suppression de zones humides et la déforestation massive. En outre, la teneur en CO₂ de l'atmosphère augmente de façon continue depuis plusieurs décennies, en raison sans doute de l'utilisation de combustibles fossiles.

Les conditions chimiques du fonctionnement des écosystèmes sont elles aussi modifiées par l'homme de multiples façons. L'activation des processus d'érosion dans certaines zones accroît les apports de matériaux aux systèmes aquatiques. Les cycles biogéochimiques sont perturbés, notamment par les utilisations massives d'engrais, tandis que de nombreuses substances toxiques sont introduites dans les réseaux trophiques, qu'il s'agisse de pesticides ou de métaux lourds.

Il n'est sans doute pas utile d'insister sur l'action directe que peuvent avoir sur les populations des changements des facteurs physiques ou chimiques du milieu. L'exemple donné précédemment de l'ajustement de la structure génétique des populations de *Drosophila pseudoobscura* aux variations saisonnières du climat en est une belle illustration et l'existence des races de température chez *D. funebris* est la conséquence d'un phénomène analogue, à une échelle de temps plus grande; d'une manière générale, c'est le cas de tous les 'écogénotypes'.

Une caractéristique de ces transformations génétiques liées au changement du milieu est qu'elles sont, au moins pour une part, prévisibles dans la mesure où elles sont une réponse directe au changement qui les a provoquées. Ainsi s'explique d'ailleurs l'existence de 'règles écologiques' comme par exemple celles qui ont été énoncées sur les variations avec la température de la taille du corps et de la longueur des appendices des Vertébrés homéothermes.

L'action directe des variations des conditions physico-chimiques du milieu ne représente toutefois qu'une des causes de l'évolution des espèces qui forment un écosystème. Les diverses transformations du milieu évoquées dans les pages précédentes vont avoir plus encore pour effet de modifier l'étendue, les contours et les relations des écosystèmes.

MODALITÉS ET CONSÉQUENCES DES CHANGEMENTS DE L'ÉTENDUE DES ÉCOSYSTÈMES: LES EFFETS DE FONDATION

Dans la mesure où se transforment les conditions de vie sur des secteurs plus ou moins grands, il se produit avec le temps des réductions, des fragmentations, ou au contraire des extensions des divers écosystèmes, associées notamment à des cycles climatiques comme ceux qui ont marqué le quaternaire. Les changements d'étendue qui se produisent ainsi, et aussi les fusions d'écosystèmes après des temps plus ou moins longs de séparation, sont des phénomènes qui interviennent

tout à la fois dans la différenciation des populations et dans les modalités de la spéciation.

La fragmentation du territoire qu'occupe un écosystème, donc toute population qui en fait partie, entraîne dans celle-ci la formation de sous-populations de faible effectif — des 'isolats' — qui vont être le siège de variations évolutives. L'isolement d'une fraction seulement du patrimoine génétique d'une espèce crée en effet dès le départ une entité différente de la population d'origine.

À l'échelle d'un couple d'allèles, soit A, a, la fréquence sera modifiée comme lors de tout tirage au sort d'un échantillon d'effectif limité; à la limite il peut même y avoir élimination complète d'un des deux allèles. Cet écart fortuit introduit dans la fréquence d'un gène par l'isolement d'un très faible effectif est ce que Mayr (1942) a appelé 'effet de fondation' (*founder principle*), que nous nommerons plus précisément 'effet de fondation de premier ordre' (Génermont et Lamotte, 1985; Lamotte, 1985).

De tels effets se produisent à tous les locus. Or la valeur sélective d'un gène dépend des autres gènes présents dans le génotype, et cela parfois de façon tout à fait imprévisible. Le fait a été mis en évidence pour la première fois par Teissier (1942) qui a montré que la valeur sélective du gène létal *curly* de *Dr. melanogaster* à l'état hétérozygote était bien plus élevée quand les mouches étaient homozygotes pour le gène vestigial que lorsqu'elles portaient l'allèle normal de ce locus. Levene, Pavlovsky et Dobzhansky (1958) ont retrouvé le même phénomène en expérimentant sur les inversions chromosomiques chez *Dr. pseudoobscura*. Ce sont de nouveaux équilibres qui s'établissent ainsi, déterminés chacun par l'ensemble du patrimoine héréditaire de la sous-population isolée. Il s'agit encore d'un effet de fondation, mais plus précisément de ce que l'on peut appeler un 'effet de fondation de deuxième ordre' pour mieux faire ressortir la différence de nature qu'il présente par rapport à la simple dérive génique fortuite (Génermont et Lamotte, 1985; Lamotte, 1985). Contrairement aux variations fortuites des effets de premier ordre, ces effets de fondation de second ordre, de nature fortuite et imprévisibles à l'origine, conduisent à de nouveaux équilibres déterminés par les valeurs sélectives des génotypes. Ils constituent ce que Mayr (1954) a appelé une 'révolution génétique'.

La divergence entre la population d'origine et celle qui est nouvellement fondée n'implique pas en principe l'intervention d'une modification de l'environnement. Dobzhansky et Pavlovsky (1957) l'ont montré sur *Dr. pseudoobscura* dans une remarquable expérience réalisée dans des cages à populations maintenues en conditions constantes. Il n'est toutefois guère concevable que le territoire d'un isolat offre les mêmes conditions de milieu que le reste de l'aire de répartition de l'espèce: le seul fait qu'il s'agisse d'un espace plus restreint, donc sans doute moins hétérogène, constitue déjà un écart.

Il est en outre fort probable que telle ou telle variable du milieu physico-chimique y présentera des valeurs différentes. L'écart génétique entre le groupe isolé et le reste de l'espèce ne peut ainsi qu'être accentué sous la pression de la sélection, et cela d'autant plus qu'un fragment d'écosystème a toute chance d'être, lui aussi, différent de l'écosystème originel et d'induire ainsi, par la modification de la composition spécifique du peuplement et donc de l'ensemble des interactions biotiques, des effets importants qui seront examinés plus loin.

La persistance de l'isolement des populations ne pourra qu'accroître les divergences initiales et conduire à des formes de plus en plus différenciées dont on ne pourra bientôt plus dire, en l'absence du critère de l'interstérilité naturelle en sympatrie, s'il s'agit encore de races géographiques interfécondes ou de vraies espèces.

A l'échelle d'une espèce, les effets de fondation, nés de l'action conjointe de l'isolement d'un lot limité d'allèles et de valeurs sélectives modifiées en rapport avec des interactions géniques nouvelles, constituent vraisemblablement un mécanisme majeur de l'évolution des populations. Ils sont un 'banc d'essai' de recombinaisons géniques qui sont ainsi extraites de la vaste population d'origine où elles resteraient masquées, et vont se trouver confrontées aux facteurs, identiques ou modifiés, de divers milieux.

