

## ÉCOLOGIE ET ÉVOLUTION

M.-A. SELOSSE

Professeur, Université Montpellier II  
Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS - UMR 5175  
1919 Route de Mende, 34 293 Montpellier cedex 5  
Tel. 33(0)4 67 61 32 31; Fax 33(0)4 67 41 21 38

T. TULLY

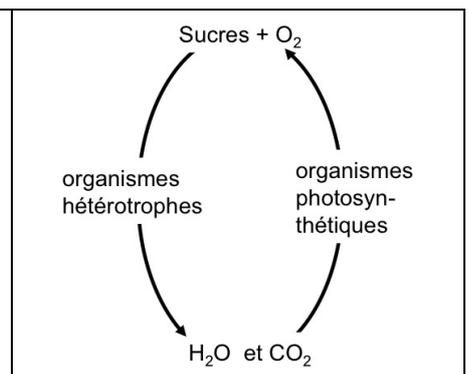
Maître de Conférence, IUFM de Paris  
Laboratoire d'Ecologie et d'Evolution - UMR 7625  
Ecole Normale Supérieure,  
46 rue d'Ulm, 75230 Paris CEDEX 05  
Tel. 33 (0)1 44 32 23 10 ; Fax 33 (0)1 44 32 38 85

Mots clés : phylogénie; stratégie écologique ; convergence ; algues, champignons & végétaux ; Reine rouge ; symbiose ; tricheurs.

Les phénomènes biologiques sont souvent vus et enseignés comme des instantanés : structure, fonctionnement à un moment donné. Cette approche, qui néglige qu'ils sont le résultat d'une histoire, celle de leur évolution, constitue une forme latente de fixisme. L'écologie, qui étudie les relations des organismes entre eux et avec leur milieu, peut aussi être vue comme le produit d'une évolution. Quatre grands champs ont été proposés à la réflexion, couvrant les cycles de la matière, les interactions biologiques et les traits d'histoire de vie.

### 1 - Nous avons d'abord réfléchi aux cycles de la matière (carbone, azote) dans la biosphère.

Ceux-ci s'organisent comme des suites de flux<sup>1</sup> connectant des compartiments tels qu'aucun produit ne s'accumule indéfiniment dans un compartiment : chaque état ou chaque compartiment est à la fois source et puits, et les flux forment donc des cycles<sup>2</sup>. Ainsi, le CO<sub>2</sub> est formé (par respiration ou par décarboxylation lors du métamorphisme) mais aussi consommé (par photosynthèse ou par précipitation de carbonates – Fig. 1). Comment expliquer cette apparente harmonie par des mécanismes évolutifs ?



Considérons la respiration : consommatrice d'oxygène, elle compense en quelque sorte la photosynthèse (Fig. 1) dont elle régénère le substrat (CO<sub>2</sub>). Pourtant, l'atmosphère primitive (obtenue notamment en chauffant des météorites de compositions supposées proches de celles des protolithes qui ont formé la Terre) ne contient pas d'oxygène. L'analyse des roches précambriennes montre, il y a 2 milliards d'années, une accumulation d'oxydes de fer dans les

<sup>1</sup> Flux : transfert d'un endroit physique à un autre ou d'un état chimique à un autre, par un organisme vivant ou un processus inerte.

<sup>2</sup> Cycle : série de changements subis par un système, qui le ramène à son état primitif.

« formations à fers rubanés » qui correspond à l'apparition d'un oxydant fort : l'oxygène. La teneur en oxygène semble ensuite augmenter dans l'atmosphère jusqu'à atteindre sa valeur actuelle il y a 1 milliards d'années. On le voit, le cycle n'a pas toujours été bouclé biologiquement – d'où l'oxydation du fer et l'augmentation de la teneur atmosphérique. Il ne l'est que secondairement, et par sélection : la présence de dioxygène a permis la sélection d'organismes qui respirent. La création d'une substance permet, avec un délai, la sélection d'organismes qui l'utilisent ou la « recyclent ».

Un bel exemple illustre, au passage, l'idée que l'évolution peut faire l'objet d'expériences (évolution expérimentale) si l'on utilise des organismes à cycle biologique court. Cette expérience<sup>3</sup> suit, sur 40 000 générations, des colonies d'*Escherichia coli* incapables d'utiliser l'arabinose et le citrate (ce dernier point est un caractère constant de cette espèce, qui sert à la reconnaître). Les bactéries sont régulièrement repiquées sur un milieu glucosé qui contient du citrate. On teste sur des prises d'essai la capacité des générations successives à pousser sur citrate exclusivement (en mesurant la densité optique à 420 nm au bout de 24h) : la bactérie ne pousse normalement pas, mais, vers la 33 000<sup>ème</sup> génération, des bactéries capables de croître sont apparues (Fig. 2). L'intérêt de l'évolution expérimentale est qu'on peut répéter l'histoire (ce qui est difficile dans le monde réel !). On peut revenir sur les générations antérieures (échantillonnées et congelées à chaque repiquage) et relancer l'expérience : plus elles sont anciennes, plus le délai d'obtention de bactéries est long. On considère donc qu'une série de mutations successives, plutôt qu'une seule mutation qui pourrait apparaître n'importe quand, doit se mettre en place. Le résultat est pourtant là : la ressource a sélectionné le métabolisme qui l'utilise.

Au-delà de l'apparition d'une nouvelle substance, l'actualité montre aussi des phénomènes où l'augmentation d'un composé déjà existant entraîne l'augmentation des flux qui le consomment. L'émission de CO<sub>2</sub> montre bien comment les puits (dissolution dans l'eau et photosynthèse) consomment une partie de la fraction additionnelle produite par l'homme (Fig. 3). De même, les phénomènes d'eutrophisation des eaux, au cours desquels la biomasse prolifère suite à un apport accru de phosphore ou d'azote, tendent à consommer l'élément ajouté. Un autre bel exemple est la prolifération de champignons, attestée par l'abondance de spores fossiles, juste après la limite KT<sup>4</sup> : elle correspond sans doute au recyclage des déchets issus du cataclysme. Notons cependant que la réponse n'est pas nécessairement linéaire (l'évolution des cycles comprend aussi des points de rupture ou de changement de fonctionnement que nous n'avons pas traités).

L'apparente harmonie des cycles n'est donc que le résultat d'un processus où l'abondance d'une substance sélectionne l'apparition et/ou l'abondance des métabolismes l'utilisant. Elle cache aussi des changements radicaux de ces cycles (comme celui de l'oxygène et du carbone dans la biosphère) sur de plus longues périodes.

## **2 - Nous nous sommes ensuite intéressés aux interactions à bénéfice réciproque (symbioses).**

La symbiose est un processus de coexistence et de mutualisme, celui-ci étant défini en sciences

---

<sup>3</sup> Blount *et al.*, 2008. *PNAS* 105, 7899–7906.

