Perturbations, organismes et écosystèmes

Jean-François Ponge

▶ **To cite this version:**

Jean-François Ponge. Perturbations, organismes et écosystèmes. 2012. hal-00679149v2

HAL Id: hal-00679149
https://hal.science/hal-00679149v2

Preprint submitted on 21 Mar 2012

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

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

Public Domain

Perturbations, organismes et écosystèmes

21 mars 2012

Jean-François PONGE

Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS UMR 7179, 4 avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy, France

E-mail: ponge@mnhn.fr

Résumé: Ce texte reprend et développe par l'ajout de nombreux exemples les propos tenus lors d'une conférence donnée par l'auteur au Muséum National d'Histoire Naturelle, sur le site du Jardin des Plantes, le 12 février 2008. Il expose une théorie portant sur le rôle des perturbations dans l'assemblage et l'évolution des espèces au sein des écosystèmes, en prenant principalement, mais pas uniquement, comme base de réflexion les écosystèmes terrestres. Deux groupes d'organismes, possédant des stratégies opposées vis-à-vis des perturbations de l'environnement, sont présentés, tous deux participant à la constitution des communautés animales, végétales et microbiennes que nous connaissons, mais avec des exigences différentes vis-à-vis des fluctuations de l'environnement. Les « civilisés » possèdent des mécanismes anticipateurs leur permettant d'optimiser sur le plan énergétique leurs performances dans un environnement prévisible (stable ou soumis à des fluctuations cycliques) et ont développé des spécialisations poussées au cours de l'évolution. À l'opposé les « barbares » sont peu performants dans un environnement stable car peu économes de leur énergie mais sont bien adaptés à des conditions changeant de manière imprévisible, en particulier lors des grandes crises écologiques qui aboutissent à la genèse de nouveaux clades non spécialisés. Ces deux catégories d'organismes cohabitent lorsque le milieu est soumis à des perturbations ne dépassant pas le seuil de tolérance de chacun des deux groupes, maximisant ainsi la biodiversité dans le cas des perturbationsdites« intermédiaires ». Ils se succèdent ou alternent au cours de la dynamique naturelle ou provoquée des habitats qui les hébergent ou qu'ils contribuent à élaborer, de même qu'au cours de l'évolution.

Qu'est-ce qu'une perturbation ?

- Perturbation (français): irrégularité dans le fonctionnement d'un système (Le Robert Pratique, 2011)
- Perturbation (anglais): a small change in the quality, behaviour or movement of something (Oxford Dictionary, 2000)
- Disturbance (anglais): actions that upset the normal state that something is in (Oxford Dictionary, 2000)

On retiendra ici comme sens du mot « perturbation » la référence au système (biologique ou autre) qui se trouve placé hors de son état normal, et non à la cause externe de cette perturbation. Par

exemple, un hiver rigoureux ou un labour dans une parcelle agricole ne seront pas considérés a priori comme des perturbations, les communautés y étant alors par définition adaptées. De même, si des situations inhabituelles ne génèrent aucune modification notable du système biologique considéré, elles ne seront pas considérées comme des perturbations.

L'anticipation, élément-clé de la stabilité des organismes et des écosystèmes

L'anticipation est la manière, pour un organisme ou une communauté, de se comporter en avance d'un événement prévisible, que celui-ci soit faste ou néfaste. Il s'agit d'un mécanisme avantageux, en termes de dépenses énergétiqueset d'allocation de ressources (Trewavas 2005, Moser et al. 2006, González-Gómez et al. 2011), dans un environnement dominé par des phénomènes cycliques tels que les rythmes nycthéméraux,saisonniers,ou pluriannuels. Les horloges biologiques (Lowrey & Takahashi 2004, Wang & Wang 2011) participent à cette propriété, mais également tous les dispositifs sensoriels (vue, ouïe, toucher), comportementaux (choix, attraction, tropisme, fuite, agression, soin, activités ludiques et sexuelles) et signalétiques (phéromones, communications sensorielles ou cognitives) permettant à un être vivant ou un groupe de vivre en harmonie avec son milieu (Leigh & Rowell 1995, Rasmussen 1999, Stefano et al. 2002, Blouin et al. 2005, Soler et al. 2011). Dans ce cadre, tout événement prévu, même de forte amplitude, ne peut donc en aucun cas constituer une perturbation puisqu'il se traduit par une réaction adaptée. Ces normes de réaction peuvent être sélectionnées par le milieu etinscrites dans le patrimoine génétique de l'espèce ou de la population considérée (Jensen et al. 2008, Roulin et al. 2011), ou bien sont induitesépigénétiquement par l'environnement et seulement partiellement héritables (Gorelick 2005). Elles peuvent également faire l'objet d'un apprentissage individuel en fonction de la mémorisation d'expériences passées (González-Gómez et al. 2011), d'un mimétisme (Darst 2006), d'un apprentissage ou d'une transmission de savoir au sein d'un groupe familialou social (Frith 2008, Fogarty et al. 2011), ou bien encore clonal(Trewavas 2005).

