



**HAL**  
open science

# Dynamique et évolution de la biodiversité et des écosystèmes

Tatiana E Giraud

► **To cite this version:**

Tatiana E Giraud. Dynamique et évolution de la biodiversité et des écosystèmes. Collège de France. Collège de France, 2023, 9782722606050. hal-03937667

**HAL Id: hal-03937667**

**<https://hal.science/hal-03937667v1>**

Submitted on 13 Jan 2023

**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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Leçons inaugurales



**Tatiana Giraud**  
**Dynamique et évolution  
de la biodiversité  
et des écosystèmes**



**COLLÈGE  
DE FRANCE**  
— ÉDITIONS —



COLLÈGE  
DE FRANCE  
1530

Collège de France

---

# Dynamique et évolution de la biodiversité et des écosystèmes

Leçon inaugurale prononcée le jeudi 17 février 2022

**Tatiana Giraud**

---

Éditeur : Collège de France  
Lieu d'édition : Paris  
Année d'édition : 2022  
Date de mise en ligne : 12 janvier 2023  
Collection : Leçons inaugurales  
EAN électronique : 9782722606050



<https://books.openedition.org>

## Édition imprimée

Date de publication : 28 septembre 2022  
EAN (Édition imprimée) : 9782213724966  
Nombre de pages : 96

Ce document vous est offert par Collège de France



COLLÈGE  
DE FRANCE  
1530

## Référence électronique

GIRAUD, Tatiana. *Dynamique et évolution de la biodiversité et des écosystèmes : Leçon inaugurale prononcée le jeudi 17 février 2022*. Nouvelle édition [en ligne]. Paris : Collège de France, 2022 (généralisé le 13 janvier 2023). Disponible sur Internet : <<http://books.openedition.org/cdf/14335>>. ISBN : 9782722606050.

---

## Crédits de couverture

Aurore Chassé (graphisme) et Patrick Imbert (photo) / Collège de France, 2022

Ce document a été généré automatiquement le 12 janvier 2023.

© Collège de France, 2022  
Licence OpenEdition Books

## RÉSUMÉS

Pour préserver la biodiversité et les nombreux services qu'elle nous rend, nous devons comprendre comment elle s'est formée et quels sont les facteurs jouant sur sa dynamique. La théorie de l'évolution par sélection naturelle offre un paradigme très puissant pour expliquer pourquoi le monde vivant est tel qu'il est, comment la biodiversité se forme, quelle est sa dynamique, et enfin comment les populations arrivent à s'adapter ou non à un environnement changeant.

Face à la menace du changement climatique et au déclin rapide de la biodiversité qu'il entraîne, les sciences de l'écologie et de l'évolution sont essentielles pour mesurer l'ampleur de la crise actuelle et ses conséquences sur les sociétés humaines.

## TATIANA GIRAUD

Tatiana Giraud est directrice de recherche au CNRS (Unité Écologie, systématique et évolution, université Paris-Saclay, CNRS, AgroParisTech) et membre de l'Académie des sciences. Elle est professeure invitée au Collège de France sur la chaire annuelle Biodiversité et écosystèmes, créée avec le soutien de la fondation Jean-François et Marie-Laure de Clermont-Tonnerre, pour l'année académique 2021-2022.

## NOTE DE L'ÉDITEUR

La chaire Biodiversité et écosystèmes bénéficie du soutien de la fondation Jean-François et Marie-Laure de Clermont-Tonnerre.

# SOMMAIRE

## *Préface*

Thomas Römer

## *Dynamique et évolution de la biodiversité et des écosystèmes*

Leçon inaugurale prononcée le jeudi 17 février 2022

Tatiana Giraud

La biodiversité

La théorie de l'évolution par sélection naturelle

L'évolution de la reproduction sexuée

Pourquoi l'altruisme ?

Pourquoi autant d'espèces sur Terre ?

La biodiversité : un équilibre dynamique

Menaces sur la biodiversité

Les services écosystémiques que nous tirons de la biodiversité

La domestication comme modèle d'évolution et de perte de biodiversité

Conclusion

# Préface

Thomas Römer

---

Monsieur le Député,  
Madame la Maire,  
Monsieur le Président de l'Académie des sciences,  
Mesdames, Messieurs les Académiciens,  
Madame la Présidente de l'université Paris-Saclay,  
Mesdames, Messieurs les Professeurs, chers collègues,  
Mesdames, Messieurs, chers amis,

- 1 Je suis heureux de pouvoir ce soir vous présenter la deuxième titulaire de la chaire Biodiversité et écosystèmes, chaire annuelle créée avec le soutien de la Fondation Jean-François et Marie-Laure de Clermont-Tonnerre. Le but de cette chaire est de contribuer à la progression de la recherche et d'éclairer les débats sur le monde vivant, l'environnement et la biodiversité en invitant au Collège de France des personnalités de premier plan dont les travaux scientifiques ont vocation à être largement diffusés, y compris à destination du grand public.
- 2 La biodiversité est encore présente dans nos préoccupations, dans le cadre du prix du Collège de France lancé à l'intention des jeunes chercheurs et chercheuses, puisque le thème de la première édition sera « biodiversité et évolution ».
- 3 Comme le soulignent beaucoup de mythes, ou encore des philosophes grecs, mais aussi des savants dès le XVIII<sup>e</sup> siècle, l'être humain ne peut vivre sans être en interaction constante avec la nature et les animaux. Cet ensemble est fragile et doit être protégé, voire réorienté constamment. On parle alors de biodiversité pour désigner l'ensemble des êtres vivants et les écosystèmes dans lesquels ils vivent ainsi que les interactions des espèces entre elles et leurs milieux respectifs.
- 4 Bien que la biodiversité soit aussi ancienne que la vie sur Terre, ce concept n'est apparu que dans les années 1980. La Convention sur la diversité biologique signée lors du sommet de la Terre de Rio de Janeiro (1992) reconnaît pour la première fois l'importance de la conservation de la biodiversité pour l'ensemble de l'humanité.
- 5 On peut d'ailleurs lire le premier récit de la création dans le livre de la Genèse comme une réflexion sur la biodiversité : le premier couple humain est placé dans un

environnement qui lui permet de vivre grâce à l'air (l'oxygène), l'eau, les plantes et les arbres fruitiers lui servant de nourriture.