<sup>4</sup> Vajda & McLoughlin, 2004. *Science* 303, 1489.

de l'évolution comme une amélioration réciproque de la valeur sélective (*fitness*<sup>5</sup>) des deux partenaires en présence. L'exemple historique des lichens (Fig. 4) montre un exemple de mécanismes trophiques ou de protection, réciproquement favorables. Ici encore, une impression d'harmonie et d'optimisation entre les partenaires par exemple la parfaite complémentarité entre hétérotrophie et exploration du substrat, d'une part, et autotrophie et utilisation des gaz atmosphériques, d'autre part, chez les lichens (Fig. 4).

Or, il existe un coût réciproque de la symbiose, comme les photosynthétats cédés par l'algue, ou ressources hydrominérales cédées par le champignon dans le lichen (fig. 4). Ce coût ouvre la voie à des organismes qui donnent moins – mais consacrent plus leurs ressources à leur descendance. On peut donc s'attendre à ce que leur réussite évolutive soit accrue par cette allocation de ressource à leur fitness, supérieure à celle des individus coopératifs (encore dits altruistes). On parle de tricheurs (fig. 5), qui représentent donc un coût net pour le partenaire. Si on accepte que les caractères des organismes ayant le plus de descendants sont sélectionnés, on comprend bien que l'interaction mutualiste n'est pas sélectionnée en elle-même, mais seulement si elle accroît la valeur sélective des partenaires. Darwin l'avait lui-même écrit (Fig. 6), le mutualisme n'est pas intrinsèquement sélectionné ! Il vaut même mieux tricher, semble-t-il (fig. 5). Comment expliquer la persistance de l'interaction mutualiste par des mécanismes évolutifs, alors que des organismes 'tricheurs', exploitant leurs partenaire sans réciprocité, devraient mieux réussir ?

Parmi les différents mécanismes (car il n'en existe pas qu'un seul), nous avons étudié celui qui stabilise une pollinisation originale et symbiotique unissant les Yuccas et des lépidoptères du genre *Tegeticula* (Fig. 7)<sup>6</sup>. Les femelles pollinisent les fleurs femelles de Yucca où elles pondent, en prélevant préalablement du pollen dans des fleurs mâles. L'autofécondation est impossible, car la fleur est d'abord femelle puis mâle, en raison d'une maturation tardive du pollen. Cette pollinisation assure la formation de graines, dont une fraction nourrit la larve pondue dans l'ovaire (moins de 20% des graines suffisent à nourrir une seule larve). Deux moyens de tricher existent pour l'insecte : (1) pondre de nombreux œufs en différents points du fruit, qui donneront naissance à des larves qui consommeront beaucoup plus de graines ou (2) pondre sans aller chercher de pollen, dans une fleur déjà visitée par une autre pondeuse. A chaque fois, le fruit contiendra plus de larve et le coût augmentera pour le Yucca. Or, deux mécanismes contre-sélectionnent un tel comportement. D'une part, le nombre de fruits potentiels excède largement ce que la plante peut nourrir (Fig. 7), ce qui rend possible un avortement sélectif des fruits où il y a des pontes multiples (Fig. 8). Par ailleurs, au sein même du fruit, les larves surnuméraires sont tuées chez certaines espèces de Yucca. Le Yucca assure donc plus descendants aux insectes dont les comportements de ponte ne sont pas excessifs, c'est-à-dire mutualistes. Ceci sélectionne d'ailleurs, chez l'insecte, des comportements d'évitement des fruits déjà visités (Fig. 9) : les femelles détectent des traces chimiques laissées par leur congénères, et préfèrent des fleurs non visitées. Cette situation peut donner à l'observateur naïf une image d'altruisme chez l'insecte, alors qu'elle résulte bel et bien d'une sélection exercée par le Yucca. A son tour, le partenaire peut contourner la sanction : certains *Tegeticula* sont devenus parasites en pondant peu après le stade d'avortement, sans polliniser puisque le développement du fruit est commencé (le taux de graines détruites avoisine alors 80%).

C'est un exemple de coévolution, processus dans lequel une espèce influe sur l'évolution d'une

---

<sup>5</sup> Ce paramètre, lié à un milieu de vie, se définit par exemple comme le nombre de descendant arrivant à l'âge de reproduction.

<sup>6</sup> Addicott & Bao, 1999. *PNAS* 266, 197-202 ; Huth & Pellmyr, 1999. *Oecologia* 119, 593-599.

autre et réciproquement. Par ailleurs, on note aussi le coût de la sanction (fleurs inutilement produites, qui ne donneront jamais de fruit), qui limite l'impression d'optimisation dans ce mutualisme.

La durabilité du mutualisme requiert donc des sanctions des partenaires et une évolution continue pour contrôler l'évolution de la tricherie chez le partenaire. Les espèces doivent donc évoluer perpétuellement, même lorsque le milieu alentour ne change pas, sans quoi elles ne s'adaptent pas à l'évolution des autres organismes, et à l'émergence potentielle d'interactions délétères. La symbiose n'est pas un équilibre optimisé, mais un compromis momentané, issu de la coévolution perpétuelle entre partenaires, et bloquant réciproquement les tricheurs. C'est le modèle de la Reine Rouge : dans « *De l'autre côté du miroir* » de Lewis Carroll, Alice doit suivre en courant la reine rouge d'un jeu d'échec – et plus toutes les deux courent, moins le paysage bouge. Cette allégorie a été introduite par Van Valen (1973)<sup>7</sup> pour indiquer qu'on doit évoluer pour « maintenir ses distances » par rapport aux espèces environnantes, même quand le milieu environnant n'évolue pas...

### **3 – Nous avons abordé les stratégies de maturation des organismes sur une trajectoire de croissance**

L'âge et la taille à maturité sont des déterminants importants de la valeur reproductive d'un individu. Cette transition est donc soumise à de fortes pressions de sélection. On peut comparer sur la Fig. 10 les effets de plusieurs types de stratégies de maturation plus ou moins précoces par exemple.

Certains exemples montrent que la stratégie de maturation observée est optimale, c'est-à-dire qu'elle maximise la valeur sélective de l'individu. Chez la *Drosophile* (mouche du vinaigre) par exemple, la fécondité adulte dépend de la taille adulte, qui elle-même dépend de la durée de développement larvaire (ou âge à maturité). En modélisant à partir de données empiriques les relations entre fécondité, taille adulte et durée de développement, la durée de développement (ou l'âge à maturité) qui maximise le taux d'accroissement intrinsèque "r" peut être estimée<sup>8</sup>. Or, cette valeur correspond justement aux valeurs observées (Fig. 11) !