L'anticipation se met généralement en place progressivement au cours de l'ontogénèse, notamment lorsqu'elle repose sur des mécanismes nécessitant le développement d'organes locomoteurs ou sensoriels et l'élaboration d'un système de coordination nerveux ou hormonal (Schmitz & Assaiante 2002, Trewavas 2005, Capellán & Nicieza 2010). Cette mise en place est également progressive, par définition, en cas d'apprentissage (Fogarty et al. 2011).

Dans tous les cas, seuls des événements ou des séries d'événements déjà survenus peuvent être intégrés à la mémoire biologique de l'individu (Trewavas 2005, Capellán & Nicieza 2010, González-Gómez et al. 2011), du groupe (Frith 2008, Fogarty et al. 2011) ou de l'espèce (Rasmussen 1999, Schweizer et al. 2011). Que le support de l'anticipation soit génétique, épigénétique ou comportemental (mimétisme, apprentissage), dans tous les cas l'événement anticipé doit pouvoir être prévu par l'individu, le groupe, l'espèce, sous la forme de rythmes périodiques avec lesquels l'organisme est en phase (Lowrey & Takahashi 2004, Moser et al. 2006, Wang & Wang 2011) ou,en cas d'absence de périodicité, sous la forme de signes avant-coureurs manifestant le « déjà vu » (Trewavas 2005, Capellán & Nicieza 2010, González-Gómez et al. 2011).

Si l'anticipation est bien connue au niveau de la physiologie des organismes, tant végétaux qu'animaux voire même microbiens (Hecker & Völker 1998, Vitalini et al. 2007), cette propriété n'est jamais citée au niveau des écosystèmes. Pourtant, bien des phénomènes relatifs aux communautés et à leur environnement immédiat manifestent de l'anticipation. Prenons comme exemple le cas de la régénération naturelle des peuplements forestiers. Les travaux de Bernier & Ponge (1994) dans les pessières (forêts d'épicéas) savoyardes ont montré que la communauté complète de vers de terre, renfermant chacune des trois grandes catégories écologiques (endogés, épigés, anéciques) se reconstituaitsous les arbres adultes après la période d'effondrement accompagnant la croissance intense des arbres (gaulis-perchis), phase qui épuise le sol en éléments nutritifs. Cette reconstitution progressive prépare le sol à recevoir les semis de la génération suivante, longtemps avant l'arrivée de lumièreconsécutive à la mort (chute, coupe) des arbres parents, permettant ainsi d'assurer le « succès » de la régénération longtemps avant l'arrivée des premiers semis. Ce mécanisme anticipateur met en jeu la coadaptation des organismes du sol et de la végétation au sein de stratégies écosystémiques (Ponge 2003, Kraiser et al. 2011) dont on peut raisonnablement penser qu'elles ont été sélectionnées au niveau des écosystèmes, sous la forme de réseaux d'interactions assurant la pérennité des habitats (Williams & Lenton 2007).

Si l'on peut définir les conditions environnementales de l'anticipation (stabilité, répétitivité des événements fastes ou néfastes, « déjà vu »), quels sont les types d'organismes les plus efficaces en termes d'anticipation?La possession d'appareils sensori-moteurs efficaces, associée à des systèmes nerveux ou hormonauxpermettant de mettre en mémoire des événements passés et de traiter les informations qu'ils renferment, est évidemment un prérequis. La nécessaire mise en place progressive des mécanismes permettant l'anticipation privilégiera, en termes d'efficacité énergétique, les adultes, les organismes à forte longévité, peu mobiles, ainsi que ceux prenant soin de leur descendance ou des membres de leur groupe d'appartenance. L'information, sous la forme de la gestion de signaux,tant internes qu'externes, est donc l'élément-clé de l'anticipation, mais celle-ci ne peut fonctionner efficacement et durablement que dans un environnement prévisible, en l'absence de perturbation (au sens ci-dessus donné à ce mot).