- 6 Aujourd'hui cette biodiversité est menacée pour plusieurs raisons.
- 7 La conversion de milieux naturels en milieux artificiels est une cause importante de la destruction et du morcellement des écosystèmes. La destruction massive des habitats naturels, avec l'urbanisation, l'agriculture intensive et la déforestation, tue de nombreuses espèces localement.
- 8 L'introduction volontaire ou involontaire par l'homme d'espèces exotiques envahissantes crée des déséquilibres et impacte tous les milieux et territoires.
- 9 Les pollutions de l'air, du sol, de l'eau mais aussi lumineuse et sonore affectent tous les aspects de l'environnement.
- 10 La surexploitation des ressources compromet gravement le fonctionnement des écosystèmes et leur renouvellement.
- 11 Le changement climatique influe sur les cycles de vie de l'ensemble des êtres vivants. Il impacte également la répartition géographique des espèces et donc la chaîne alimentaire.
- 12 Les menaces actuelles sur la biodiversité sont donc multiples. Pour conserver la biodiversité dont dépend l'existence de tous les êtres vivants sur cette planète, nous devons comprendre comment la biodiversité s'est formée et quels sont les facteurs agissant sur sa dynamique. La théorie de l'évolution par sélection naturelle offre un paradigme pertinent pour comprendre pourquoi le monde vivant est tel qu'il est, pour comprendre comment la biodiversité se forme et quelle est sa dynamique, et pour comprendre comment les populations parviennent à s'adapter ou non à un environnement changeant. Les sciences de l'écologie et de l'évolution sont également essentielles pour se rendre compte de l'ampleur et des conséquences de la crise actuelle de la biodiversité, notamment pour les sociétés humaines.
- 13 Nous sommes très heureux que Tatiana Giraud ait accepté de nous exposer les enjeux actuels et de proposer des pistes pour sauver cette biodiversité. Car, comme elle le dit, « le déclin de la biodiversité aura de graves conséquences sur les sociétés humaines ».
- 14 Tatiana Giraud est directrice de recherche au CNRS, membre de l'Académie des sciences, chargée de cours à l'École polytechnique, adjointe à la direction de l'unité Écologie, systématique et évolution. Elle a reçu la médaille d'argent du CNRS et d'autres distinctions comme le prix Recherche de la Société française d'écologie et d'évolution et le prix de la Fondation Louis D. – Institut de France ; elle est responsable de trois projets ERC et à l'origine de 174 publications dans des journaux scientifiques.
- 15 Tatiana Giraud étudie la diversité des champignons et des plantes ainsi que les mécanismes évolutifs permettant aux organismes d'évoluer, de se diversifier et de s'adapter à leur environnement. Ce sont des questions fondamentales pour comprendre le monde vivant et cette recherche a des applications visant à prévenir les conséquences des changements globaux actuels. Ses travaux ont en particulier permis de mieux comprendre comment émergent de nouvelles maladies des plantes dans les écosystèmes naturels et agricoles et comment évoluent les chromosomes sexuels. Tatiana Giraud utilise différentes espèces de champignons et de plantes domestiquées comme modèles biologiques pour comprendre la réponse des organismes à de fortes pressions de sélection en vue d'une adaptation rapide.

- 16 Dans son cours qu'elle inaugure ce soir, Tatiana Giraud analysera les processus d'adaptation des êtres vivants, la formation des espèces et leur diversité et comment les nouvelles technologies de séquençage de l'information génétique nous ont permis des avancées importantes dans notre compréhension des mécanismes d'adaptation. Elle analysera également les émergences de nouvelles maladies des plantes et de la résistance aux pesticides, les invasions biologiques et d'autres phénomènes menaçant la biodiversité.
- 17 Chère Tatiana Giraud, je suis heureux de vous accueillir et vous cède la parole...
- 

AUTEUR

**THOMAS RÖMER**

Administrateur du Collège de France

# Dynamique et évolution de la biodiversité et des écosystèmes

Leçon inaugurale prononcée le jeudi 17 février 2022

Tatiana Giraud

---

- 1 Nous allons aborder ici différents aspects des recherches scientifiques sur la biodiversité en nous posant en particulier ces questions : qu'est-ce que la biodiversité ? comment a-t-elle évolué ? pourquoi y a-t-il autant d'espèces sur Terre ? pourquoi certains types de comportements peuvent-ils paraître étonnants, comme la reproduction sexuée ou l'altruisme ? et comment peut-on les expliquer ? Nous examinerons également les graves menaces qui pèsent actuellement sur la biodiversité, ainsi que leurs conséquences sur les sociétés humaines, étant donné les nombreux services indispensables que l'être humain tire de la biodiversité et des écosystèmes, que l'on appelle « services écosystémiques ».

## La biodiversité

- 2 La biodiversité, c'est une diversité inouïe de formes de vie, non seulement des animaux et des plantes bien sûr, mais aussi une diversité gigantesque et invisible dans le monde de l'ultra-petit. En séquençant le même fragment d'information génétique, on peut retracer l'arbre généalogique de la vie. Cet arbre nous révèle que les animaux ne représentent qu'une petite branche et les plantes ne représentant qu'un autre infime rameau, alors que le domaine auquel ils appartiennent, les eucaryotes, est constitué d'une énorme diversité, qui correspond majoritairement à des êtres microscopiques. Les eucaryotes ne représentent eux-mêmes qu'un des trois domaines de la vie, les deux autres domaines renfermant chacun une diversité gigantesque de bactéries.
- 3 Si nous concentrons notre attention au niveau des espèces, la diversité est tout aussi impressionnante et importante. Prenons l'exemple des différentes races de chiens : il s'agit d'une seule et même espèce, *Canis lupus*, la même espèce que le loup gris, à partir de laquelle les chiens ont été domestiqués. Si toutes les races de chiens disparaissaient

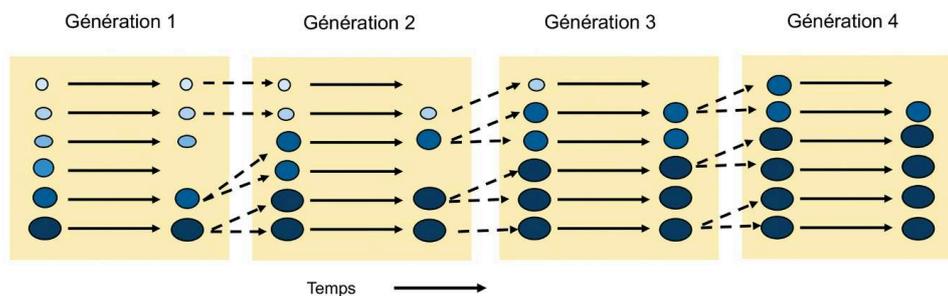
sauf une, l'espèce existerait toujours, mais on perdrait beaucoup en termes de diversité génétique et fonctionnelle.

- 4 Il en va de même chez les espèces sauvages : il existait par exemple huit sous-espèces de tigres, adaptées chacune à leur environnement ; or, trois de ces sous-espèces ont disparu. Chez les papillons *Heliconius*, il existe au sein d'une même espèce toute une variété de formes différentes, chacune adaptée à mimer une autre espèce, toxique, pour échapper aux prédateurs. Enfin, au sein de l'espèce humaine, on connaît bien l'immense diversité phénotypique, en termes de couleur de peau, de cheveux, de taille, de résistance à des pathogènes, d'adaptation à l'altitude ou au soleil.