La réunion ultérieure d'aires de répartition précédemment fragmentées est un autre aspect des modalités du changement d'étendue des écosystèmes, un aspect qui tient une place sans doute fondamentale dans les phénomènes de spéciation. Il est classique en effet de dire que la remise en contact de deux populations isolées depuis quelque temps peut amener une homogénéisation du stock génique de l'ensemble, ou au contraire renforcer un isolement sexuel naissant jusqu'à confirmer une véritable spéciation et, par là, la séparation de deux lignées évolutives dorénavant distinctes.

Il y a donc dans les diverses variations temporelles de l'étendue, des contours et des relations des écosystèmes une source majeure de divergence des populations et de formation d'espèces nouvelles. On ne saurait trop insister, cependant, sur le fait que ces effets génétiques de l'isolement des populations, et tout spécialement leur évolution ultérieure, vont se trouver démultipliés par la modification de la composition spécifique de la biocénose qui les entoure.

LES CONSÉQUENCES DES CHANGEMENTS DE COMPOSITION SPÉCIFIQUE DES ÉCOSYSTÈMES

Les changements des facteurs abiotiques, lorsqu'ils sont trop brusques ou trop importants, ont plus souvent pour conséquence la disparition des espèces que leur adaptation génétique. Ils peuvent permettre, inversement, la venue d'espèces en provenance d'autres écosystèmes. Le type de changement du milieu, la situation géographique, le temps écoulé, conditionnent le nombre d'espèces éliminées et celui des immigrants, entraînant ainsi des modifications plus ou moins complètes de la structure spécifique de la biocénose.

De même, les réductions ou les fragmentations de l'aire des écosystèmes n'agissent pas seulement en isolant des populations de petits effectifs dans lesquels elles provoquent des effets génétiques de fondation. Elles sont souvent aussi la cause de la disparition, immédiate ou à terme, d'un certain nombre d'espèces, notamment de celles à qui leur grande taille et leurs besoins alimentaires importants imposent l'utilisation d'un vaste territoire.

Que la transformation de l'écosystème ait pour origine un changement brusque des facteurs physico-chimiques ou une fragmentation de sa superficie, elle se

traduit essentiellement, à plus ou moins brève échéance, par une modification de la composition de sa flore et de sa faune, avec élimination d'une partie des espèces et éventuellement l'arrivée d'un certain nombre d'autres en provenance des milieux voisins.

Compte tenu des interactions puissantes qui régissent la vie d'un écosystème (cf. fig. 5), toute espèce, ancienne ou nouvelle, se trouve ainsi placée dans un réseau de relation différent de celui où elle était auparavant, et donc soumise à des conditions nouvelles. Tout le système complexe des forces sélectives liées aux compétitions, aux prédatons, aux mutualismes, va changer, contraignant chaque espèce à répondre par un réajustement de son patrimoine génétique: elle subit ce que Mayr (1954, 1963) a appelé une 'révolution génétique'.

Comme dans tous les phénomènes évolutifs, le temps nécessaire pour aboutir à un nouvel équilibre risque évidemment d'être long, car cet équilibre dépend d'un nombre considérable de réajustements de l'ensemble des espèces de la communauté. Des essais génétiques multiples se réaliseront dans chacune à la faveur de l'apparition par recombinaison, de génotypes nouveaux. On peut même penser que ces réajustements risquent d'être sans fin car, fort probablement, de nouvelles modifications du milieu se seront produites entre temps, déclenchant une nouvelle série d'adaptations. Il est certain, en tout cas, que ces interventions de facteurs biotiques nombreux, sinon innombrables, et le plus souvent bien difficiles à détecter, ont pour conséquence une imprévisibilité totale des transformations génétiques et donc de l'évolution des populations.

De fait, le sens de la sélection naturelle apparaît très fréquemment sans aucun rapport avec le caractère qui est le plus visible dans l'effet d'un gène, comme on l'a vu dans le cas des ocelles de *Maniola jurtina* (Ford, 1971). Un animal qui semble robuste et possède d'apparents avantages physiques peut être particulièrement sensible à des maladies infectieuses, ou peu résistant à des parasites. Selon que ces maladies et ces parasites seront absents ou présents dans l'écosystème, la forme robuste sera favorisée ou au contraire éliminée. Ce n'est guère qu'*a posteriori* que pourront être reconnues des orientations générales de l'évolution liées manifestement à la sélection naturelle, mais selon des modalités dont l'originalité constitue une preuve indiscutable d'imprévisibilité.

A l'échelle d'un observateur humain, on ne saurait évidemment suivre qu'un fragment minime de telles évolutions génétiques en chaîne, et seulement dans le cas de certaines espèces qui offrent des conditions favorables à l'analyse. Il est aussi possible, cependant, d'observer les résultats des transformations après des milliers ou des millions d'années, mais alors sans pouvoir en connaître le déroulement ni les mécanismes précis.

Les 'peuplements insulaires' que l'on peut étudier de nos jours ont des origines plus ou moins lointaines. Ils illustrent bien les conséquences qu'ont eues les modifications de la structure spécifique liées à l'absence d'espèces, qui, sur les continents, font partie des écosystèmes équivalents (Lamotte, 1961).

Ainsi, la taille réduite d'une île a souvent rendu difficile la persistance de grands prédateurs auxquels leur effectif nécessairement limité n'a pas permis de supporter les inévitables fluctuations au cours du temps, ou qui peut-être n'ont jamais colonisé l'île. Il a pu se développer grâce à cela des espèces peu aptes à résister

à la prédation, par exemple des oiseaux ayant perdu la faculté de voler et même le comportement de fuite vis-à-vis d'un ennemi, comme le célèbre Dodo de l'île Maurice. Pour la même raison, on rencontre souvent dans les îles des formes naines, contrairement à la tendance générale à l'accroissement de taille que manifestent la plupart des espèces sur les continents.

Inversement, l'absence d'un compétiteur de grande taille a parfois favorisé le développement d'une race géante dans un groupe où les dimensions sont habituellement plus petites: il existe des races géantes de Musaraignes (Insectivores) dans des îles où manquent les Mammifères Carnivores tels que Renard, Belette ou Fouine.

Des phénomènes du même genre se retrouvent même à l'échelle d'îles de grande taille. A Madagascar, on peut admettre que c'est l'absence de Mammifères Euthériens prédateurs efficaces qui a permis le maintien et le développement de tout un peuplement de Prosimiens.

Un autre phénomène illustre également très bien le rôle que jouent dans l'évolution de chaque espèce ses interactions avec le reste de la biocénose: c'est celui des 'introductions d'espèces' dans un nouveau territoire. De fait, c'est en étant transportée dans une région nouvelle qu'une espèce est soumise au plus grand changement de conditions de milieu puisque la flore et la faune y sont souvent très différentes de celles de son pays d'origine. De telles situations ont certainement existé de tout temps à la faveur de transports naturels — bois flottés entraînés par les courants, transports par le vent ou par des Oiseaux migrateurs —, mais elles se sont multipliées évidemment dans des proportions considérables avec les introductions, volontaires ou non, dues à l'homme.