Mais la valeur optimale d'âge et de taille à maturité dépend aussi des conditions environnementales, qui agissent sur les taux de survie des individus aux différents âges, ainsi que sur leurs vitesses de croissance. Ces deux paramètres influencent fortement l'âge et la taille à maturité optimale. Un changement des conditions environnementales, comme par exemple la mortalité liée au milieu (mortalité extrinsèque), peut modifier les stratégies de maturation des individus. On peut prédire que si la mortalité extrinsèque (due à la prédation par exemple) dépend de la taille, une augmentation de la mortalité sur les grands individus peut entraîner l'évolution d'une maturation plus précoce à une taille à maturité réduite<sup>9</sup>. Nous allons voir ce type d'effet à travers deux exemples.

#### *Exemple 1 - évolution de l'âge et de la taille à maturité chez les guppies*

L'influence du régime de prédation sur la maturation a été étudié dans les populations de guppies

---

<sup>7</sup> Van Valen, 1973. *Evolutionary Theory* 1, 1-30.

<sup>8</sup> Roff, 1981. *The American Naturalist* 118, 405-422.

<sup>9</sup> Law, 1979. *The American Naturalist* 114, 399-417.

(*Poecilia reticulata*) des rivières de l'île de Trinidad. Ces populations vivent dans diverses communautés soumises à des pressions de prédation faibles ou, au contraire, très fortes<sup>10</sup>, selon les bras de rivières. La mesure en laboratoire de l'âge et de la taille à maturité des guppies issus de ces deux types de populations a mis en évidence que les guppies de populations à faible pression de prédation ont une maturité plus précoce et une taille à maturité plus petite que celle soumises à de fortes pressions de prédateurs<sup>11</sup>. Théoriquement, on pourrait s'attendre à ce que ces différences résultent d'une différence non seulement sur la prédation moyenne mais sur la manière dont la pression de prédation affecte de manière différentielle les petits et les grands guppies (Cf. prédiction ci-dessus). Des mesures de taux de mortalité dans la nature n'ont cependant pas pu mettre en évidence un effet âge ou taille spécifique de la mortalité<sup>10</sup>. La réalisation d'expériences de transplantations de guppies depuis des bras de rivières à forte prédation vers des bras de rivières à faible prédation a donné un résultat plus net. Après plusieurs années, la comparaison des traits d'histoire de vie des poissons transplantés avec les populations d'origine a mis en évidence l'évolution d'un âge et d'une taille à maturité plus élevés des poissons transplantés (Fig. 12). Ces expériences montrent que l'âge et taille à maturité peuvent évoluer très rapidement, et que l'évolution expérimentale est conforme aux différences observées dans les populations naturelles. Les expériences de transplantation inverses (poisson de zones sans prédateurs introduits dans des zones avec prédateurs) ont conduit à la disparition des individus introduits, probablement mangés avant de pouvoir évoluer<sup>12</sup>.

#### *Exemple 2 - surexploitation des pêcheries et modification de la maturation des poissons*

La surmortalité dans les populations de poissons générée par les pêcheries industrielles est à l'origine d'un effondrement des stocks de nombreuses espèces de poissons, mais aussi d'un changement dans les caractéristiques moyennes de maturation de ces poissons. On a par exemple pu observer chez les morues une réduction séculaire de l'âge et de la taille à maturité (Fig. 13), sans doute due à une évolution des caractéristiques écologiques des poissons en réponse à la sélection générée par l'homme<sup>13</sup>. Dans cet exemple comme dans celui des guppies, une plus forte prédation sur les adultes engendre un changement, probablement en partie évolutif, vers des maturations plus précoces.

Lorsque les conditions environnementales sont variables et peu prévisibles, il n'existe en revanche pas une seule stratégie de maturation optimale. La sélection naturelle peut alors favoriser des stratégies de maturation mixtes. Chez les plantes à fleurs, si l'on ne considère que la reproduction sexuée, la maturation est caractérisée par la première floraison. On peut distinguer plusieurs stratégies de reproduction selon (1) la durée de vie (plantes annuelles, plantes bisannuelles ou plantes pérennes et vivaces) et (2) le nombre d'événements de reproduction (plusieurs fois pour les plantes itéropares ou polycarpiques ; une seule fois pour les plantes semelpares ou monocarpiques). La plupart des annuelles ou bisannuelles sont monocarpiques et les pérennes sont polycarpiques, mais quelques espèces pérennes sont monocarpiques, comme les bambous ou les agaves par exemple. Parmi les monocarpiques à durée de vie courte, la distinction classique entre annuelles et bisannuelles ne reflète que partiellement la réalité puisqu'en conditions naturelles, l'âge à maturité est très variable et dépend fortement des conditions environnementales. Ainsi, le cirse à feuilles lancéolées (*Cirsium vulgare*), considéré comme bisannuel, peut fleurir en un an s'il germe à l'automne en bonnes conditions, mais peut

---

<sup>10</sup> Reznick *et al.* 1996. *Evolution* 50: 1651-1660.

<sup>11</sup> Reznick, 1982. *Evolution* 36: 160-177.

<sup>12</sup> Reznick *et al.* 2004 in *Evolutionary Conservation Biology* (R. Ferrière, U. Dieckmann et D. Couvet ed.), Cambridge University Press (p. 101-118).

<sup>13</sup> Olsen *et al.* 2004. *Nature* 428: 932-935.

fleurir tardivement (jusqu'à huit ans) en conditions peu fertiles<sup>14</sup>. Les espèces strictement annuelles ou bisannuelles sont en fait rares.

L'onagre bisannuelle (*Oenothera biennis*) peut être monocarpique (bisannuelle ou annuelle), voire même polycarpique. La probabilité qu'elle fleurisse au bout d'un an diffère entre milieux et entre lignées clonales<sup>15</sup>. Dans certains environnements tels qu'une prairie retournée, toutes les plantes ont une croissance rapide (peu de compétition, forte biomasse) et toutes sont annuelles. Cette maturation précoce semble être une réponse à une forte mortalité tardive liée à un habitat éphémère. Dans les autres milieux, la proportion d'annuelles varie selon les lignées : certaines sont plutôt bisannuelles, d'autres annuelles, d'autres ont des comportements mixtes intermédiaires - et ceci varie en fonction des environnements (Fig. 14). Le caractère annuel est un trait phénotypique plastique, et il existe une forte variance génétique de cette plasticité dans les populations naturelles. On peut remarquer aussi que la sélection a pu favoriser des stratégies mixtes, c'est-à-dire que des plantes génétiquement identiques poussant dans le même environnement n'ont pas la même stratégie de maturation. Certaines fleurissent au bout d'un an, d'autres au bout de deux ans. Ceci permet de répartir les risques, de façon particulièrement pertinente dans des environnements variables et peu prévisibles.