En présence d'une perturbation, des organismes peu efficaces en termes d'anticipation peuvent êtrefavorisés s'ils sont capables de croître, se reproduire, entrer en interaction avec les autres partenaires de la communauté sans que ces fonctions reposent sur une bonne connaissance de l'environnement ou du groupe dont ils font partie. Les organismes à durée de vie courte, capables de se disséminer rapidement, à forte capacité de reproduction, sans soin ni apprentissage des jeunes, ainsi que les jeunes des espèces appartenant à la catégorie précédente seront dans ce cas privilégiés. De la même manière que des écosystèmes capables de s'auto-régénérer, tels que les forêts dites climaciques ou de fin de succession (Ponge et al. 1998), sont capables d'anticipation par rapport à des événements naturels inscrits dans leur mémoire, les formations pionnières sont fugaces, de composition très variable et laissent généralement place à des formations plus durables, en nombre limité,parfois uniques (le fameux « climax » de Clements 1936), mais seulement lorsque l'environnement reste ou devient stable (Isermann 2011). Cette stabilité de l'environnement peut d'ailleurs être le fait du développement des communautés elles-mêmes, comme dans le cas des forêts anciennes ou des récifs coralliens, écosystèmes qui élaborent eux-mêmes les conditions de leur propre stabilité sous la forme d'un équilibre dynamique assurant indéfiniment leur renouvellement (Connell 1978). En présence d'une perturbation majeure à laquelle ils ne sont pas adaptés, les écosystèmes durables laissent à nouveau la place à des communautés fugaces à forte

capacité de recolonisation (Dudgeon et al. 2010).Cependant, des événements récurrents tels qu'incendies ou éboulis favorisent des communautés restant indéfiniment à des stades intermédiaires des processus de succession devant normalement conduire à leur élimination (Wardle et al. 1997, Sarthou et al. 2009, Evette et al. 2009).

Peut-on prédire l'existence de deux types de stratégies en fonction du régime de perturbation ?

De nombreuses classifications des organismes,sur la base des stratégies qu'ils mettent en œuvre pour assurer leur succès au sein des communautés ou de la façon dont ils ont été sélectionnés au cours de l'évolution (les deux conceptions se rejoignant inévitablement, voir Metz et al. 2008), ont été proposées en écologie. Qu'il s'agisse de traits d'histoire de vie, comme l'opposition entre« sélection r » et « sélection K »(Pianka 1970, Fierer et al. 2007), de préférences d'habitat comme l'opposition entre espèces « spécialistes » et « généralistes » (Levins 1968, Egas et al. 2004), « pionnières » et « climaciques » (Odum 1969, Wehenkel et al. 2006), « colonisatrices » et « persistantes » (Ettema & Bongers 1993, Li et al. 2005), de modes de dispersion et de territorialité comme l'opposition entre mouvements« directionnels » et « au hasard » (Cain 1985, Armsworth & Roughgarden 2005) ou bien entre espèces « migrantes » et « résidentes » (Austin 1970, Holt et al. 2011), de modifications ontogénétiques comme l'opposition entre traits « juvéniles » et « adultes » (Stearns 1976, Johansson et al. 2010)ou bien encore de classifications opérant des découpages à l'intérieur de ces catégories, comme la trilogie « compétitives », « rudérales », « stress-tolérantes »proposée par Grime pour les végétaux (Grime 1977, Wilson & Lee 2000), on reconnait des traits faisant référence en arrière-plan, mais en arrière-plan seulement, à la stabilité ou à l'instabilité de l'environnement, aspect pourtant explicitement pris en compte dans le travail fondateur de Levins (1962). En privilégiant ce dernier aspect,et en rassemblant les traits en provenance de ces classifications qui sont liés à la stabilité ou à l'instabilité de l'environnement, on peut classer les organismes en deux grandes catégories, que je propose d'appeler « civilisés » et « barbares » (Tableau 1). Cette dichotomie ne confère aucune supériorité à l'une ou l'autre des catégories ainsi nommées, selon l'opinion exprimée par Montaigne (1595) qui considérait que barbarie et civilisation étaient les deux facettes d'un seul et même effort de l'humanité pour survivre au long de son histoire.

En matière de macroévolution, il est coutume de distinguer, sur les arbres phylogénétiques issus des méthodes parcimonieuses telles que la cladistique (Hennig 1975), des espèces possédant une majorité de caractères basaux, donc proches de la racine du groupe considéré, et des espèces possédant une majorité de caractères dérivés et éloignées de la racine. Dans la mesure où les arbres phylogénétiques basés sur les espèces actuellestraduisentun bilan net entre spéciation et extinction(Morrow et al. 2003), on pourra considérer que les caractères basaux sont présents (aujourd'hui) chez des espèces ou des groupes anciens ayant une forte capacité à surmonter les crises écologiques (par définition imprévisibles, donc auxquelles seuls les « barbares » sont adaptés, selon ma définition) et les caractères dérivés chez des espèces ou des groupes plus récentsn'ayant pas eu l'occasion de traverser ces crises, la majorité d'entre eux étant probablement voués à l'extinction mais constituant néanmoins l'essentiel du pool actuel des « civilisés ». D'où un parallèle tenté ici (non testé à ce jour) entre les classifications basées sur l'écologie et celles basées sur la

phylogénie, « barbares » et « civilisés » rassemblant des caractéristiques touchant à la fois aux traits d'histoire de vie, à l'amplitude écologique et à l'évolution.