Des deux aspects, d'ailleurs complémentaires, qui sont à considérer dans ces introductions, le premier est le sort de l'espèce introduite. Dans beaucoup de cas, la majorité sans doute, les individus transportés ne peuvent survivre dans leur nouveau milieu. Lorsqu'ils le peuvent, la population qu'ils fondent doit s'adapter à des conditions entièrement nouvelles: utiliser de nouvelles proies si elle est carnivore, de nouvelles plantes si elle est herbivore, échapper à de nouveaux prédateurs, résister à de nouveaux parasites, partager avec de nouveaux compétiteurs. Parfois aussi les individus migrants se trouvent libérés du cortège des parasites et des prédateurs qui en limitaient les populations et il se produit alors des explosions démographiques sans précédent comme celles qu'ont connues le Lapin, le Dingo et l'Opuntia en Australie, le Doryphore et le Phylloxera en Europe, les Chats et les Chèvres aux Kerguelen, et bien d'autres. On imagine la rapidité et l'ampleur que peuvent alors parfois présenter les transformations génétiques déterminées par des forces sélectives fort différentes de celles qui avaient jusqu'alors modelé l'espèce. On a signalé déjà — mais ce n'est qu'un exemple facile à observer — la diversification du pelage chez les Lapins introduits dans des pays comme l'Australie où ils n'avaient plus de prédateurs efficaces et celle du plumage chez les Pigeons Biset de nos villes, transformations survenues en quelques générations seulement.

L'autre aspect des introductions d'espèces concerne les réactions du peuplement autochtone dans lequel ces espèces sont introduites. Dans la mesure où celles-ci s'implantent et prolifèrent, elles vont entrer en compétition avec des formes

locales, donc modifier les équilibres antérieurs et provoquer dans le peuplement autochtone des remaniements qui seront parfois considérables.

L'exemple principal d'une espèce à l'origine de telles perturbations est évidemment fourni par l'Homme, que sa réussite démographique et la maîtrise d'une technologie sans cesse plus efficace ont conduit à détruire une partie importante des écosystèmes naturels et à en reconstituer d'autres à son profit. C'est à lui qu'est due, soit directement, soit par l'intermédiaire d'espèces diverses introduites dans de nouveaux territoires, l'immense majorité des transformations récentes des écosystèmes du globe. C'est d'ailleurs précisément par l'ampleur de son action sur les milieux qui l'entourent qu'ont été tout à la fois multipliés et mieux compris les phénomènes évolutifs déclenchés au départ par la modification d'un écosystème. Aux peuplements primitifs, le plus souvent riches en espèces spécialisées et bien adaptées à leur milieu, se substituent de nouveaux peuplements où dominent seulement quelques espèces à fort dynamisme démographique, peu spécialisées, et qui suppléent par leur taux de reproduction élevé à une médiocre adaptation.

Si le nouveau milieu reste stable, cependant, par exemple si des cultures semblables se succèdent pendant de nombreuses années, si les prairies deviennent permanentes, chacune des espèces tendra à modifier peu à peu son patrimoine héréditaire dans le sens d'une meilleure adaptation au milieu — abiotique mais surtout biotique — qui l'entoure. C'est le cas de toutes les espèces végétales dites messicoles dont le Coquelicot et le Bleuet sont les exemples les plus typiques. C'est le cas aussi de l'espèce *Camelina linicola* dont on a pu suivre l'adaptation relativement récente aux champs de Lin (Zinger, 1909). C'est le cas enfin de tout le cortège de parasites animaux, insectes notamment, qui se sont adaptés à toutes les cultures de l'homme dans toutes les régions du globe et qui continuent à s'adapter aux nouveaux traitements et aux nouvelles façons culturales.

L'évolution originale des peuplements insulaires, les conséquences des introductions d'espèces ou de la disparition de certaines d'entre elles, les modifications provoquées par l'homme sont autant de preuves du rôle majeur que joue la structure spécifique d'une biocénose dans le déterminisme des forces sélectives qui agissent sur l'évolution de chaque population. Elles démontrent que les valeurs sélectives des génotypes ne sont définies que par rapport à des conditions données du milieu et que, parmi celles-ci, les conditions biotiques jouent très certainement un rôle primordial. On ne saurait donc parler de sélection, donc d'adaptation et d'évolution, sans tenir compte de l'ensemble des facteurs biotiques de l'écosystème.

VERS UNE THÉORIE GÉNÉRALE DE LA COÉVOLUTION

Née de la rencontre de la Génétique des populations, de la Systématique évolutive et, dans une moindre mesure, de la Paléontologie, la théorie synthétique — ou théorie actuelle — de l'Evolution recueille aujourd'hui l'adhésion de la grande majorité des biologistes, mais elle n'en reste pas moins l'objet de continuel remaniements et perfectionnements. Comme elle a été élaborée avant que l'Eco-

logie ait pu l'enrichir de façon significative, il importe maintenant de la compléter en prenant en compte les résultats de plus en plus nombreux qu'a apportés récemment l'étude des peuplements et des écosystèmes.

A - Coadaptation, coévolution, cosélection. Darwin déjà, dans *L'Origine des espèces*, soulignait les remarquables 'coadaptations' qui peuvent exister entre espèces. Depuis, de très nombreux exemples morphologiques ou comportementaux, ont été fournis. En fait, la structure et le fonctionnement de tout écosystème peuvent être décrits en termes de coadaptations, les unes extrêmement strictes comme souvent entre hôtes et parasites, ou entre symbiotes, les autres plus souples mais néanmoins réelles. Il est bien peu vraisemblable que des ajustements interspécifiques si nombreux et parfois si précis aient pu apparaître chez des espèces évoluant indépendamment, et tout porte donc à penser qu'ils doivent au contraire résulter d'une véritable 'coévolution'.

Depuis quelques années des travaux que l'on peut qualifier d'Ecologie évolutive, s'appuyant fréquemment sur des modèles théoriques, ont entrepris l'analyse des conséquences génotypiques des interactions entre hôtes et parasites ainsi qu'entre plantes et animaux. Dans un ouvrage récent intitulé *Interaction and Coevolution*, Thompson (1982) a tenté une première synthèse des caractères généraux des processus coévolutifs ainsi associés aux différentes catégories d'interactions entre espèces, c'est-à-dire des mécanismes qui induisent une coordination partielle de l'évolution de patrimoines héréditaires pourtant génétiquement indépendants puisqu'appartenant à des espèces distinctes. Dans la mesure où ces interactions entre deux espèces jouent un rôle parmi les facteurs sélectifs qui conditionnent l'état génétique de chacune des deux populations, tout changement chez l'une d'elles va en effet modifier le contexte sélectif de l'autre par un mécanisme que l'on peut qualifier de 'cosélection'.