#### **4 ) Enfin, nous avons abordé l'évolution de la longévité et du vieillissement**

Le vieillissement, ou sénescence, est caractérisée par une détérioration progressive de l'état physiologique d'un individu avec son âge. Cette détérioration affecte de multiples traits et conduit à la mort. Dans une perspective évolutive, on s'intéresse aux conséquences du vieillissement sur la valeur reproductive des individus, qui dépendent essentiellement de la fécondité de l'individu et de sa survie. Ainsi, en écologie évolutive, le vieillissement se manifeste par une diminution de la survie et de la fécondité (Fig. 15). De ce point de vue, ne pas vieillir ne signifie donc pas être immortel - mais simplement avoir la même probabilité de mourir d'une année à l'autre et cela quel que soit son âge. Il existe donc une différence entre le fait d'être âgé, c'est-à-dire d'être né depuis un temps assez long, et celui de présenter des signes physiologiques de vieillesse.

Le vieillissement est un processus inévitable qui affecte la quasi-totalité des organismes vivants. Des comparaisons entre espèces et entre individus au sein d'une espèce montrent que certaines espèces vieillissent plus vite que d'autres et que, au sein d'une espèce, certaines lignées peuvent subir un vieillissement accéléré par rapport à d'autres lignées (Fig. 16). Il existe donc une variabilité génétique du vieillissement, qui laisse supposer que le vieillissement peut évoluer. C'est en effet le cas, et plusieurs expériences ont montré que l'on peut créer des conditions de sélection permettant de faire évoluer le vieillissement et la longévité.

L'ubiquité du vieillissement et sa variabilité entre les espèces et même entre les individus au sein d'une espèce ont conduit les biologistes de l'évolution à s'interroger sur la manière dont la sélection naturelle peut conduire à l'évolution paradoxale d'une détérioration avec l'âge des performances liées à la valeur sélective. Comment résoudre un tel paradoxe ?

L'idée selon laquelle le vieillissement serait un trait adaptatif, qui aurait été sélectionné pour limiter la taille des populations et éviter la surpopulation est complètement rejetée<sup>16</sup>. Tout

---

<sup>14</sup> Rose *et al.* 2002. *Evolution* 56, 1416-1430 ; Klinkhamer *et al.* 1987. *Oikos* 49, 300-308.

<sup>15</sup> Johnson, M. T. J. 2007. *Journal of Evolutionary Biology* 20(1), 190-200.

<sup>16</sup> Kirkwood, 2002. *Mech Ageing Dev* 123, 737-745.

d'abord, on comprend mal dans quelles conditions écologiques, un gène qui coderait pour un vieillissement accéléré pourrait être favorisé par la sélection naturelle. D'autre part dans les écosystèmes naturels, l'essentiel de la mortalité est due à des facteurs externes à l'individu (mortalité extrinsèque) tels que la prédation, la pénurie de ressources, les accidents, si bien qu'un tel gène ne pourrait pas être sélectionné directement puisqu'il n'aurait que très peu d'occasion en pratique de s'exprimer. À cause de cette forte mortalité extrinsèque, les organismes sauvages ne sont que très rarement touchés par les effets du vieillissement : ils meurent généralement avant que ceux-ci ne se manifestent. Ainsi, la prise de la sélection naturelle sur les processus dépendants de l'âge est d'autant plus faible que l'âge est avancé (Fig. 17). Des processus qui génèrent une dégradation des performances d'un individu âgé ne peuvent donc pas être facilement éliminés. C'est sur cette simple idée que reposent les différentes théories évolutives du vieillissement.

Au bilan, nous avons vu à travers divers exemples que les conditions environnementales, et notamment la mortalité générée par l'environnement, peuvent sélectionner des individus qui deviennent mature précocement, à une petite taille, et qui donc ont une fécondité réduite. La sélection peut aussi favoriser des traits indéterminés, des stratégies de maturation non déterministes. Cette même mortalité extrinsèque est aussi impliquée dans l'évolution du vieillissement et permet d'expliquer comment l'évolution peut conduire à une dégradation des performances d'un individu avec son âge, conduisant jusqu'à sa mort. A travers les interactions biologiques et les cycles, des exemples de mécanismes et de concepts importants en évolution sont perceptibles : adaptation, valeur sélective, modèle de la Reine rouge.

Cet atelier a proposé quelques clefs pour démythifier la notion de progrès en évolution et d'optimisation (ou d'harmonie) des systèmes biologiques. Il illustre la présence de l'évolution au cœur de processus écologiques. Il montre aussi la dimension expérimentale, trop souvent sous-estimée, des sciences de l'évolution : évolution microbienne *in vitro*, déplacement de populations... L'évolution est au cœur de chaque facette du vivant, et testable – puissent les enseignements du secondaire porter ce message !

### **Lectures complémentaires :**

Selosse M-A, 2000. La symbiose : structures et fonctions, rôle écologique et évolutif. Vuibert, Paris.

Prat D., A. Raynal-Roques & A. Roguenant ed., 2008. Peut-on classer le vivant ? Linné et la systématique aujourd'hui. Belin, Paris.

Gouyon P.-H., ed., 2009. Aux origines du sexe. Fayard, Paris (à paraître).

Raymond M. & F. Thomas ed., 2009. Ecologie et évolution. De Boeck, Paris (à paraître).

Ridley M. 2004. Evolution, 3ème ed. Blackwell Publishing, Oxford.

## Légendes des figures :

Fig. 1 - Cycle de l'oxygène et du carbone dans la biosphère.

Fig. 2 - Evolution expérimentale d'*E. coli* (sur milieu glucosé avec citrate, voir texte), partant d'une génération 0 incapable d'utiliser le citrate. A chaque génération, on mesure la densité optique (OD) à 420 nm après 24h d'une culture d'essai en milieu contenant du citrate comme seule source de carbone (une OD élevée indique une prolifération).

Fig. 3 - Origine et devenir du CO<sub>2</sub> produit par l'homme.

Fig. 4 - Echanges à bénéfices réciproques entre algue verte et champignon dans un lichen.

Fig. 5 - Notion d'altruiste et de tricheur dans un mutualisme.

Fig. 6 - Une citation de « l'origine des espèces » de Darwin montre que celui-ci ne croyait pas que la coopération émerge d'elle-même.

Fig. 7 - La symbiose pollinisatrice *Yucca* (à gauche) / *Tegeticula* (en train de déposer du pollen sur le pistil en bas à droite). En haut à droite, fruits de *Yucca* (noter que de nombreuses fleurs ont avorté sur l'inflorescence).

Fig. 8 - Proportion de fleurs donnant des fruits, en fonction du nombre d'œufs pondus par fleur chez *Yucca kanabensis*. Le diamètre des cercles est proportionnel au nombre de cas observé. D'après Addicott & Bao, 1999.

Fig. 9 - Nombre d'ovipositions (moyenne  $\pm$  écart standard) effectuées par des femelles de *Tegeticula yuccasella* dans un choix entre fleurs déjà visitées ou non visitées. On obtient des taux analogues aux fleurs visitées en appliquant un homogénat d'abdomen de *T. yuccasella* sur les fleurs non visitées (non montré). D'après Huth & Pellmyr, 1999.