## La théorie de l'évolution par sélection naturelle

- 5 L'existence de ces formes si diversifiées de la vie, si bien adaptées à leur environnement, a longtemps été un des grands mystères de la science, jusqu'à ce que Charles Darwin apporte la réponse, en 1859, avec une théorie à la fois incroyablement simple et formidablement puissante, la théorie de l'évolution<sup>1</sup>. Ce que nous dit cette théorie, c'est que toutes les formes de vie descendent d'un même ancêtre commun et qu'elles se sont diversifiées progressivement au cours du temps. Ce que nous explique aussi la théorie de l'évolution, c'est par quel mécanisme les formes de vie se sont diversifiées : la sélection naturelle (fig.1). L'idée est qu'il existe une variabilité génétique dans les populations, à savoir que les individus sont différents les uns des autres à cause de mutations qui se produisent au hasard. Certaines de ces mutations font que les individus qui les portent survivent mieux, ou laissent davantage de descendants, comme sur la figure 1 les individus plus gros et plus foncés. Ces variants génétiques qui permettent à l'individu qui les porte de laisser davantage d'enfants que les autres sont nécessairement sur-représentés dans la génération suivante, ils augmentent donc en fréquence. En se produisant sur de nombreuses générations, ce phénomène change la composition des populations, qui évoluent et s'adaptent. On voit bien que la diversité est le carburant de l'évolution et de l'adaptation.

Figure 1. Principe de la sélection naturelle.



Il existe une variabilité génétique dans les populations qui fait que les individus sont un peu différents les uns des autres. Certains des variants génétiques font que les individus qui les portent survivent mieux, ou laissent davantage de descendants, comme ici les individus plus gros et plus foncés. Ces variants génétiques qui permettent à l'individu qui les porte de laisser davantage d'enfants que les autres sont sur-représentés dans la génération suivante, ils augmentent donc en fréquence. Extrait et adapté de la figure 1.4 p. 7 in : Douglas J. Futuyma, *Evolution*, Sinauer Associates Inc., 2005.

- 6 Pour reprendre un cas classique qui explique le long cou des girafes, Jean-Baptiste de Lamarck avait émis l'idée que les girafes avaient un long cou car elles étirent celui-ci durant leur vie pour atteindre les hautes branches dont elles se nourrissent et elles passeraient ainsi à leurs descendants le cou plus long qu'elles auraient acquis pendant leur vie. La théorie de l'évolution par sélection naturelle postule au contraire qu'il existe dans la population des girafes au cou plus ou moins long, et que celles qui ont un cou plus long survivent mieux car elles mangent davantage, et qu'elles transmettent à leurs descendants leur long cou. Ainsi le cou s'allonge, mais en moyenne dans la population, de génération en génération.
- 7 Le principe de l'évolution par sélection naturelle comporte différentes composantes : 1) il faut qu'il y ait de la diversité dans les populations : dans une population d'insectes par exemple, la couleur (rouge ou noir) des individus ; 2) il faut que les différences entre individus soient hérissables, c'est-à-dire que les insectes noirs fassent des descendants qui soient noirs et les rouges des descendants qui soient rouges ; 3) il faut que ce caractère variable induise aussi des différences en termes de survie ou de nombre de descendants – les rouges sont toxiques et donc moins susceptibles d'être mangés par les oiseaux. Si ces trois conditions sont réunies, alors la forme qui induit une meilleure survie augmente en fréquence dans la population, de génération en génération. Ce principe de l'évolution par sélection naturelle est très simple, voire évident *a posteriori*, et pourtant il est extrêmement puissant, il permet réellement de comprendre pourquoi le vivant est tel qu'il est, d'expliquer les formes de vie formidablement adaptées à leur environnement, comme les plantes adaptées à la sécheresse, les animaux qui se camouflent des prédateurs en ressemblant à des feuilles, ou qui au contraire ont des couleurs très vives, signalant qu'ils sont toxiques, ou ces araignées qui ressemblent à s'y méprendre à leurs proies, les fourmis. Il suffit au départ d'une vague ressemblance, qui offre à ces êtres vivants une plus grande probabilité d'échapper à des prédateurs ou d'attraper une proie, et que chaque intermédiaire soit avantageux. La sélection naturelle permet alors, avec assez de temps, assez de générations, d'expliquer ces ressemblances inouïes. Chaque nouvelle mutation qui améliore, même légèrement, la ressemblance sera sélectionnée.
- 8 Les organismes vivants peuvent paraître si bien adaptés à leur environnement que l'on pourrait avoir du mal à imaginer qu'ils ne sont pas le résultat du dessein d'un être intelligent qui les auraient inventés. C'était l'argument de théologien britannique William Paley au XVIII<sup>e</sup> siècle. Dans son livre *Théologie naturelle*, il écrivait : « si je trouve une pierre dans le désert, je peux imaginer qu'elle ait été là de tout temps ; mais si je trouve une montre, la même réponse n'est pas admissible. La machine que nous avons sous les yeux démontre par sa construction une invention et un dessein. L'invention suppose un inventeur<sup>2</sup> ».
- 9 La théorie de l'évolution par sélection naturelle, publiée soixante-dix ans plus tard, permet en fait d'expliquer l'adaptation des êtres vivants sans ingénieur, sans dessein intelligent. D'ailleurs, les organismes vivants, lorsque l'on les étudie de près, montrent bien qu'ils sont le résultat d'une amélioration progressive, à partir de ce qui existait chez leurs ancêtres, non pas d'un ingénieur qui aurait fait au mieux à partir de rien. Comme l'écrivait François Jacob : « L'évolution ne tire pas ses nouveautés du néant. Elle travaille sur ce qui existe déjà [...]. Mais si l'on veut jouer avec une comparaison, il faut dire que la sélection naturelle opère à la manière non d'un ingénieur, mais d'un bricoleur<sup>3</sup> ».