Les divers types de relations interspécifiques ont évidemment pour conséquences des modalités différentes des processus coévolutifs.

Parmi les 'interactions antagonistes à fondement trophique', le parasitisme occupe une place particulière. Chez les parasites, en effet, la spécialisation vis-à-vis d'une seule espèce-hôte paraît la voie la plus probable (Price, 1980) et des processus de spéciation sympatrique alloxénique ou même synxénique peuvent être envisagés; dans le dernier cas, les espèces issues de ce mode de spéciation se spécialiseraient sur des parties différentes de leur hôte (Euzet et Combes, 1980). L'évolution en retour des espèces-hôtes est moins évidente: elle est toutefois possible si la présence des parasites affecte sensiblement la survie différentielle des hôtes avant leur reproduction, car des mécanismes de défense peuvent alors être sélectionnés. A son tour une aptitude à leur résister peut, le cas échéant, se développer chez les parasites par le jeu de la cosélection.

Chez les brouteurs et les prédateurs, la sélection conduit sans doute plus fréquemment à l'acquisition de régimes alimentaires plurispécifiques et flexibles. Ceci n'empêche pas les individus de se spécialiser dans certains cas, l'apprentissage pouvant ici jouer un rôle important chez de nombreuses espèces. Dans ces conditions une coévolution étroite entre une espèce exploitante et celles qu'elle utilise

est moins probable que dans les systèmes hôtes-parasites. Cette probabilité est cependant d'autant plus grande que le nombre d'espèces exploitables est moins élevé, les interactions entre individus exploitants et individus d'une espèce exploitée particulière étant d'autant plus fréquentes.

Dans les 'interactions compétitives', l'émergence d'un processus coévolutif pourrait paraître moins évidente car la sélection doit plutôt favoriser une réduction de la compétition, donc réduire à la longue la fréquence des interactions et par suite les possibilités de cosélection. Le déplacement divergent des caractères chez deux espèces en sympatrie exploitant des ressources semblables, tel qu'il a été décrit sous le nom d'effet Wallace (cf. fig. 4), est pourtant le résultat d'une telle cosélection. En fait, les processus diffèrent selon le nombre des espèces en présence: si ce nombre est faible la probabilité de rencontre de leurs représentants reste élevée, ce qui rend possible l'instauration d'une cosélection directe; ce n'est plus le cas lorsque ce nombre est élevé (Connell, 1980).

Selon Thompson (1982), l'émergence d' 'interactions mutualistes' peut résulter de deux processus coévolutifs distincts. L'analyse des interactions entre plantes et animaux pollinisateurs comme entre plantes et Vertébrés frugivores ou granivores suggère qu'une relation mutualiste peut dériver d'une relation antagoniste, en particulier si celle-ci revêt un caractère obligatoire. Par ailleurs, plus un écosystème est riche en relations antagonistes, plus son évolution peut y accroître le nombre des relations mutualistes. On peut également envisager le développement de telles relations entre des espèces imparfaitement adaptées à des milieux présentant eux-mêmes un niveau moyen de perturbation: l'établissement de relations mutualistes augmente alors de façon significative leurs probabilités de survie, comme le suggèrent les recherches théoriques de Roughgarden (1975). Ici encore, cependant, l'idée qu'il puisse y avoir coévolution entre partenaires doit être passée au crible de la critique. Souvent, en effet, la sélection peut entraîner une forte dépendance d'une espèce vis-à-vis de l'autre, mais non l'inverse. Ainsi, la spécialisation d'un pollinisateur vis-à-vis d'une plante particulière peut être favorisée, tandis que la sélection tend chez celle-ci à retenir les mécanismes accroissant la probabilité d'être visitée, ce qui peut conduire à un spectre assez large d'espèces pollinisatrices.

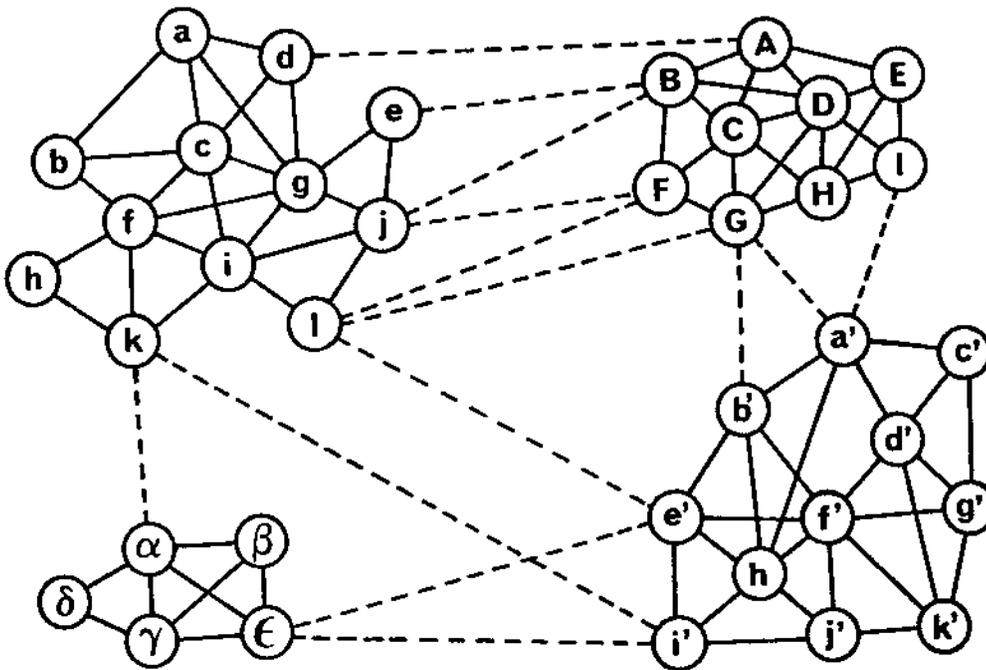
De façon générale, l'existence d'une interaction entre deux espèces ne suffit pas toujours à créer automatiquement les conditions d'une cosélection effective; c'est le cas notamment lorsque l'un des partenaires constitue pour l'autre un facteur de sélection plus puissant que l'inverse. Cependant, raisonner sur les phénomènes coévolutifs en ne considérant que des paires d'espèces interactives risque d'occulter les phénomènes les plus importants car c'est donner aux concepts de cosélection et de coévolution des acceptions trop étroites. Ce qu'il convient d'analyser, ce sont les ensembles plurispécifiques susceptibles de former de réelles entités coévolutives.