Tableau 1. Principaux traits« barbares » et « civilisés »

BARBARES	**CIVILISÉS**
Sélection r:nombreuse descendance, reproduction précoce, mortalité très élevée	**Sélection K:**descendance réduite, reproduction tardive, mortalité faible
Généralistes: capables de prospérer dans un grand nombre de milieux	**Spécialistes:** capables de prospérer dans une gamme étroite de milieux
Pionniers: colonisant des milieux nouvellement formés	**Climaciques:**correspondant au stade terminal d'une succession écologique
Colonisateurs: temps de génération très court et se reproduisant en abondance, haute activité métabolique, résistantes à la pollution	**Persistants:** temps de génération long, se reproduisant faiblement, faible activité métabolique, intolérantes à la pollution
Mouvements au hasard: peuvent être coordonnés, mais non ciblés	**Mouvements directionnels:** coordonnés et ciblés
Migrants: sans territoire défini	**Résidents:** avec un territoire défini (pouvant cependant changer au cours du temps : cas des oiseaux et papillons migrateurs
Juvéniles et adultes néoténiques	**Adultes**

Pour justifier l'existence de deux stratégies, il ne suffit pas de classer les organismes ou les communautés en catégories, selon une vision typologique. Encore faut-il disposer d'une contrainte majeure sur les « solutions » possibles, les seules variations autorisées étant des compromis à l'intérieur d'une enveloppe prédéterminée (Levins 1962). Étant donné que « barbares » et « civilisés » privilégient, les premiers la production (en étant peu économes de leur énergie), les seconds l'information (en étant au contraire très économes de leur énergie), on peut raisonner en termes de compromis entre ce que l'on peut appeler le « coût évolutif », dominant chez les « civilisés », et le « coût énergétique », dominant chez les « barbares ».Le coût énergétique lié à l'activité sensori-motrice, rendant nécessaire de « câbler » les réseaux neuronaux et/ou hormonaux et de coder l'information qu'ils véhiculent pour les rendre plus efficaces et donc moins coûteux énergétiquement, pourrait être cette contrainte (Niven & Laughlin 2008). Cependant, la condition pour que ce processus évolutif aboutisse est la stabilité de l'environnement durant une période suffisamment longuepour que les réseaux en question se perfectionnent(Sheldon 1996), ce qui représente une autre contrainte liée cette fois-ci au temps. La complexification des schémas d'organisation en œuvre au cours de l'évolution d'un clade, aboutissant à des « fins de règne » ou « culs-de-sac » évolutifs, souvent liés au gigantisme et à la spécialisation extrême des espèces (Myers 1996), s'accompagne de réorganisations profondes, modifiant le « schéma de base » ou « groundplan » pour créer de nouvelles lignées à partir d'organismes « jeunes », peu spécialisés

(dédifférenciés, souvent néoténiques) et très dynamiques sur le plan évolutif en raison de leurs cycles de vie très courts et de leur forte capacité à coloniser de nouveaux milieux (Marcotte 1999, Salzburger et al. 2005). Ces alternances de phases de stabilité et d'intense radiation évolutive (Gould & Eldredge 1993), similaires aux alternances observées dans les successions au niveau des écosystèmes (Odum 1969), laissent supposer l'existence d'une contrainte majeure imposant une corrélation entre physiologie, forme, démographie et dispersion (Reed et al. 2010),impliquant l'existence d'un nombre très limité de cas de figure possibles, décelables par simulationde communautés virtuelles (Arditi et al. 2005).

La Figure 1 schématise la façon dont la contrainte « énergie » et la contrainte « temps » génèrent l'existence de deux stratégies possibles, non exclusives l'une de l'autre. L'instabilité de l'environnement, lorsqu'elle atteint un seuil rendant ce dernierimprévisible pour les organismes qui l'habitent, génère une pression rendant la contrainte « temps » majoritaire sur la contrainte énergie » : les organismes « pressés » de s'adapter n'ont pas le temps de perfectionner des dispositifs imparfaits et doivent recourir aux possibilités que leur a laissé leur « schéma de base » : seules les espèces pré-adaptées (Jackson & Johnson 2000, Afanasjeva 2010), à large gamme de tolérance (appelés ici « barbares »), vont subsister, au besoin en recourant, outre à leur plasticité phénotypique (Reed et al. 2010), à des modifications épigénétiques induites par l'environnement (Angers et al. 2010). Au contraire, l'environnement redevenant stable pour une longue période (Marcotte 1999), ou lorsque les espèces, se dispersant, trouvent refuge dans un environnement plus stable (Dzik 1999), la contrainte « énergie » va prendre le pas sur la contrainte « temps » et les organismes qui dépensent leur énergie pour se coordonner avec leur environnement (les « civilisés ») vont prendre le pas sur les « barbares »,qui dépensent majoritairement leur énergiepour la croissance, la reproduction et la dispersion (Wilson & Yoshimura 1994).