- 10 Si l'on compare par exemple le développement embryonnaire de plusieurs animaux, on s'aperçoit que le poisson, le triton, l'oiseau, le mouton et l'être humain ont tous une queue et des branchies à un stade du développement précoce. Un ingénieur n'aurait aucune raison de faire apparaître une queue et des branchies à ce stade du développement chez l'être humain. Par contre, ces observations prennent tout leur sens quand on comprend l'évolution comme une suite de changements progressifs à partir d'un ancêtre qui vivait dans l'eau. L'évolution n'« optimise » pas comme un ingénieur ; elle améliore progressivement à partir de quelque chose qui existe déjà et de mutations qui se produisent au hasard.
- 11 Un autre exemple du fonctionnement de l'évolution comme un « bricoleur » nous est donné par les organes vestigiaux, des organes qui ne servent à rien chez un organisme vivant mais qui sont des restes diminués (« vestiges ») d'organes qui servaient à ses ancêtres. Les baleines ont des os inutiles qui correspondent à des pattes atrophiées, vestiges de leurs ancêtres à quatre pattes. Un ingénieur n'aurait aucune raison de placer à cet endroit dans des baleines ces os atrophiés qui ne servent à rien.
- 12 Il y a quand même certains caractères ou comportements qui peuvent paraître à première vue difficiles à expliquer par sélection naturelle, comme le suicide chez les mâles de l'araignée *Latrodectus hasselti* : pendant l'accouplement, le mâle effectue souvent un mouvement de bascule actif vers la bouche de la femelle, qui le dévore. Si l'on considère le principe de la sélection naturelle, ce comportement peut sembler aberrant : ne sont sélectionnés que les comportements qui permettent une meilleure survie ou une meilleure reproduction (fig. 1). Si l'on veut comprendre l'évolution d'un comportement ou d'un caractère sans faire d'erreur de raisonnement, le meilleur moyen est de se demander : si un nouveau variant génétique apparaît, induisant ce comportement ou caractère, va-t-il laisser plus ou moins de copies qu'un variant alternatif ? Les mâles de l'araignée *Latrodectus hasselti* qui se font manger pendant l'accouplement laissent davantage de descendants que les mâles qui ne se font pas manger, tout simplement parce que l'accouplement dure alors plus longtemps, permettant de transférer davantage de spermatozoïdes. Dans ce cas-là, un variant génétique induisant un comportement suicidaire pourra donc être sélectionné, car il laissera davantage de copies de lui-même qu'un variant alternatif, si le mâle a de toutes façons peu de chances de trouver une autre femelle avec laquelle s'accoupler.
- 13 Une critique classique de la théorie de l'évolution consiste à affirmer que la soi-disant perfection et complexité de l'œil humain n'a pas pu apparaître progressivement, qu'une moitié d'œil ne sert à rien. Cependant, c'est mal comprendre le principe de la sélection naturelle : cette théorie ne postule pas qu'il y a eu une moitié d'œil avant un œil entier, mais plutôt qu'il y a eu des formes d'œil intermédiaires qui étaient toutes avantageuses. Les myopes peuvent témoigner qu'un œil non optimal est beaucoup plus utile qu'une absence d'œil. Et l'on peut observer chez les êtres vivants actuels une variété de types d'yeux plus ou moins complexes. Il existe par exemple des gastéropodes dotés de seulement quelques cellules photosensibles, ce qui est déjà très utile pour savoir s'il fait jour ou nuit. D'autres gastéropodes possèdent des cellules photosensibles incurvées, ce qui leur permet en plus de détecter la direction de la lumière. Grâce à une cavité refermée chez les céphalopodes, une image précise peut se former. La lentille, qui permet de focaliser l'image sur la rétine, a évolué plusieurs fois indépendamment. Un troisième œil a même évolué chez les reptiles : situé sur la tête, il est constitué de cellules photosensibles jouant un rôle dans la régulation des rythmes

circadiens (c'est-à-dire l'alternance jour/nuit). Chez l'être humain d'ailleurs, il reste des traces de ce troisième œil : c'est notre glande pinéale, située dans le cerveau, qui continue d'assurer la régulation de notre rythme circadien.

- 14 Si l'on revient à l'œil humain, il est en fait loin d'être optimal. En tous cas, il est moins optimal que celui de la pieuvre, qui pourtant représente une convergence étonnante avec l'œil des vertébrés, c'est-à-dire une évolution indépendante vers la même forme. Cependant, chez l'être humain, les cellules photoréceptrices sont orientées vers le corps, et non vers la lumière, comme ils le sont chez la pieuvre. Nos yeux sont donc bien moins efficaces pour détecter la lumière et les formes parce que la lumière doit d'abord traverser les nerfs optiques avant de stimuler les cellules photoréceptrices. De plus, les nerfs optiques créent du coup un point aveugle à l'endroit où ils passent dans la rétine, ce qui n'est pas le cas chez la pieuvre.

## L'évolution de la reproduction sexuée

- 15 Pour revenir aux comportements *a priori* difficiles à expliquer par la sélection naturelle, il y a aussi la reproduction sexuée, qui suppose que des mâles et des femelles mélangent leurs gènes pour produire des descendants. En effet, si l'on y réfléchit bien, qu'est-ce qu'une femelle par définition ? Un individu qui fait de gros gamètes – des ovules, des œufs – en y mettant plein de ressources, qui enlève la moitié de ses gènes et qui accepte qu'un mâle y mette ses gènes à la place, alors que ce mâle n'apporte, dans la plupart des espèces, aucune ressource pour la production de descendants. Comment ce caractère, *a priori* aberrant, le fait d'être femelle, peut-il avoir évolué par sélection naturelle ?
- 16 Un variant génétique qui contrôle le fait d'être une femelle se reproduisant avec un mâle devrait être deux fois moins représenté dans la génération suivante qu'un variant qui ferait qu'une femelle se clone, c'est-à-dire se reproduise toute seule à l'identique, en gardant tous ses gènes dans ses œufs, sans en enlever la moitié. Il existe quelques exemples frappants, comme la baudroie abyssale, chez laquelle les mâles sont tout petits, se soudent aux femelles, vivant littéralement à leurs crochets, et ne faisant dans leur vie que transférer leurs spermatozoïdes aux femelles.
- 17 Pourquoi la reproduction sexuée a-t-elle donc évolué et pourquoi se maintient-elle ? La réponse classique est que ce serait pour augmenter la diversité, pour le bien de l'espèce, pour qu'elle arrive à s'adapter. Cependant, cette réponse n'est pas satisfaisante en soi, elle est panglossienne, du nom du personnage Pangloss dans *Candide* de Voltaire<sup>4</sup>, qui expliquait que « Tout est pour le mieux dans le meilleur des mondes », à savoir par exemple que l'on a un nez pour porter des lunettes. Le terme *panglossien* qualifie des raisonnements faux en biologie de l'évolution, c'est-à-dire qui disent qu'un comportement évolue simplement parce qu'il est bon pour l'espèce<sup>5</sup>. Or ce type de raisonnement témoigne d'une mauvaise compréhension du processus d'évolution par sélection naturelle.
- 18 Un comportement ou un caractère envahit la population s'il permet de produire plus de descendants que les autres variants (fig. 1), et ce même si, quelques dizaines de générations plus tard, cela cause l'extinction de la population en question, si elle n'arrive plus à s'adapter. La sélection naturelle est myope, elle ne voit pas à long terme. La reproduction sexuée en est un très bon exemple.

- 19 En effet, la reproduction sexuée est bénéfique pour les populations à long terme, car elle permet effectivement une adaptation plus rapide. Cependant, à court terme, un variant induisant une reproduction clonale est favorisé par la sélection naturelle (fig. 2). Imaginons une population dans laquelle chaque femelle peut produire deux petits, en considérant que, comme chez beaucoup d'espèces, seule la femelle est limitante pour le nombre de petits, qui dépend des ressources qu'elle peut investir dans les œufs et les soins apportés aux jeunes, comme le mâle n'apporte le plus souvent aucune ressource. Dans le cas de cette population sexuée, chaque femelle produira donc deux petits, en espérance un mâle et une femelle, et ce, à chaque génération.

Figure 2. Évolution de la reproduction sexuée.