B - Les entités coévolutives. Dans un écosystème, chaque espèce doit être considérée comme un 'noeud d'interactions': la dynamique évolutive d'une relation

qu'elle entretient avec une autre espèce ne peut donc être correctement analysée qu'en tenant compte non seulement de toutes les interactions entre ces deux espèces mais aussi des rapports avec toutes les autres composantes tant abiotiques que biotiques de l'écosystème (cf. fig. 5). C'est à l'échelle de ce réseau d'interactions qu'il faut concevoir la cosélection: toute modification de l'une quelconque des espèces retentit, directement ou indirectement, sur la structure des patrimoines génétiques des autres en modifiant le contexte sélectif auquel elles sont soumises, autrement dit leurs niches écologiques.

Il serait évidemment logique d'appliquer cette conception à l'écosystème tout entier, puisque celui-ci constitue en principe l'entité spatiale, structurale et fonctionnelle qui est le véritable cadre de vie de l'espèce. Cependant il peut être nécessaire, dans la pratique, de considérer des ensembles plus restreints d'espèces, liées par des interactions particulièrement fortes (Paine, 1980), afin de mener à leur échelle des recherches qui seraient moins efficaces à celle d'un ensemble trop complexe.

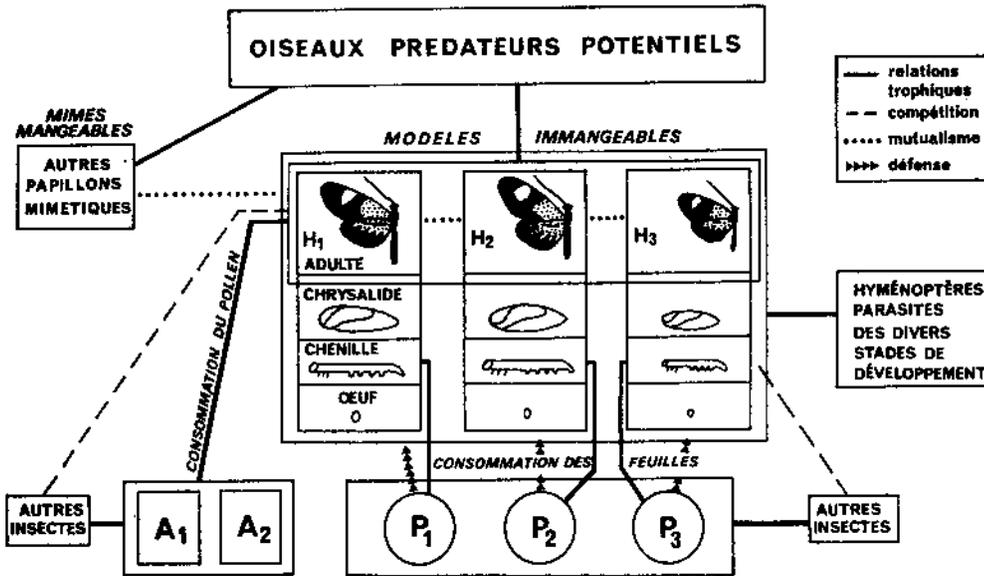
Dans cette perspective, le concept de 'gilde' (Root, 1967) pourrait paraître séduisant. Il correspond en effet à des groupes d'espèces, taxinomiquement proches,



10 - Représentation schématique de grains d'interactions denses (cénons) au sein d'un écosystème. Les tiretés représentent des interactions faibles ou occasionnelles; la distance entre les espèces traduit aussi l'intensité décroissante des interactions. Pour simplifier, la nature de ces interactions n'a pas été précisée.

Rappresentazione schematica dei 'grani di interazioni dense' (cénons) nell'ambito di un ecosistema. I tratti rappresentano interazioni deboli o occasionali. La distanza tra le specie indica anche l'intensità decrescente delle interazioni. Per semplicità la natura delle interazioni non è stata precisata.

qui se partagent une même ressource de façon similaire. Cependant les guildes représentent des systèmes écologiques très incomplets et l'interprétation de leur organisation a surtout pris appui sur le rôle de la compétition dans le partage de la ressource, mécanisme qui ne crée pas nécessairement les conditions d'une cosélection effective et qui, de toute façon, ne constitue qu'une des modalités de l'interaction des espèces. En réalité, la dynamique coévolutive d'une guilda ne peut être comprise que si l'on prend aussi en compte la ou les espèces formant la ressource exploitée, ainsi que les espèces parasites et prédatrices vivant aux dépens de la guilda, et enfin les autres espèces, taxinomiquement éloignées, qui utilisent cette ressource.



11 - Un exemple de 'grain d'interactions denses'. Dans les forêts d'Amérique tropicale, les papillons du genre *Heliconius* forment des groupes d'espèces mimétiques (H_1, H_2, \dots) dont les chenilles se développent sur différentes espèces du genre *Passiflora* (P), qui semblent toutefois développer des mécanismes de défense vis-à-vis des *Heliconius*. Les papillons adultes dépendent des fleurs du genre *Anguria* (A), car ils se nourrissent de leur pollen pendant la période de ponte; ils reconnaissent les *Passiflora* en fonction de la forme des feuilles. À l'état larvaire, les *Heliconius* utilisent les *Passiflora*, mais leurs populations sont peut-être limitées par divers Hyménoptères parasites. Les adultes pourraient être en compétition avec d'autres insectes exploitant les fleurs d'*Anguria*. Par ailleurs, ils forment ce que l'on appelle des 'anneaux mimétiques' avec des papillons d'autres familles; tous, grâce à leurs dessins contrastés, sont évités par les Oiseaux, prédateurs potentiels qui apprennent à reconnaître les *Heliconius*, non comestibles, et confondent avec eux diverses espèces mimétiques qui pourtant seraient comestibles et sont ainsi protégées. L'évolution d'un système de populations aussi complexe ne peut être compris que si l'on tient compte de l'ensemble des interactions en jeu.

Un esempio di 'grani di interazioni dense'. Nelle foreste dell'America tropicale le farfalle del genere *Heliconius* formano dei complessi mimetici di specie (H_1, H_2, \dots) che si nutrono durante lo stadio larvale di specie diverse di *Passiflora* (P); queste svilupperebbero talvolta meccanismi di difesa contro gli *Heliconius*. Le farfalle adulte dipendono dai fiori del genere *Anguria* (A), in quanto si nutrono del loro polline ne periodo di ovideposizione; esse riconosceranno la specie adatta di *Passiflora* dalla forma delle foglie. I bruchi di *Heliconius* potrebbero competere con altri insetti che utilizzano le *Passiflora*, ma le loro popolazioni sembrano essere limitate da vari Imenotteri parassiti. Gli adulti potrebbero competere con altri insetti che si nutrono di *Anguria*. D'altra parte, essi formano dei cosiddetti 'anelli mimetici' con farfalle di altre famiglie; tutte queste specie, grazie ai loro disegni vistosi, sono evitate dagli Uccelli, potenziali predatori, che imparano ad evitare gli *Heliconius*, incommestibili, e confondono poi con essi anche altre specie mimetiche, commestibili, che risultano protette. L'evoluzione di un sistema di popolazioni così complesso può essere compreso solo tenendo conto dell'insieme delle interazioni in gioco.