Fig. 10. Différentes stratégies de maturation selon l'âge à maturité et la proportion de ressources allouées dans la reproduction. La surface des cercles matérialise l'investissement dans la première reproduction. Plus la maturation est précoce, plus la taille à maturité est petite et plus la fécondité à maturité est réduite. D'autre part, plus la proportion de ressources allouées à la reproduction est grande, plus la fécondité est élevée - mais plus la croissance post-reproduction est réduite.

Fig. 11. Relation estimée entre la valeur sélective (mesurée par le taux d'accroissement instantané,  $r$ ) et la taille adulte (dépendante de la durée de développement larvaire) chez *Drosophila melanogaster*. Les valeurs de taille adulte mesurées correspondent à des valeurs maximisant la valeur sélective. D'après Roff, 1981.

Fig. 12. Age et taille à maturité dans des populations de guppies provenant de communautés à forte prédation (gris) et faible prédation (blanc). Les moyennes (et erreurs standards) sont représentées pour des mâles et des femelles de guppies de deuxième génération de laboratoire élevés dans des conditions standardisés. Les losanges représentent les valeurs mesurées sur des guppies issus de diverses populations sauvages avec une forte (gris) ou une faible (blanc) prédation<sup>17</sup>. Les triangles représentent les valeurs de populations contrôles à forte prédation (gris) et de population issues d'introductions expérimentales d'individus des populations contrôles dans des habitats à faibles prédation (blanc). Les mesures ont été faites après 11 ans (triangles pointe en haut, site d'Aripo<sup>18</sup>) ou après 4 ans (triangles pointe en bas, site d'El Cedro<sup>19</sup>) d'évolution post-introduction dans la nature.

Fig. 13. Changement séculaire des stratégies de maturation chez les morues de l'atlantique nord ouest. L'âge moyen pour lequel la moitié des femelles sont matures est figuré pour trois populations. On peut observer une réduction de l'âge à maturité pour ces trois populations au

<sup>17</sup> Reznick, 1982. *Evolution* 36, 160-177.

<sup>18</sup> Reznick et al., 1990. *Nature* 346, 357-359.

<sup>19</sup> Reznick & Bryga, 1987. *Evolution* 41, 1370-1385.

cours des années 1990. D'après Olsen *et al.* 2004<sup>20</sup>.

Fig. 14. Mesure de la proportion de plantes annuelles pour 14 lignées clonales d'onagre bisannuelle, dans cinq milieux différents (classé par productivité). D'après Johnson, 2007.

Fig. 15. Augmentation exponentielle du taux de mortalité avec l'âge chez l'homme et la drosophile. D'après Carey *et al.* 2003<sup>21</sup>.

Fig. 16. Courbes de survie de 11 lignées clonales du collembole *Folsomia candida*<sup>22</sup>. On peut observer qu'il existe une forte variabilité génétique sur la longévité au sein d'une même espèce.

Fig. 17. Comparaison des courbes de survie d'une espèce théorique vivant (1) dans des conditions artificielles protégées (haut) et donc, dans lesquelles le vieillissement est observable et (2) dans des conditions naturelles sauvages dans lesquelles les individus meurent bien avant de devenir âgés (bas). La zone grisée sur la droite matérialise les âges pour lesquelles la sélection naturelle est quasiment aveugle, étant donné que quasiment aucun individu ne survit jusque là.

---

<sup>20</sup> Olsen et al., 2004. *Nature* **428**, 932-935.

<sup>21</sup> Carey & Tuljapurkar, 2003. Life span. Evolutionary, ecological and demographic perspectives.

<sup>22</sup> Tully, T. 2004. Facteurs maternels génétiques et environnementaux de l'expression des traits d'histoire de vie chez le collembole *Folsomia candida*, Willem. Thèse, Ecologies, Université Pierre et Marie Curie, Paris 6.

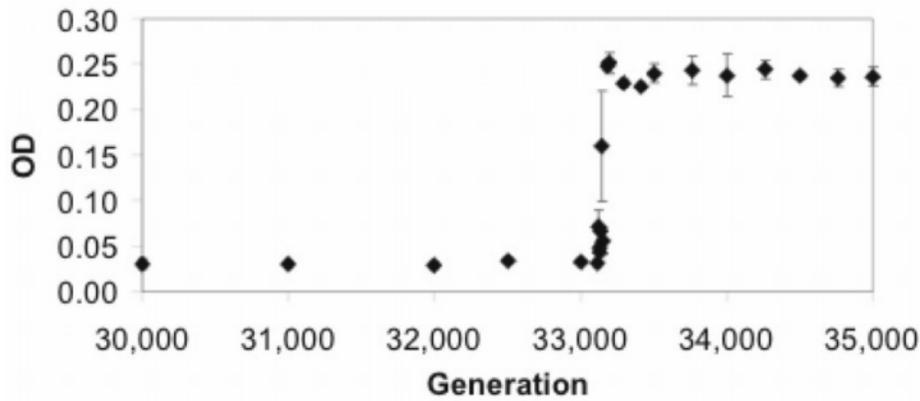


Fig02.jpg

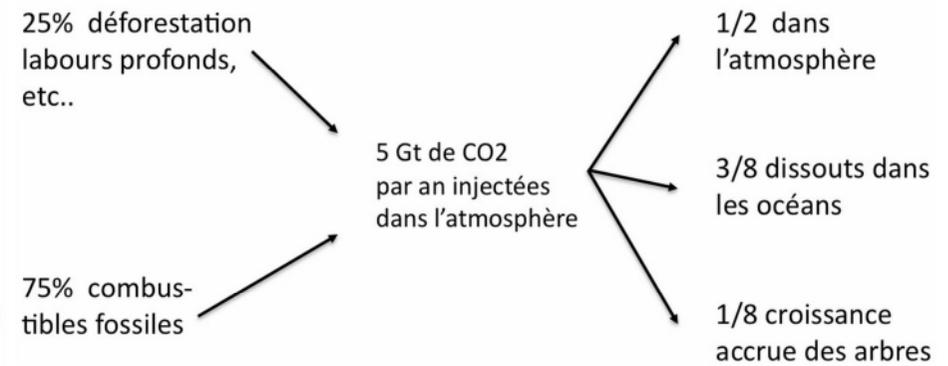


Fig03.jpg

Des échanges nutritifs réciproques :