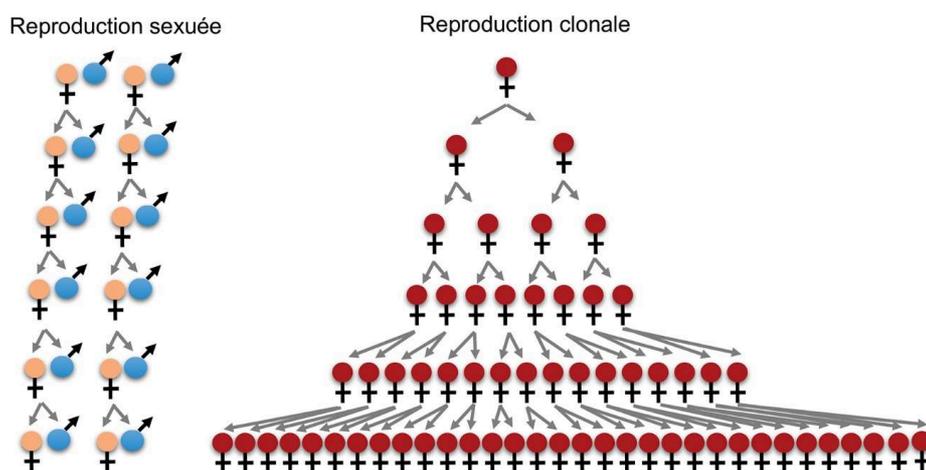


Illustration du « double coût des mâles » de la reproduction sexuée, au sein d'une population dans laquelle chaque femelle peut élever deux enfants, en considérant que seule la femelle est limitante pour le nombre d'enfants produits, qui dépend des ressources qu'elle peut investir dans les œufs et les soins aux jeunes. Chaque femelle produira deux enfants, en espérance un mâle et une femelle, et ce, à chaque génération. Une femelle mutante apparaît dans la population qui est capable de se cloner et produit deux femelles génétiquement identiques à elle-même, ce qui se répète à chaque génération. Cette femelle mutante produit donc à chaque génération deux fois plus de descendants qu'une femelle sexuée dans la même population et l'allèle induisant la clonalité envahit rapidement la population.

- 20 Imaginons maintenant qu'apparaisse dans la population une femelle mutante, qui est capable de se cloner, c'est-à-dire de produire des descendants génétiquement identiques à elle-même, donc deux femelles. Cette femelle mutante produirait à chaque génération deux fois plus de descendants qu'une femelle sexuée. À la trentième génération, elle aura donc laissé  $2^{30}$  descendants, soit 1 milliard, contre seulement deux pour la femelle sexuée. On appelle cet avantage de 2 de la reproduction clonale à chaque génération le « double coût des mâles<sup>6</sup> ». On voit bien que l'allèle qui induit la reproduction clonale va complètement envahir la population, en quelques générations, souvent bien avant que l'environnement ne change et qu'il y ait besoin de s'adapter.
- 21 Il existe en effet des espèces qui se reproduisent de façon clonale dans presque tous les groupes d'organismes vivants, à l'exception des mammifères. La reproduction clonale est très fréquente chez les plantes ; elle s'opère par la dispersion de parties végétatives, qui peuvent ainsi s'enraciner plus loin. La plupart des champignons peuvent également se reproduire de façon clonale, en produisant des milliards de spores. Certains animaux peuvent se cloner, comme les pucerons, les reptiles, les crustacés ou les poissons.

Comment la reproduction sexuée peut-elle se maintenir chez autant d'espèces alors que la reproduction clonale existe et devrait envahir rapidement les populations ?

- 22 Il faudrait qu'il existe des avantages à court terme pour contrebalancer le « double coût des mâles », c'est-à-dire que, à chaque génération, les descendants issus de reproduction sexuée aient une probabilité de survie double de celle des descendants clonaux. Quelle force évolutive pourrait procurer un tel avantage de 2 à chaque génération aux descendants issus de reproduction sexuée ?
- 23 Les parasites le peuvent<sup>7</sup>. En effet, les parasites peuvent imposer un coût énorme en termes de nombre de descendants, à travers la mortalité qu'ils induisent par exemple. Et les parasites évoluent très vite. Le temps d'une génération est en général très court et la taille des populations est immense, ce qui favorise l'apparition de mutations et accélère la sélection – on le voit bien avec le coronavirus. Les parasites évoluent beaucoup plus vite que leurs hôtes. Si l'on reprend l'exemple de notre femelle mutante clonale, elle produit des descendantes strictement identiques à elle-même ; des parasites qui se sont adaptés à son génotype vont donc décimer ses filles. Au contraire, une femelle sexuée fait des descendants différents d'elle-même, avec donc davantage de chances d'échapper aux parasites qui se sont adaptés à elle. Il est donc fort possible que l'on se reproduise de façon sexuée juste pour échapper à nos parasites. Mais il n'y a pas de consensus sur le fait que cette hypothèse expliquerait le maintien de la reproduction sexuée dans toutes les espèces.
- 24 En fait, lorsque l'on étudie pourquoi telle espèce particulière se reproduit de façon sexuée, on trouve souvent que c'est à cause d'une contrainte qui n'est pas liée à la diversité génétique. Par exemple, chez les champignons ou les pucerons, les œufs ou les spores issus de la reproduction sexuée sont les seules formes assez résistantes pour passer l'hiver. On observe aussi que les espèces clonales ont en général perdu la reproduction sexuée assez récemment. Ces observations ont suggéré l'idée d'une sélection à l'échelle de l'espèce, c'est-à-dire que toutes les espèces qui ont pu devenir clonales le sont devenues à cause de la sélection à court terme, mais elles ont alors disparu, car elles avaient une capacité d'adaptation trop faible à long terme. Seules les espèces qui, pour une raison ou une autre (par exemple des contraintes liées au passage de l'hiver), ne pouvaient pas perdre la reproduction sexuée, auraient réussi à persister jusqu'ici.
- 25 On a testé cette hypothèse avec des simulations mathématiques, comme on le fait souvent en biologie évolutive pour vérifier que l'on ne fait pas d'erreur de raisonnement, pour tester si un comportement peut réellement évoluer. On a simulé dans un modèle des lignées évolutives qui se diversifiaient, qui pouvaient évoluer des probabilités plus ou moins grandes de devenir clonales, et on a considéré que les lignées clonales avaient une plus grande probabilité de s'éteindre, car elles s'adaptaient moins vite<sup>8</sup> (fig. 3). Et, effectivement, dans le modèle, les seules lignées qui persistaient étaient celles qui avaient évolué vers une probabilité faible de devenir clonales, exactement ce que l'on observe dans la nature. Cette hypothèse réconcilie la sélection à court terme et à long terme.

Figure 3. Évolution de la reproduction sexuée.