On est ainsi conduit à rechercher au sein des écosystèmes des groupes d'espèces constituant des 'grains d'interactions denses', que l'on peut appeler encore des 'cénons', entendant par là des ensembles d'espèces ayant entre elles des interactions plus étroites et plus systématiques qu'avec les autres espèces de la biocénose. Bien entendu, ces cénons ne sont pas indépendants les uns des autres et un écosystème constitue un assemblage de cénons interconnectés (fig. 10). C'est à l'échelle de tels grains d'interactions denses qu'il nous semble le plus efficace de placer l'étude des processus coévolutifs, même si la délimitation de ces cénons comporte toujours une part d'arbitraire liée à l'appréciation incertaine de la force des interactions.

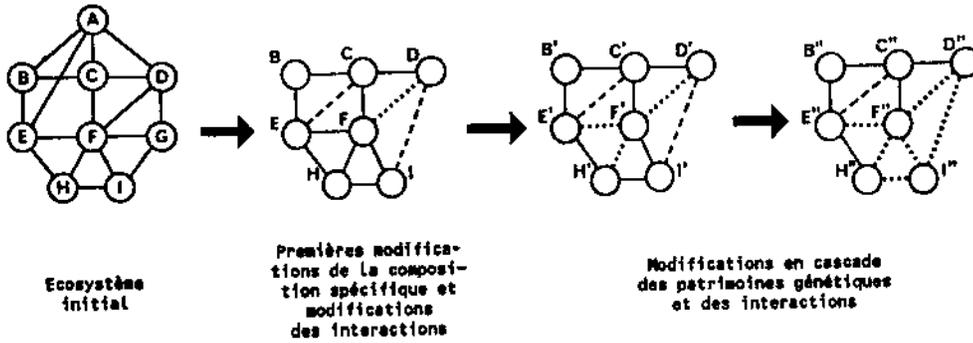
Un exemple bien étudié est fourni par les Lépidoptères d'Amérique tropicale appartenant au genre *Heliconius* (fig. 11). Ces insectes forment des guildes d'espèces mimétiques (mimétisme müllerien), dont les chenilles se développent sur différentes espèces du genre *Passiflora*. Celles-ci semblent posséder des mécanismes particuliers de défense vis-à-vis des *Heliconius*. Les papillons adultes dépendent également des fleurs de plantes du genre *Anguria*, car ils se nourrissent de leur pollen pendant la période de ponte. Cet ensemble interactif déjà complexe l'est encore davantage si l'on tient compte des autres insectes exploitant les uns les *Passiflora*, les autres les *Anguria*, ainsi que des Hyménoptères parasitant les oeufs ou les chrysalides des *Heliconius* (Gilbert, 1977). Enfin l'évolution de ce système ne peut être abordée complètement que si l'on considère les autres Lépidoptères formant avec les *Heliconius* des 'anneaux mimétiques' incluant mimes mülleriens et batésiens et, pour finir, les oiseaux prédateurs potentiels de tous ces insectes (Turner, 1977).

C - *La différenciation des entités coévolutives et la formation des espèces.* Les systèmes écologiques forment un tissu continu sur de vastes étendues. Au sein de ce tissu, la structure varie dans l'espace, soit de façon graduelle, soit du fait de discontinuités qui peuvent n'affecter que certains organismes. Les écosystèmes forment ainsi un 'continuum d'interactions', mais un continuum que l'on peut qualifier d' 'hétérogène', du fait des variations spatiales des grains d'interactions, variations qui s'expriment notamment, à l'échelle des espèces, par le polytypisme.

Les phénomènes de fragmentation des écosystèmes vont jouer dans ces conditions un rôle essentiel dans la différenciation spatiale des entités coévolutives et c'est dans ce contexte que doit être replacée la problématique de la spéciation de type cladogénétique. De fait, l'isolement spatial d'un système fonctionnel à partir du continuum écologique aboutit, en raison de l'hétérogénéité de celui-ci, à la mise en place d'un ensemble jusqu'à un certain point original, du fait de particularités dans sa structure spécifique et donc dans son réseau d'interactions (Lamotte, 1961). Tout isolat forme ainsi une entité écologique au sein de laquelle peut jouer un processus coévolutif qui diverge par quelques aspects des processus coévolutifs en cours dans d'autres parties du continuum.

L'isolement d'un fragment d'écosystème constitue en fait un 'phénomène de fondation' qui prolonge les effets de fondation de premier et second ordre existant à l'échelle de chacune des populations monospécifiques. On pourrait qualifier

d'effet de 'fondation de troisième ordre' ce découpage d'entités réduites qui diffèrent de l'ensemble de l'écosystème dont elles proviennent. Ce sont alors tous les réseaux d'interactions — trophiques ou autres — qui vont se trouver modifiés du fait des changements de la composition spécifique liés en particulier à la disparition d'une ou plusieurs populations (fig. 12). Tel est le cas, souvent, des espèces qui ne peuvent survivre dans des écosystèmes de trop faible étendue, par rapport à leurs besoins. Il semble bien que, dans ces éliminations, le rôle du hasard soit loin d'être négligeable et que divers isolats issus d'une même biocénose puissent avoir ainsi des compositions sensiblement différents (Turner, 1977).



12 - Conséquences évolutives des interactions à l'échelle des écosystèmes. Les patrimoines génétiques des espèces passent par ajustements progressifs des états B, C, D, ... aux états B', C', D', ... puis B'', C'', D'', ... Ces modifications génétiques entraînent elles-mêmes des changements dans la nature et les modalités des relations interspécifiques. Les tirets et pointillés représentent de nouvelles interactions ou des interactions modifiées.

Conseguenze evolutive delle interazioni a livello degli ecosistemi. I patrimoni ereditari delle specie passano attraverso modificazioni successive dalle condizioni B, C, D, ... a B', C', D', ... e quindi a B'', C'', D'', ... Queste modificazioni genetiche portano a cambiamenti nella natura e nelle modalità delle relazioni interspecifiche. Le linee tratteggiate rappresentano interazioni nuove o modificate.