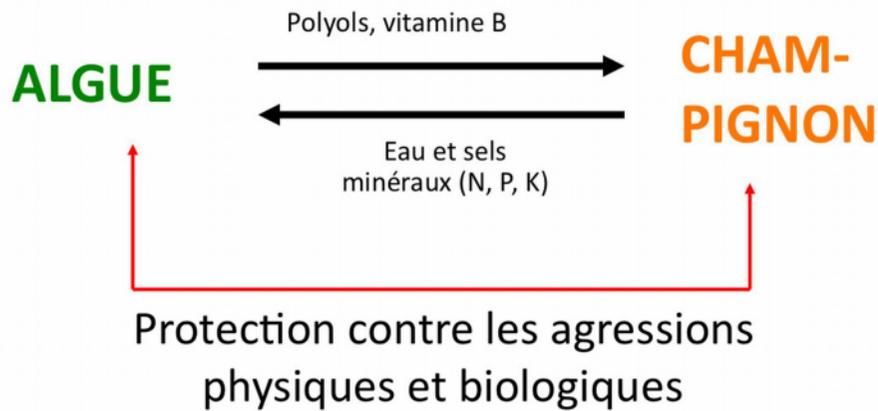


Fig04.jpg

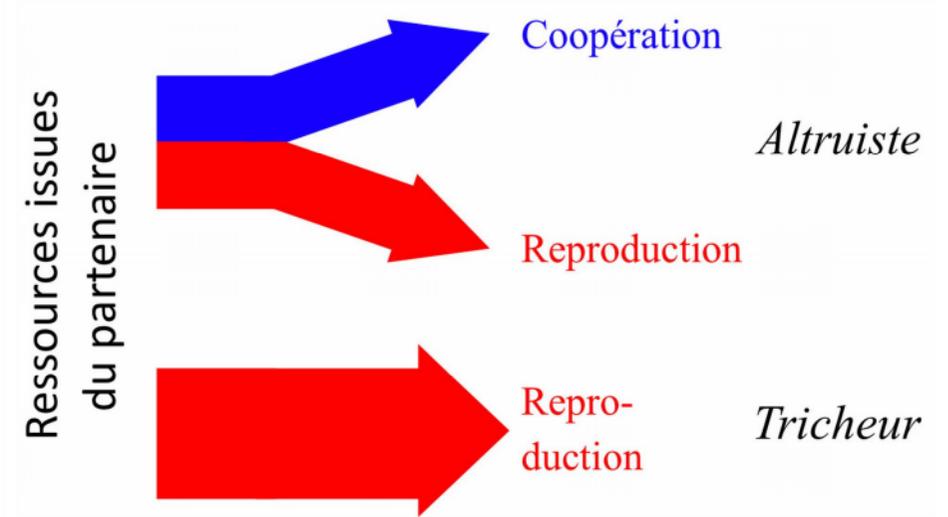


Fig05.jpg

“Natural Selection cannot possibly produce any modification in a species exclusively for the good of another species; although throughout nature one species incessantly takes advantage of, and profits by, the structures of others”