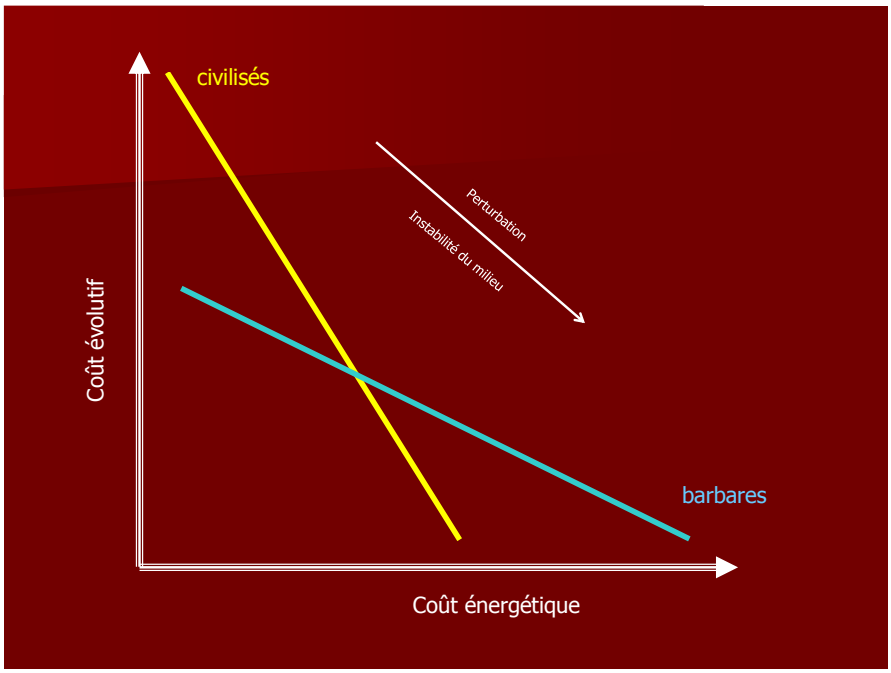

Figure 1. Coût évolutif et coût énergétique favorisent différemment « barbares » et « civilisés », les perturbations augmentant l'énergie au détriment du temps

Une hypothèse environnementale

En présence d'une instabilité de l'environnement, les organismes « civilisés » sont désavantagés par rapport aux « barbares », le contraire lorsque les conditions redeviennent stables. Cependant, dans la mesure où l'on ne se trouve pas en présence d'une crise écologique majeure affectant l'ensemble des biotopes présents dans une région donnée du globe (grandes glaciations du Quaternaire, crise Crétacé-Tertiaire, crise du Permien supérieur, etc…), « barbares » et « civilisés » peuvent cohabiter au sein d'une même communauté, et entrer en balance en fonction du niveau de perturbation du milieu, allant des conditions les plus stables vers les plus instables (Fig. 2). Au niveau de perturbation intermédiaire correspond alors un maximum de biodiversité (ou plus exactement de biodiversité locale par rapport à la biodiversité régionale), puisque c'est celui où peuvent (potentiellement) cohabiter la plupart des représentants de ces deux groupes, compte tenu du pool régional d'espèces (Lessard et al. 2012), des vagues d'immigration (Esther et al. 2008) et des interactions spécifiques (Mason et al. 2008). On peut expliquer ainsi, par une autre hypothèse que celles couramment admises, axées sur la limitation des ressources et l'exclusion compétitive (Connell 1978), le caractère favorable à la biodiversité des niveaux de perturbation intermédiaires (Molino & Sabatier 2001) et des stades intermédiaires des successions végétales (Isermann 2011).