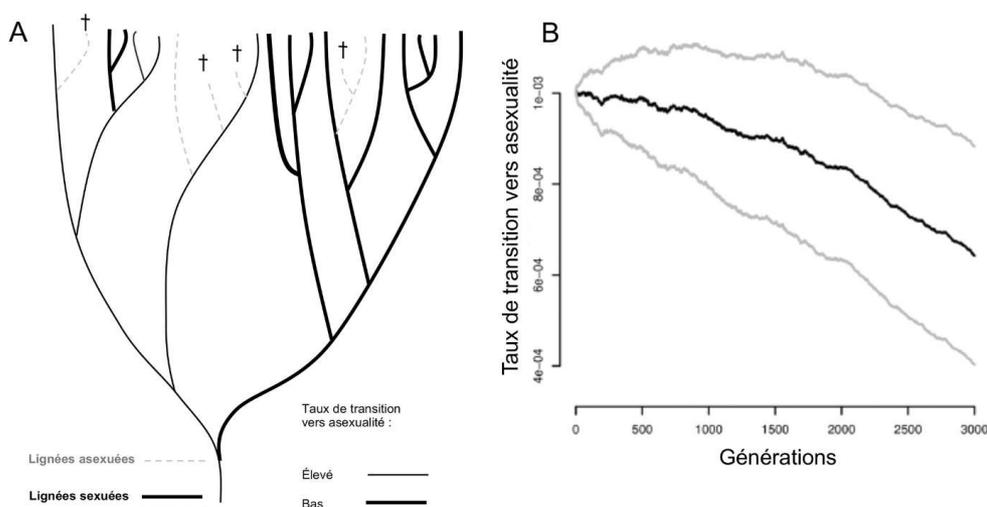
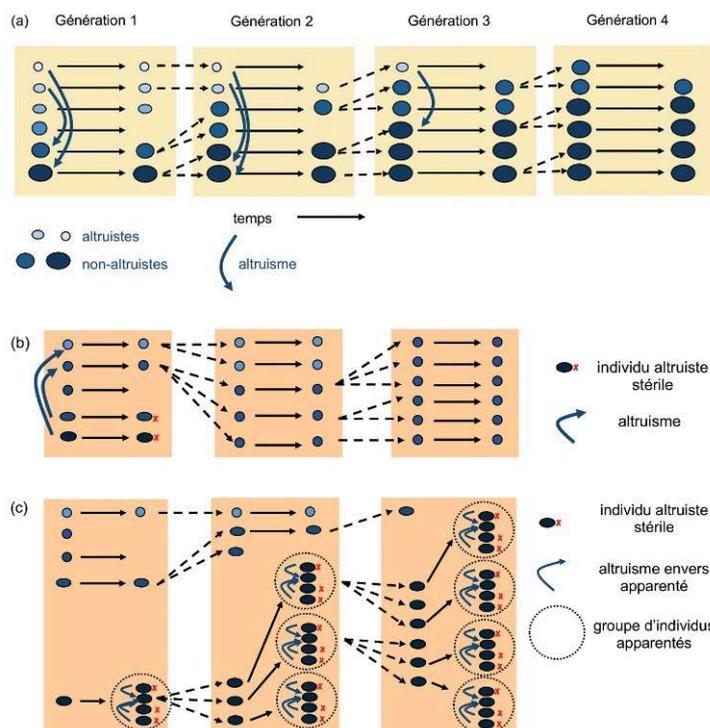


Illustration de l'hypothèse de la sélection de lignées pour expliquer le maintien de la reproduction sexuée. Chaque lignée a un taux de transition vers la clonalité, plus élevé dans les lignées plus fines, et les lignées asexuées (en gris) ont un taux d'extinction plus élevé (a). Si on permet à ce taux d'évoluer et que les lignées clonales ont une plus grande probabilité d'extinction (car elles s'adaptent moins vite), alors un taux bas de transition vers la clonalité peut évoluer par sélection de lignées (b). Source : Damien M. de Vienne *et al.*, « Lineage selection and the maintenance of sex », *PLoS One*, vol. 8, n° 6, 2013, p. e66906.

## Pourquoi l'altruisme ?

- 26 Une autre question passionnante en biologie évolutive consiste à se demander pourquoi certaines espèces sont capables d'altruisme. En biologie évolutive, on définit en effet l'altruisme comme un comportement qui procure un bénéfice à un autre individu, ce qui se traduit en nombre de descendants, mais qui coûte en ressources, et donc en nombre de descendants, à l'individu altruiste. Si l'on considère que l'altruisme est induit par un variant génétique, celui-ci devrait *a priori* laisser moins de copies de lui-même qu'un variant non altruiste (fig. 4a).
- 27 Un exemple extrême d'altruisme est donné par les colonies de fourmis, dans lesquelles les ouvrières sont stériles, ne laissant pas de descendants, et aidant la reine fourmi à produire ses descendants à elle. Charles Darwin avait écrit lui-même que les fourmis ouvrières constituaient « une difficulté particulière qui, au premier abord, [lui] parut insurmontable et réellement fatale à l'ensemble de [sa] théorie<sup>9</sup> ». En effet, un variant génétique, en gris clair sur la figure 4, rendant stérile l'individu qui le porte devrait disparaître des populations en une génération.

Figure 4. Illustration du problème de l'altruisme et du mécanisme de la sélection de parentèle qui l'explique.



(a) On définit en effet en biologie évolutive l'altruisme comme un comportement qui coûte quelque chose en termes de nombre de descendants, mais qui procure un bénéfice à un autre individu en nombre de descendants. Si on considère que l'altruisme est induit par un variant génétique, celui-ci devrait *a priori* laisser moins de copies de lui-même qu'un variant non altruiste. (b) Un variant génétique rendant stérile l'individu qui le porte ne peut pas être transmis à la génération suivante et devrait disparaître. (c) Évolution de l'altruisme entre individus apparentés. Un variant qui induit un comportement a une certaine probabilité de se retrouver chez des individus apparentés de par leurs ascendants communs. Chez les fourmis, les ouvrières sont les filles de la reine donc elles aident leur mère à produire des frères et sœurs. Les ouvrières sont stériles et ne transmettent pas leurs gènes, mais en restant dans la fourmilière à aider leur mère, elles aident en fait davantage à la transmission de leurs gènes (*via* leurs frères et sœurs fertiles) que si elles prenaient le risque d'aller fonder seules un nid, avec une très grande probabilité de mourir avant de faire le moindre descendant.

- 28 Il s'agit d'un problème plus général concernant toutes les formes d'altruisme qui coûtent des ressources à l'individu altruiste. Les singes ont des comportements altruistes, par exemple le fait de s'épouiller, c'est-à-dire de passer du temps à débarrasser un autre individu de ses poux et parasites au lieu de s'occuper d'eux-mêmes. Les suricates surveillent à tour de rôle les environs pour avertir les autres si un prédateur approche au lieu de passer ce temps à chercher à manger pour eux-mêmes. Les chauves-souris vampires sont aussi de grandes altruistes ; certes, elles se nourrissent du sang de gros animaux, mais elles régurgitent du sang à leurs amis chauves-souris au lieu de garder tout pour elles, ce qui augmenterait leur survie. Comment expliquer ce comportement *a priori* incompatible avec le principe de sélection naturelle ?
- 29 Vero Wynne-Edwards avait émis l'hypothèse que l'altruisme pouvait évoluer et se maintenir parce que les groupes d'altruistes laissent plus de descendants<sup>10</sup>. Un groupe ne comportant que des « altruistes » fait effectivement davantage de descendants qu'un groupe constitué seulement d'« égoïstes » (non altruistes). Par exemple, les suricates