Fig06.jpg



Fig07.jpg

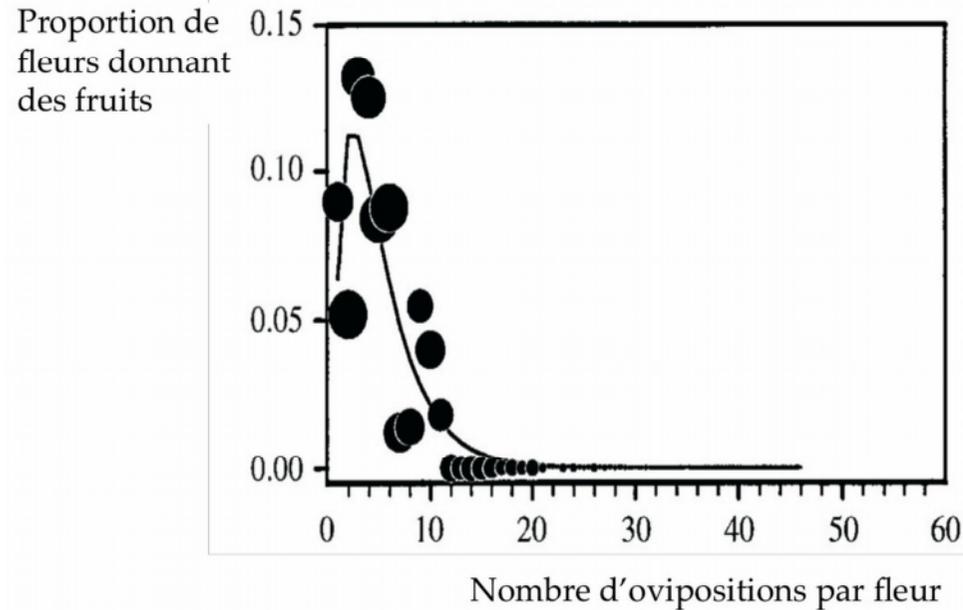


Fig08.jpg

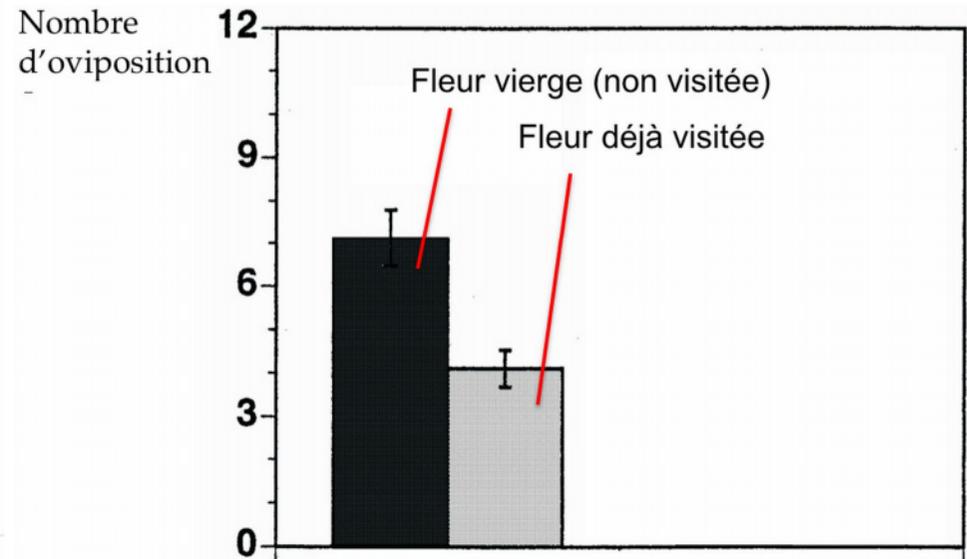


Fig09.jpg

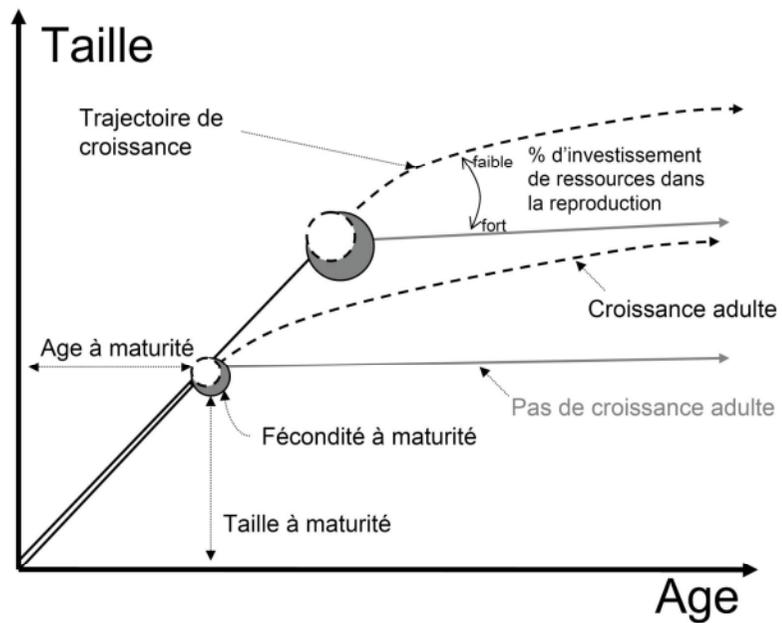


Fig10.jpg

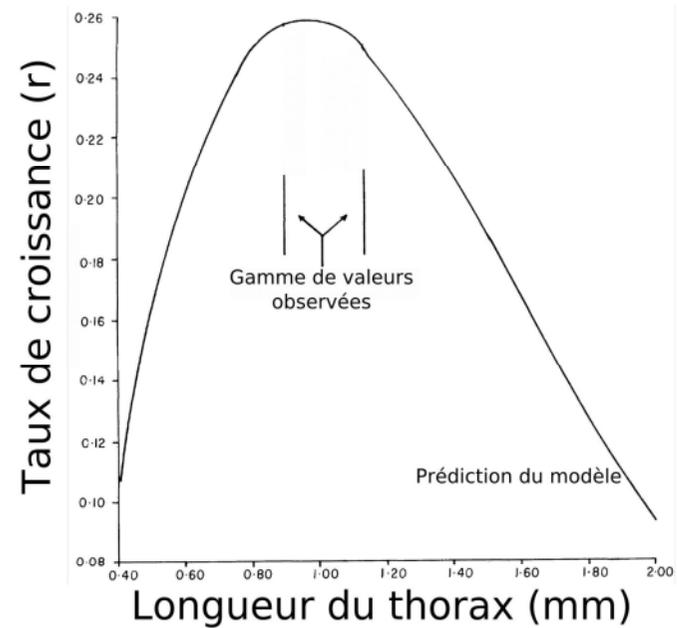


Fig11.jpg

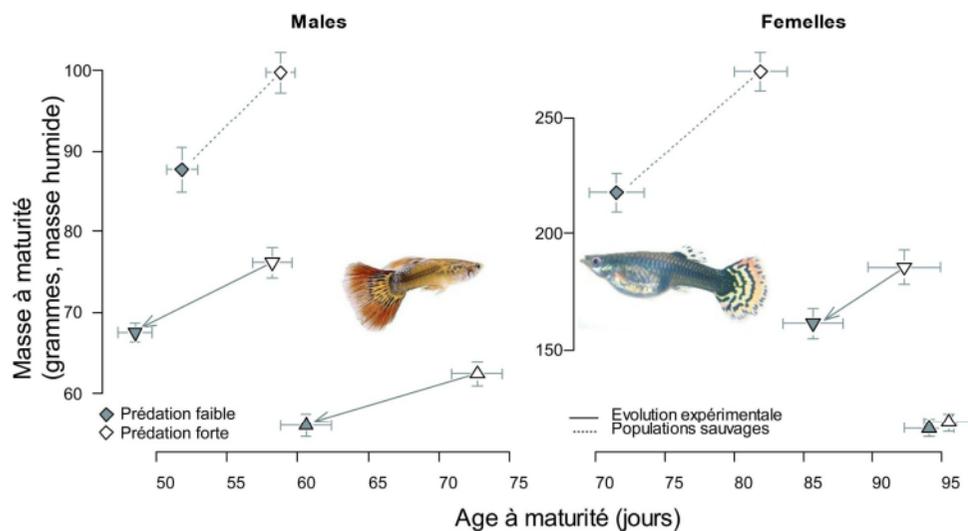


Fig12.jpg