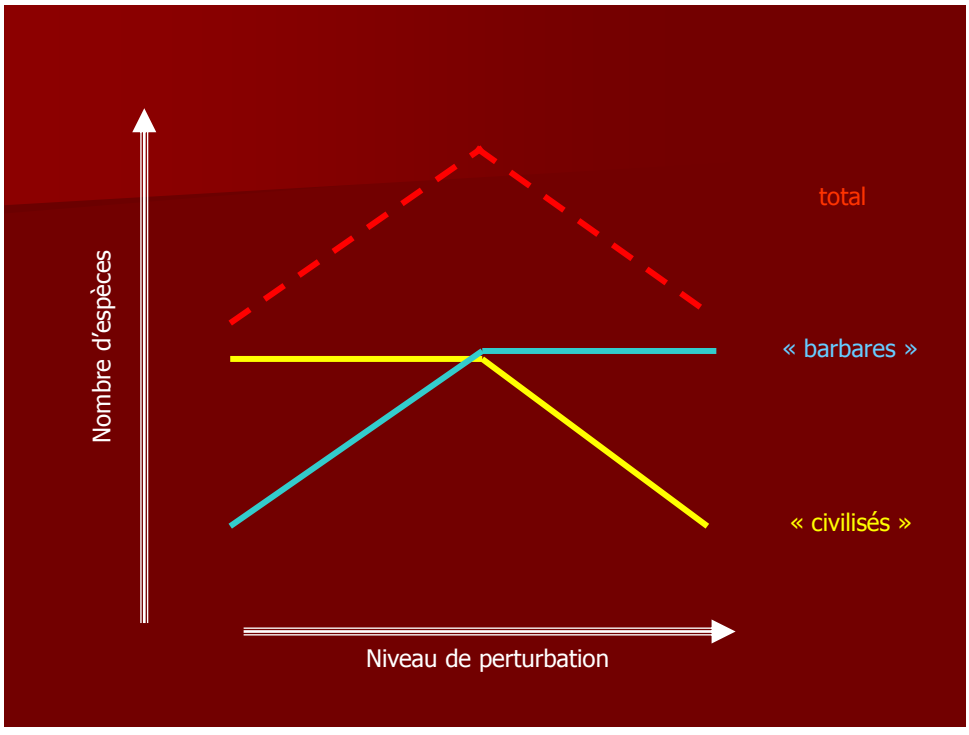

Figure 2. L'hypothèse de la perturbation intermédiaire expliquée par la balance entre « barbares » et « civilisés »

Référencesbibliographiques

Afanasjeva, G.A. (2010). Large extinctions of articulate brachiopods in the Paleozoic and their ecological and evolutionary consequences. Paleontological Journal 44:1200-1208.

Angers, B., Castonguay, E. &Massicotte, R. (2010).Environmentally induced phenotypes and DNA methylation: how to deal with unpredictable conditions until the next generation and after. Molecular Ecology 19:1283-1295.

Arditi, R., Michalski, J. &Hirzel, A.H. (2005).Rheagogies: modeling non-trophic effects in food webs. Ecological Complexity 2:249-258.

Armsworth, P.R. & Roughgarden, J.E. (2005).The impact of directed versus random movements on population dynamics and biodiversity patterns. American Naturalist 165:449-465.

Austin, G.T. (1970). Interspecific territoriality of migrant calliope and resident broad-tailed hummingbirds. Condor 72:234.

Bernier, N. & Ponge, J.F. (1994). Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. Soil Biology and Biochemistry 26:183-220.

Blouin, M., Zuilly-Fodil, Y., Pham-Thi, A.T., Laffray, D., Reversat, G., Pando, A., Tondoh, J. & Lavelle, P. (2005). Belowground organism activities affect plant aboveground phenotype, inducing plant tolerance to parasites. Ecology Letters 8:202-208.

Bongers, T. (1990). The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. Oecologia 83:14-19.

Brasier, M.D. & Lindsay, J.F. (1998). A billion years of environmental stability and the emergence of eukaryotes: new data from northern Australia. Geology 26:555-558.

Cain, M.L. (1985). Random search by herbivorous insects: a simulation model. Ecology 66:876-888.

Capellán, E. & Nicieza, A.G. (2010). Constrained plasticity in switching across life stages: pre- and post-switch predators elicit early hatching. Evolutionary Ecology 24:49-57.

Clements, F.E. (1936). Nature and structure of the climax. Journal of Ecology 24:252-284.

Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science 199:1302-1310.

Darst, C.R. (2006). Predator learning, experimental psychology and novel predictions for mimicry dynamics. Animal Behaviour 71:743-748.

Dudgeon, S.R., Aronson, R.B., Bruno, J.F. &Precht, W.F. (2010). Phase shifts and stable states on coral reefs. Marine Ecology Progress Series 413:201-216.

Dzik, J. (1999). Relationship between rates of speciation and phyletic evolution: stratophenetic data on pelagic conodont chordates and benthic ostracods. Geobios 32:205-221.

Egas, M., Dieckmann, U. &Sabelis, M.W. (2004). Evolution restricts the coexistence of specialist and generalists: the role of trade-off structure. American Naturalist 163:518-531.

Esther, A., Groeneveld, J., Enright, N.J., Miller, B.P., Lamont, B.B., Perry, G.L.W., Schurr, F.M. &Jelsch, F. (2008).Assessing the importance of seed immigration on coexistence of plant functional types in a species-rich ecosystem. Ecological Modelling 213:402-416.

Ettema, C.H. & Bongers, T. (1993). Characterization of nematode colonization and succession in disturbed soil using the Maturity Index.Biology and Fertility of Soils 16:79-85.