Quand, inversement, de nouvelles espèces arrivent à s'insérer dans le réseau d'interactions d'un écosystème, elles provoquent également des changements du contexte sélectif et donc une dynamique coévolutive touchant à la fois les espèces autochtones et les immigrantes. Il y a là un effet de fondation non seulement à l'échelle de ces dernières, mais aussi à celle du système écologique tout entier. La divergence d'entités coévolutives séparées, en affectant des populations appartenant initialement à la même espèce, risque naturellement d'aboutir à leur 'isolement reproductif'. Des extensions ultérieures remettant en contact les écosystèmes permettront éventuellement d'observer dans des conditions naturelles l'acquisition de cet isolement. Une telle dynamique a certainement joué à de nombreuses reprises, du fait des alternances climatiques. C'est ainsi que bien des aspects de l'évolution dans les régions tropicales peuvent être interprétés en faisant appel à l'alternance de phases de fragmentation et de réextension des écosystèmes forestiers (Haffer, 1969; Moreau, 1969; Turner, 1976; Brown, 1977; Descimon, 1977; Blandin, 1978; Plantrou, 1983).

Les modifications associées des conditions physico-chimiques influent évidemment sur celles des réseaux d'interactions et participent ainsi à l'orientation des pro-

cessus coévolutifs mais, même en l'absence de changements sensibles des conditions abiotiques, les seules modifications des réseaux d'interactions liées à des processus biologiques suffisent à soumettre les populations à des contextes sélectifs différents d'une entité coévolutive à une autre. De toute façon un processus évolutif est ainsi déclenché et il induit progressivement un ajustement plus précis des espèces à leur nouveau milieu par l'enchaînement de modifications réciproques des patrimoines génétiques. Tant qu'un équilibre sélectif n'est pas atteint, caractérisé par une cosélection normalisante, les espèces vont se modifier de façon graduelle, comme en cascade, selon un processus anagénétique. Les effets de fondation portant sur la composition spécifique des biocénoses, en renforçant les effets de fondation à l'échelle des patrimoines génétiques des espèces, conduisent ainsi à accélérer considérablement les processus de spéciation et donc ensuite la divergence des lignées.

CONCLUSIONS

Les faits qui ont été présentés n'ont rien de nouveau. La plupart sont connus depuis des décennies et constituent, avec bien d'autres du même type, la trame des connaissances écologiques et biogéographiques. Il s'en faut de beaucoup, cependant, qu'ils aient été pris en compte comme il convenait pour comprendre les mécanismes de l'évolution des organismes.

L'attention portée trop exclusivement sur le niveau de la population monospécifique a fait négliger le fait que toute population vit dans un contexte biotique à la fois très complexe et très contraignant. La sélection naturelle, survie différentielle des génotypes d'une espèce, est sans nul doute — c'est d'ailleurs un peu une tautologie — le mécanisme-clé de l'évolution de cette espèce; encore faut-il bien avoir à l'esprit que cette sélection n'est définie que par rapport au contexte physico-chimique et biologique — l'écosystème — dans lequel elle intervient. Ce seront donc les variations de cet écosystème qui joueront le rôle majeur pour orienter les transformations.

Dans ces conditions, la coévolution des organismes, loin d'être un phénomène rare, constitue au contraire le fondement même des mécanismes de l'Evolution. Elle accompagne la différenciation spatiale des entités coévolutives, différenciation qui se manifeste par la diversification des réseaux d'interactions dont le jeu caractérise le fonctionnement des écosystèmes.

De ce fait également, les performances des écosystèmes eux-mêmes présentent des différences notables, tant dans leur efficacité énergétique que dans leurs capacités de stabilisation et d'adaptation. Il se forme ainsi des assemblages d'espèces plus ou moins capables que d'autres d'occuper l'espace, d'y fonctionner et d'y survivre. Comme l'écrivait déjà Tansley (1935) « il y a en fait une sorte de sélection naturelle des systèmes naissants; ceux qui peuvent atteindre l'équilibre le plus stable survivent le plus longtemps et l'on arrive à l'idée que la sélection naturelle agit également au niveau des systèmes écologiques considérés globalement ». La reconnaissance de la réalité des processus de cosélection vient renforcer cette conception, sans remettre en cause évidemment le fait qu'en dernier ressort, c'est à l'échelle des patrimoines génétiques, indépendants mais de plus en plus coordonnés, que s'inscrivent les effets de la cosélection.