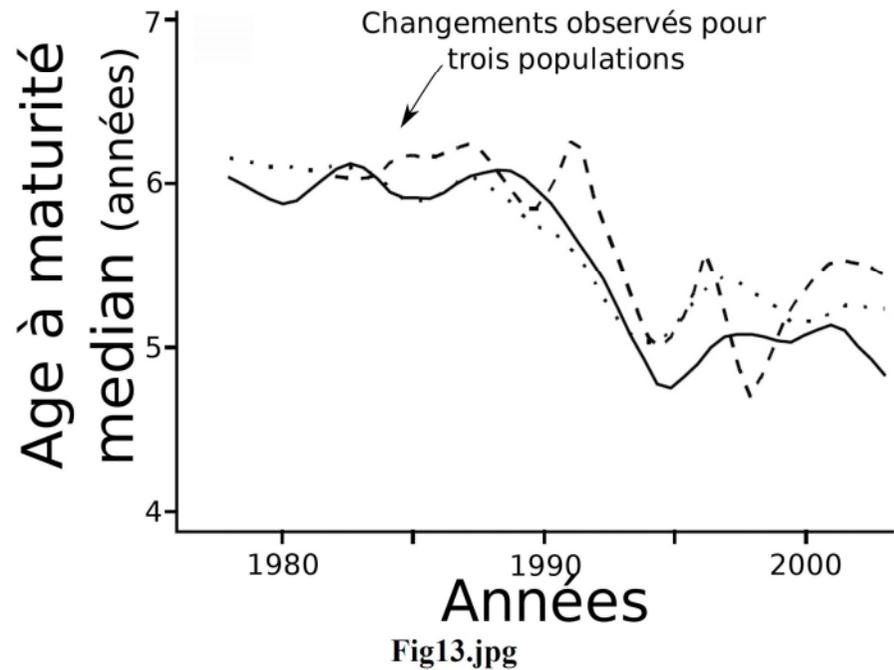


Fig13.jpg

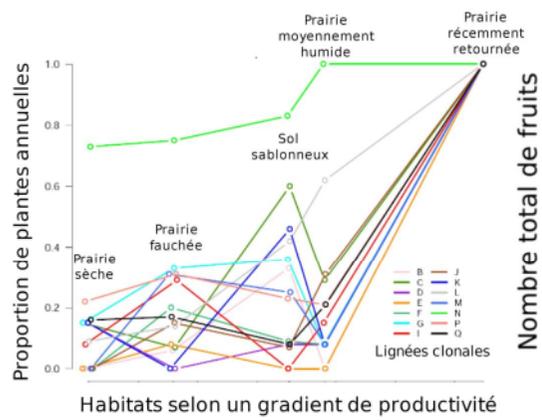


Fig14.jpg

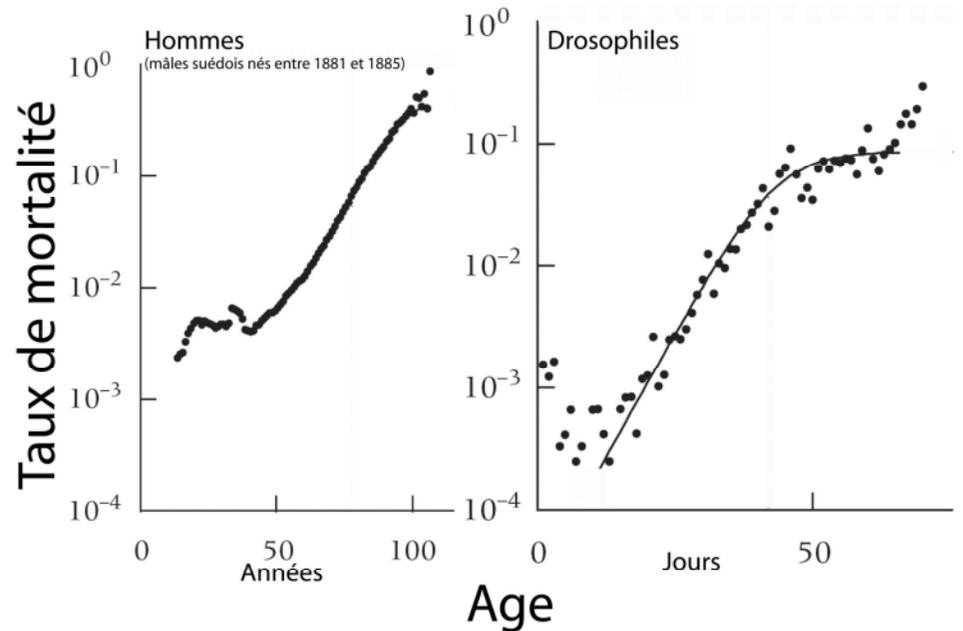
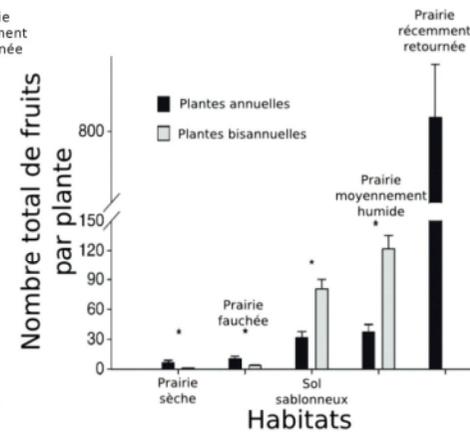


Fig15.jpg

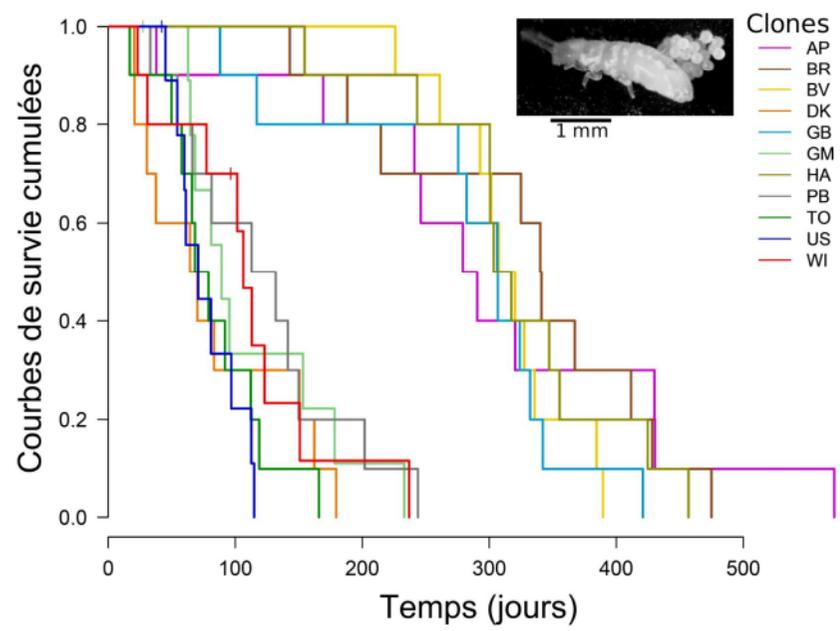


Fig16.jpg

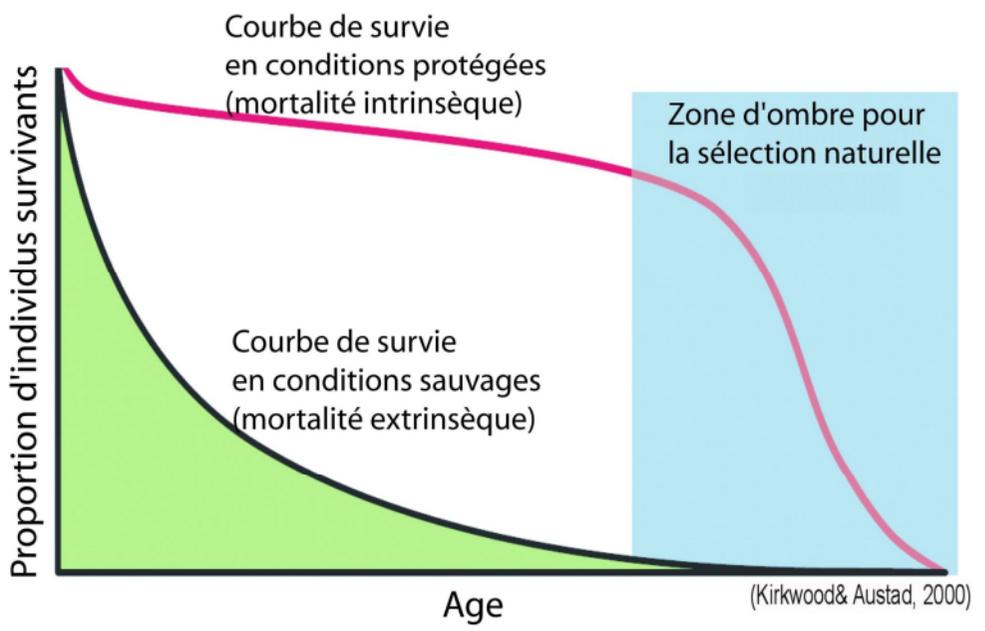


Fig17.jpg