Evette, A., Bédécarrats, A. &Bornette, G. (2009). Environmental constraints influence clonal traits of herbaceous plant communities in an Alpine massif. FoliaGeobotanica 44:95-108.

Fierer, N., Bradford, M.A. & Jackson, R.B. (2007).Toward an ecological classification of soil bacteria. Ecology 88:1354-1364.

Fogarty, L., Strimling, P. &Laland, K.N. (2011).The evolution of teaching. Evolution 65:2760-2770.

Frith, C.D. (2008). Social cognition. Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B, Biological Sciences 363:2033-2039.

González-Gómez, P.L., Bozinovic, F. &Vásquez, R.A. (2011).Elements of episodic-like memory in free-living hummingbirds, energetic consequences. Animal Behaviour 81:1257-1262.

Gorelick, R. (2005). Environmentally alterable additive genetic effects. Evolutionary Ecology Research 7:371-379.

Gould, S.J. & Eldredge, N. (1993). Punctuated equilibrium comes of age. Nature 366:223-227.

Grime, J.P. (1977).Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. American Naturalist 111:1169-1194.

Hecker, M. & Völker, U. (1998). Non-specific, general and multiple stress resistance of growth-restricted *Bacillus subtilis* cells by the expression of the σ^Bregulon. Molecular Microbiology 29:1129-1136.

Hennig, W. (1975).Cladistic analysis or cladistic classification: a reply to Ernst Mayr. Systematic Zoology 24:244-256.

Holt, C.A., Fuller, R.J. & Dolman, P.M. (2011). Breeding and post-breeding responses of woodland birds to modification of habitat structure by deer. Biological Conservation 144:2151-2162.

Isermann, M. (2011).Patterns in species diversity during succession of coastal dunes. Journal of Coastal Research 27:661-671.

Jackson, J.B.C. & Johnson, K.G. (2000).Life in the last few million years.Paleobiology 26S:221-235.

Jensen, L.F., Hansen, M.M., Pertoldi, C., Holdensgaard, G., Mensberg, K.L.D. &Loeschcke, V. (2008). Local adaptation in brown trout early life-history traits: implications for climate change adaptability. Proceedings of the Royal Society, Series B, Biological Sciences 275:2859-2868.

Johansson, F., Lederer, B. & Lind, M.I. (2010).Trait performance correlations across life stages under environmental stress conditions in the common grog, *Ranatemporaria*.Plos One 5(7): e11680. doi:10.1371/journal.pone.0011680.

Kraiser, T., Gras, D.E., Guttiérez, A.G., González, B. &Guttiérez, R.A. (2011).A holistic view of nitrogen acquisition in plants. Journal of Experimental Botany 62:1455-1466.

Leigh, E.G. Jr& Rowell, T.E. (1995).The evolution of mutualism and other forms of harmony at various levels of biological organization.Écologie 26:131-158.

Lessard, J.P., Borregaard, M.K., Fordyce, J.A., Rahbek, C., Weiser, M.D., Dunn, R.R. & Sanders, N.J. (2012). String influence of regional species pool on continent-wide structuring of local communities.Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences 279:266-274.

Levins, R. (1962). Theory of fitness in a heterogeneous environment. I. The fitness set and its adaptive function. American Naturalist 96:361-373.

Levins, R. (1968). Evolution in changing environments.Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Li, F., Neher, D.A., Darby, B.J. &Weicht, T.R. (2005). Observed differences in life history characteristics of nematodes *Aphelenchus* and *Acrobeloides*uponexposure to copper and benzo(a)pyrene. Ecotoxicology 14:419-429.

Lowrey, P.L. & Takahashi, J.S. (2004). Mammalian circadian biology: elucidating genome-wide levels of temporal organization. Annual Review of Genomics and Human Genetics 5:407-441.

Marcotte, B.M. (1999). Turbidity, arthropods and the evolution of perception: toward a new paradigm of marine Phanerozoic diversity. Marine Ecology Progress Series 191:267-288.

Mason, N.W.H., Irz, P., Lanoiselée, C., Mouillot, D. &Argillier, C. (2008). Evidence that niche specialization explains species-energy relationships in lake fish communities.Journal of Animal Ecology 77:285-296.

Metz, J.A.J., Mylius, S.D. & Diekmann, O. (2008). When does evolution optimize? Evolutionary Ecology Research 10:629-654.

Molino, J.F. & Sabatier, D. (2001). Tree diversity in tropical rain forests : a validation of the intermediate disturbance hypothesis. Science 294:1702-1704.

de Montaigne, M.E. (1595). Les Essais, Livre I. [http://www.bribes.org/trismegiste/montable.htm]

Morrow, E.H., Pitcher, T.E. &Arnqvist, G. (2003). No evidence that sexual selection is an 'engine of speciation' in birds. Ecology Letters 6:228-234.