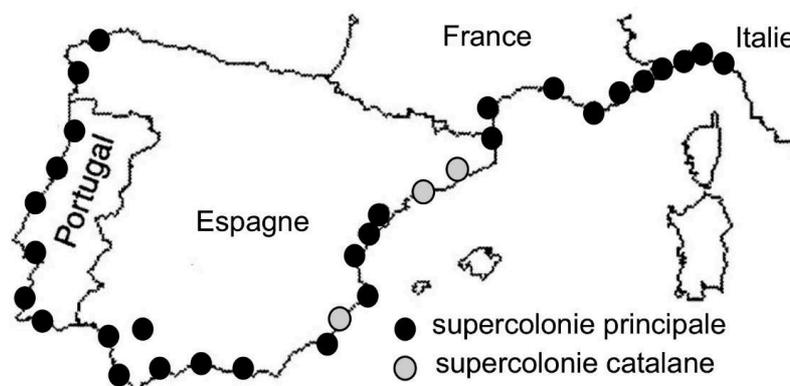
survivent mieux globalement grâce aux individus altruistes qui font les sentinelles contre les prédateurs. Cependant, si des « égoïstes » peuvent arriver dans le groupe d'altruistes, par mutation ou migration, ils font alors encore plus de descendants que les « altruistes » car ils bénéficient de l'altruisme sans en payer le coût, et donc ils envahissent le groupe et font disparaître les altruistes.

- 30 Si l'on revient donc à la stérilité des fourmis ouvrières, est-ce un « coup fatal » à la théorie de Darwin ? Un variant génétique rendant stérile l'individu qui le porte ne peut-il vraiment pas être transmis à la génération suivante (fig. 4b) ?
- 31 Une réponse fut apportée, en 1963 seulement, par William Hamilton<sup>11</sup>, qui émit l'idée de « sélection de parentèle ». Cette vision, encore une fois très heuristique, consiste à se placer à l'échelle du variant génétique qui induit le comportement à expliquer. Or un variant génétique a une forte probabilité de se retrouver chez des individus apparentés – de la même famille. Des frères et sœurs, par exemple, partagent en moyenne 50 % de leurs variants génétiques ; un variant qui induit un comportement altruiste envers ses frères et sœurs a donc 50 % de chance de s'aider en fait lui-même à se transmettre, à travers les descendants de ses frères et sœurs (fig. 4c). Si ce variant induisant l'altruisme coûte par exemple à l'altruiste en moyenne un descendant par génération, mais permet, par l'acte altruiste, à sa sœur de faire trois fois plus de descendants, ce variant va augmenter en fréquence dans les populations.
- 32 Chez les fourmis, les ouvrières sont les filles de la reine ; elles aident donc leur mère à produire des frères et sœurs. Les ouvrières sont stériles et ne transmettent pas leurs gènes ; néanmoins, en restant dans la fourmilière à aider leur mère, elles contribuent en fait davantage à la transmission de leurs variants génétiques que si elles prenaient le risque d'aller fonder seules un nid après un vol nuptial pour s'accoupler, comme le font les reines, avec une très grande probabilité de mourir avant de faire le moindre descendant.
- 33 Les articles de William Hamilton sont parus dans l'indifférence, ses professeurs estimant même qu'il ne méritait pas le titre de docteur, qu'ils lui ont refusé jusqu'en 1968. Les travaux de Georges Price ont également été essentiels dans la démonstration mathématique de la sélection de parentèle<sup>12</sup>. Malheureusement, il fut tellement déprimé que l'altruisme puisse être expliqué par une meilleure transmission des gènes qu'il a fini par se suicider en donnant tous ses biens aux pauvres. Il est inscrit sur sa tombe qu'il fut un altruiste, ami et brillant scientifique. Pourtant, c'est justement toute la beauté de la chose qu'une théorie scientifique si simple puisse si bien expliquer le vivant, tous les aspects du vivant, et qu'il y ait bien eu un mécanisme permettant à l'altruisme d'évoluer, d'exister.
- 34 Nous avons non seulement montré que les micro-organismes aussi étaient capables d'altruisme entre apparentés – même les champignons pathogènes de plantes –, mais également que les microbes suivaient à la lettre les équations de Price et Hamilton. Nous avons par ailleurs étudié un champignon castrateur qui produit ses spores dans les anthères de la fleur, ce qui stérilise la plante en l'empêchant de produire du pollen ou des graines. Les différentes branches de ces plantes peuvent être parasitées par différentes souches de ce champignon, c'est-à-dire que différents individus champignons coexistent dans la même plante et entrent ainsi en compétition pour les mêmes ressources. Cependant, les individus champignons au sein d'une même plante dans les populations naturelles sont apparentés, ils partagent en moyenne presque 50 % de leurs variants génétiques, comme des frères et sœurs, ce qui suggère qu'ils ne

partagent leurs ressources qu'au sein de leur famille, exactement comme les fourmis<sup>13</sup>. On a vérifié expérimentalement, en inoculant des souches de champignons plus ou moins apparentées dans un jardin expérimental, que, effectivement, les champignons résidant dans une plante excluaient spécifiquement les autres individus champignons non apparentés, et qu'ils n'acceptaient de partager leurs ressources qu'au sein de leur famille proche<sup>14</sup>.

- 35 Pour que ce mécanisme de sélection de parentèle fonctionne, il faut effectivement que l'altruisme soit dirigé uniquement envers des apparentés, qu'il soit restreint au sein de la famille. Dans le cas des fourmilières, la discrimination envers les non-apparentés est effectivement très forte, avec des agressions à mort entre colonies différentes, qui sont des familles différentes.
- 36 Cependant, il y a quelques exceptions très intrigantes, comme ces supercolonies de la fourmi d'Argentine que l'on a mises en évidence en Europe du Sud (fig. 5), qui sont formées de réseaux de colonies altruistes entre elles, même sans apparentement. La supercolonie principale s'étend sur 6 000 km, sans agression entre non-apparentés entre toutes ces colonies tout le long des côtes de la Méditerranée, mais avec agression contre une autre supercolonie, en Catalogne<sup>15</sup>. Dans leur région d'origine, en Argentine, ces fourmis se comportent pourtant normalement, avec des agressions entre colonies<sup>16</sup>. On a expliqué ce phénomène par un état qui n'est pas encore à l'équilibre dans ces populations qui viennent d'envahir l'Europe. Plusieurs autres espèces de fourmis envahissantes forment de la même façon des supercolonies.

Figure 5. Supercolonies de la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* envahissante en Europe<sup>17</sup>.