BIBLIOGRAPHIE

- BLANDIN, P., *Contribution à la biogéographie néotropicale: espèces endémiques, espèces polytypiques et superespèces chez les Brassoliniæ (Lep. Satyridæ)*, C. R. Soc. Biogéogr., 471 (1978), pp. 9-28.
- BROWN, K. S. Jr., *Geographical Patterns of Evolution in Neotropical Forest Lepidoptera (Nymphalidæ: Ithomiinæ and Nymphaliniæ-Heliconiini)*, in: H. DESCIMON (éd.), *Biogéographie et évolution en Amérique tropicale*, Pub. Lab. Zool. E.N.S., 9 (1977), pp. 118-160.
- CHITTY, D., *The Natural Selection of Self Regulatory Behavior in Animal Populations*, Proc. Ecol. Soc. Australia, 2 (1967), pp. 51-78.
- CLAUSEN, J., KECK, D. D. and HIESEY, W. M., *Experimental Studies on the Nature of Species. III. Environmental Responses of Climatic Achillea*, Carnegie Inst., Washington, 1948, Publ. No. 581, p. 129.
- CONNELL, J. H., *Diversity and the Coevolution of Competitors, or the Ghost of Competition Past*, Oikos, 35 (1980), pp. 131-138.
- CREED, R. (éd.), *Ecological Genetics and Evolution*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1971, p. 391.
- DESCIMON, H., *Biogéographie, mimétisme et spéciation dans le genre Agrias Doubledayi (Lep. Nymphalidæ Charaxinæ)*, in: H. DESCIMON (éd.), *Biogéographie et évolution en Amérique tropicale*, Pub. Lab. Zool. E.N.S., 9 (1977), pp. 307-344.
- DOBZHANSKY, Th., *Evolution, Genetics and Man*, Science editions, Wiley and Sons, New York, 1955, p. 398.
- DOBZHANSKY, Th. and PAVLOVSKY, O., *An Experimental Study of Interaction Between Genetic Drift and Natural Selection*, Evolution, 11 (1957), pp. 311-319.
- EUZET, L. et COMBES, C., *Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites*, in: C. BOCQUET, J. GÉNÉRMONT et M. LAMOTTE (éds.), *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*, vol. III, Mém. Soc. Zool. Fr., 40 (1980), pp. 239-285.
- FORD, E. B., *Ecological Genetics*, first edition, Methuen, London, 1964; third edition, Chapman and Hall, London, 1971.
- GÉNÉRMONT, J. et LAMOTTE, M., *Place et rôle de l'adaptation dans l'évolution biologique*, Bollettino di Zoologia, 52 (1985), (50° Convegno dell'U.Z.I., Journées de Zoologie Soc. Zool. Fr., juillet 1984).
- GILBERT, L. E., *The Role of Insect-Plant Coevolution in the Organization of Ecosystems*, in: *Comportement des insectes et milieu trophique*, V. LABYRIE (éd.), C.N.R.S., Paris, 1977, pp. 399-413.
- HAFFER, J., *Speciation in Amazonian Forest Birds*, Science, 165 (1969), pp. 131-137.
- HUTCHINSON, G. E., *Homage to Santa Rosalia or Why are There so Many Kinds of Animals?*, Am. Nat., 93 (1959), pp. 145-159.
- KETTLEWELL, H. B. D., *Selection Experiments on Industrial Melanism in the Lepidoptera*, Heredity, 9 (1955), pp. 323-342.
- KETTLEWELL, H. B. D., *Further Selection Experiments on Industrial Melanism in the Lepidoptera*, Heredity, 10 (1956), pp. 287-301.
- KETTLEWELL, H. B. D., *Industrial Melanism in Moths and Its Contribution to our Knowledge of Evolution*, Proc. Roy. Inst., G.B., 36 (1957), pp. 1-14.
- KETTLEWELL, H. B. D., *A Survey of the Frequencies of Biston betularia (L.) (Lep.) and Its Melanic Forms in Great Britain*, Heredity, 12 (1958), pp. 51-72.
- KETTLEWELL, H. B. D., *The Phenomenon of Industrial Melanism in the Lepidoptera*, Ann. Rev. Ent., 6 (1961), pp. 245-262.
- KREBS, C. J. and MYERS, J. II., *Population Cycles in Small Mammals*, Adv. Ecol. Res., 3 (1974), pp. 267-399.
- LAMOTTE, M., *La théorie actuelle des mécanismes de l'évolution*, Arch. Philosophie, 23 (1960), pp. 8-57.
- LAMOTTE, M., *Les mécanismes génétiques à l'origine de la formation des races insulaires*, in: *Le peuplement des îles méditerranéennes et les problèmes de l'insularité*, Colloques internationaux du C.N.R.S., Paris, 1961, pp. 299-311.
- LAMOTTE, M., *La savane préforestière de Lamio*, in: M. LAMOTTE (éd.), *Problèmes d'écologie: Écosystèmes terrestres*, Masson, Paris, 1978, pp. 231-311.
- LAMOTTE, M., *L'intervention du hasard dans les mécanismes de l'évolution*, Le Courrier du C.N.R.S., 1985 (à paraître).
- LEVENE, H., PAVLOVSKY, O. and DOBZHANSKY, Th., *Dependence of the Adaptive Values of Certain Genotypes of Drosophila pseudoobscura on the Composition of the Gene Pool*, Evolution, 12 (1958), pp. 18-23.
- LINDEMAN, R. L., *The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology*, Ecology, 23 (1942), pp. 399-418.
- Mac MAHON, J. A., SCHIMPF, D. J., ANDERSEN, D. C., SMITH, K. G. and BAYN, E. L. Jr., *Organism-Centered Approach to Some Community and Ecosystems Concepts*, J. theor. Biol., 88 (1981), pp. 287-307.
- MANGENOT F., et TOUTAIN, F., *Les litières*, in: P. PESSON (éd.), *Actualités d'écologie forestière*, Gauthier-Villars, Paris, 1980, pp. 4-59.
- MAYR, E., *Systematics and the Origin of Species*, Columbia Univ. Press, New York, 1942, p. 334.
- MAYR, E., *Change of Genetic Environment and Evolution*, in: J. HUXLEY, A. C. HARDY and E. B. FORD (éds.), *Evolution as a Process*, Allen and Unwin, London, 1954.
- MAYR, E., *Animal Species and Evolution*, The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 1963, p. 797.
- MOREAU, R. E., *Climatic Changes and the Distribution of Vertebrates in West Africa*, J. Zool., 168 (1969), pp. 39-61.
- PAINE, R. T., *Food Webs: Linkage, Interaction Strength and Community Infrastructure*, J. Anim. Ecol., 49 (1980), pp. 687-685.
- PLANTROU, J., *Systématique, biogéographie et évolution des Charaxes africains (Lepidoptera, Nymphalidæ)*, Pub. Lab. Zool. E.N.S., 25 (1983), p. 456.
- PRICE, P. W., *Evolutionary Biology of Parasites*, Princeton Univ. Press, Princeton, 1980.
- ROOT, R. B., *The Niche Exploitation Pattern of the Blue-gray Gnatcatcher*, Ecol. Monogr., 37 (1967), pp. 317-350.
- ROUGHGARDEN, J., *Evolution of Marine Symbiosis: a Simple Cost-Benefit Model*, Ecology, 56 (1975), pp. 1201-1208.
- SIMBERLOFF, D., *The Great God of Competition*, The Sciences, 24 (1984), pp. 16-22.
- STEBBINS, G. L. Jr., *Variation and Evolution in Plants*, Columbia Univ. Press, New York, 1950, p. 643.
- TANSLEY, A. G., *The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms*, Ecology, 16 (1935), pp. 284-307.
- TEISSIER, G., *Vitalité et fécondité relative de diverses combinaisons génétiques comportant un gène léthal chez la Drosophile*, C. R. Acad. Sc., Paris, 214 (1942), pp. 241-244.
- THOMPSON, J. N., *Interaction and Coevolution*, Wiley-Interscience, New York, 1982, p. 179.
- TIMOFEEFF-RESSOVSKY, N. W., *Ueber geographische Temperaturrennen bei Drosophila funebris*, Arch. Naturg., N.F., 4 (1935), pp. 245-357.
- TURNER, J. R. G., *Muellerian Mimicry: Classical 'beanbag' Evolution and the Role of Ecological Islands in Adaptive Race Formation*, in: S. KARLIN and E. NEVO (éds.), *Population Genetics and Ecology*, Academic Press, New York, 1976, pp. 185-218.
- TURNER, J. R. G., *Forest Refuges as Ecological Islands: Disorderly Extinction and the Adaptive Radiation of Mullerian Mimics*, in: H. DESCIMON

(6d.), *Biogéographie et évolution en Amérique tropicale*, Pub. Lab. Zool. E.N.S., 9 (1977), pp. 98-117.

VALVERDE, J. A., *Estructura de una comunidad mediterránea de vertebrados terrestres*, Monografías de Ciencia Moderna Núm. 76, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 1967, p. 218.

VAURIE, C., *Adaptive Differences Between Two Sympatric Species of Nuthatches* (Sitta), Proc. Xth Intern. Ornithol. Congr. Uppsala 1950, 1951, pp. 163-166.

WRIGHT, S. and DOBZHANSKY, Th., *Genetics of Natural Populations. XII. Experimental Reproduction of Some of the Changes Caused by Natural Selection in Certain Populations of Drosophila pseudoobscura*, Genetics, 31 (1946), pp. 125-156.

ZINGER, H. B., *On the Species of Camelina and Spergularia Occurring as Weeds in Sowings of Flax and Their Origin* (En Russe), Trudy Bot. Mus. Akad. Nauk, USSR, 6 (1909), pp. 1-303.