Moser, M., Frühwirth, M., Penter, R. & Winker, R. (2006). Why life oscillates: from a topographical towards a functional chronobiology. Cancer Causes and Control 17:591-599.

Myers, N. (1996). The biodiversity crisis and the future of evolution. Environmentalist 16:37-47.

Niven, J.E. & Laughlin, S.B. (2008).Energy limitation as a selective pressure on the evolution of sensory systems. Journal of Experimental Biology 211:1792-1804.

Odum, E.P. (1969). The strategy of ecosystem development. Science 164:262-270.

Pianka, E.R. (1970). On r- and K-selection. American Naturalist 104:592-597.

Ponge, J.F. (2003). Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. Soil Biology and Biochemistry 35:935-945.

Ponge, J.F., André, J., Zackrisson, O., Bernier, N., Nilsson, M.C. &Gallet, C. (1998).The forest regeneration puzzle: biological mechanisms in humus layer and forest vegetation dynamics. Bioscience 48:523-530.

Rasmussen, L.E.L. (1999). Evolution of chemical signals in the Asian elephant, *Elephasmaximus*: behavioural and ecological influences. Journal of Biosciences 24:241-251.

Reed, T.E., Schindler, D.E. &Waples, R.S. (2010).Interacting effects of phenotypic plasticity and evolution on population persistence in a changing climate. Conservation Biology 25:56-63.

Roulin, A., Emaresi, G., Bize, P., Gasparini, J., Piault, R.&Ducrest, A.L. (2011).Pale and dark reddish melanic tawny owls differentially regulate the level of blood circulating POMC prohormone in relation to environmental conditions. Oecologia 166:913-921.

Salzburger, W., Mack, T., Verheyen, E. & Meyer, A. (2005). Out of Tanganyika: genesis, explosive speciation, key-innovations and phylogeography of the haplochromine cichlid fishes. BMC Evolutionary Biology 5:17. doi:10.1186/1471-2148-5-17.

Sarthou, C., Kounda-Kiki, C., Vaçulik, A., Mora, P. & Ponge, J.F. (2009). Successional patterns on tropical inselbergs: a case study on the Nouragues inselberg. Flora 204:396-407.

Schmitz, C. & Assaiante, C. (2002).Developmental sequence in the acquisition of anticipation during a new co-ordination in a bimanual load-lifting task in children. Neuroscience Letters 330:215-218.

Schweizer, M., Seehausen, O. & Hertwig, S.T. (2011).Macroevolutionary patterns in the diversification of parrots: effects of climate change, geological events and key innovations. Journal of Biogeography 38:2176-2194.

Sheldon, P.R. (1996). Plus ça change: a model for stasis and evolution in different environments. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 127:209-227.

Soler, C., Hossaert-McKey, M., Buatois, B., Bessière, J.M., Schatz, B. &Proffit, M. (2011).Geographic variation of floral scent in a highly specialized pollination mutualism.Phytochemistry72:74-81.

Stearns, S.C. (1976). Life-history tactics: a review of the ideas. Quarterly Review of Biology 51:3-47.

Stefano, G.B., Cadet, P., Zhu, W., Rialas, C.M., Mantione, K., Benz, D., Fuentes, R., Casares, F., Fricchione, G.L., Fulop, Z. &Slingsby, B. (2002).The blueprint for stress can be found in invertebrates. Neuroendocrinology Letters 23:85-93.

Trewavas, A. (2005). Plant intelligence.Naturwissenschaften 92:401-413.

Vitalini, M.W., de Paula, R.M., Godsmith, C.S., Jones, C.A., Borkovich, K.A. & Bell-Pedersen, D. (2007). Circadian rhythmicity mediated by temporal regulation of the activity of p38 MAPK. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 104:18223-18228.

Wang, Z. & Wang, T. (2011). Dynamic proteomic analysis reveals diurnal homeostasis of key pathways in rice leaves. Proteomics 11:225-238.

Wardle, D.A., Zackrisson, O., Hörnberg, G. &Gallet, C. (1997).The influence of island area on ecosystem properties. Science 277:1296-1299.

Wehenkel, C., Bergmann, F. &Gregorius, H.R. (2006). Is there a trade-off between species diversity and genetic diversity in forest tree communities? Plant Ecology 185:151-161.

Williams, H.T.P. & Lenton, T.M. (2007).Artificial selection of simulated microbial ecosystems. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 104:8918-8923.

Wilson, D.S. & Yoshimura, J. (1994).On the coexistence of specialists and generalists. American Naturalist 144:692-707.

Wilson, J.B. & Lee, W.G. (2000). C-S-R triangle theory: community-level predictions, tests, evaluation of criticisms, and relations to other theories. Oikos 91:77-96.