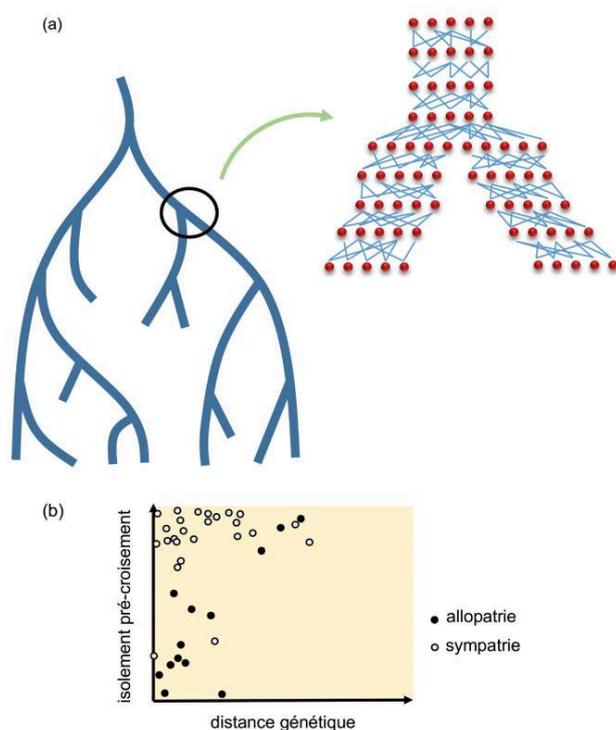
- 37 Il y a probablement eu une sélection, au moment de l'invasion, d'un variant qui induit cet altruisme à large échelle, au-delà de la famille, et qui permet de former ces énormes supercolonies capables de recruter en quelques minutes des milliards de fourmis. Cette structure sociale leur donne un avantage compétitif énorme et leur permet d'être écologiquement dominantes. Cet état ne devrait cependant pas être stable sur le long terme. En effet, si des tricheurs apparaissent, ils vont envahir les supercolonies altruistes, par exemple des reines mutantes qui ne produiraient que des mâles et aucune ouvrière stérile, en profitant des ouvrières produites par les autres reines. Il s'agit sans doute d'un exemple de sélection pour un avantage à court terme mais qui ne sera pas stable à long terme.

- 38 Pour autant, la théorie de l'évolution montre que l'altruisme peut quand même être évolutivement stable entre non-apparentés, mais alors seulement à condition qu'il soit de type donnant-donnant, c'est-à-dire que, si l'acte d'altruisme est coûteux en termes de nombre de descendants, il doit rapporter au moins autant plus tard. Pour cela, il faut que les individus puissent interagir assez souvent et se reconnaître pour punir les tricheurs, qui bénéficieraient de l'altruisme sans le rendre. C'est ce qui se passe par exemple chez les singes qui s'épouillent ou chez les chauves-souris vampires. Ces chauves-souris vivent en groupe sur un arbre avec toujours les mêmes individus, elles se reconnaissent et elles régurgitent du sang quand elles ont la chance d'en trouver, mais seulement à leurs « amies », c'est-à-dire seulement à celles qui leur en donnent aussi.

## Pourquoi autant d'espèces sur Terre ?

- 39 Si l'on revient sur le thème de la biodiversité, une question essentielle est de comprendre pourquoi il y a autant d'espèces sur Terre, c'est-à-dire comment se forment de nouvelles espèces, pourquoi il n'y a pas seulement deux ou trois espèces capables d'exploiter toutes les ressources. Pour qu'il y ait divergence en espèces distinctes, il faut qu'il y ait un isolement génétique entre les lignées en formation (fig. 6a), sinon les échanges génétiques font que les lignées ne peuvent pas devenir différentes ; elles s'échangent leurs variants, elles s'homogénéisent. La question de savoir comment peuvent se former des espèces différentes revient ainsi à se demander comment évolue cet isolement génétique, que l'on appelle « isolement reproducteur », c'est-à-dire le refus des individus de se reproduire avec les individus d'une lignée qui est en train de devenir différente<sup>18</sup>.

Figure 6. La spéciation : la formation des espèces.

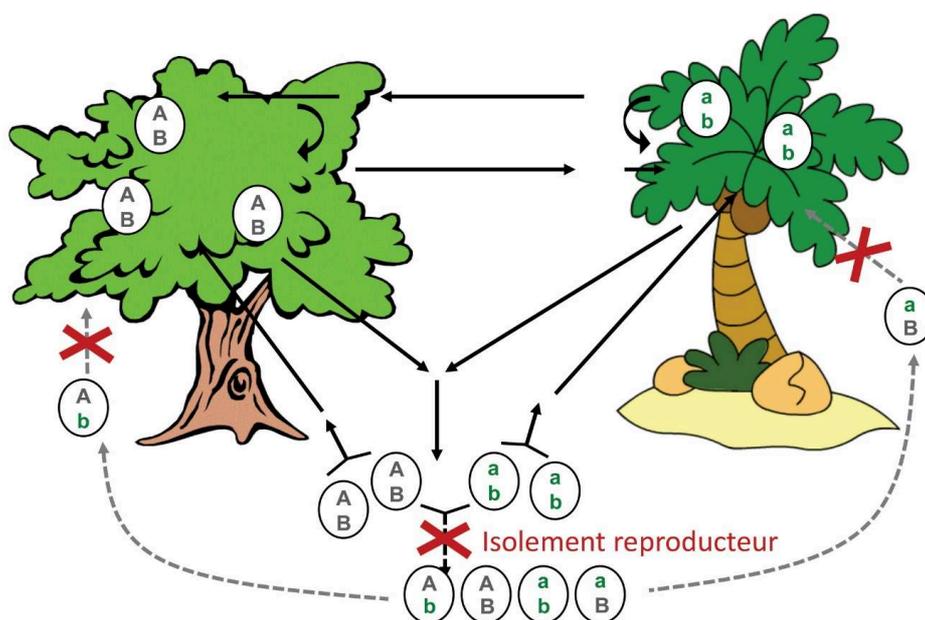


(a) Les échanges génétiques empêchent la divergence de lignées ; pour qu'il y ait divergence en lignées distinctes, il faut que les croisements se produisent préférentiellement entre individus de la même lignée. (b) Force de l'isolement reproducteur, en fonction de la distance génétique entre espèces, et de la sympatrie *versus* allopatrie chez les drosophiles<sup>19</sup>.

- 40 Chez les papillons *Heliconius* par exemple, il existe des formes de papillons avec des motifs blancs sur les ailes et d'autres avec des motifs rouges ; ces motifs étant reconnus par les prédateurs comme toxiques, les oiseaux évitent de les manger. Les deux formes peuvent produire des hybrides en se croisant, mais ces hybrides ont des ailes blanches et rouges qui ne sont pas évitées par les prédateurs, conduisant ainsi à une faible survie. L'isolement reproducteur, c'est-à-dire le refus de se reproduire avec la forme alternative, permettrait donc de produire des descendants avec une plus grande probabilité de survie. Cependant, nous avons vu qu'il ne suffit pas qu'un comportement soit « bon pour l'espèce » pour qu'il puisse évoluer – méfions-nous des raisonnements panglossiens. Par conséquent, un comportement d'isolement reproducteur peut-il vraiment évoluer ?
- 41 Quand les lignées divergent en allopatrie, c'est-à-dire avec une barrière géographique, on comprend assez bien qu'un isolement reproducteur puisse évoluer, ces lignées ne se rencontrant jamais. En sympatrie en revanche, quand les individus des deux lignées peuvent se rencontrer et se croiser, les échanges génétiques gommant les différences, y compris à un gène qui contrôlerait le refus de se croiser avec une autre lignée, et il est beaucoup plus compliqué alors de comprendre si un comportement d'isolement reproducteur peut effectivement évoluer.
- 42 Une des études fondatrices sur la formation des espèces a répertorié les forces d'isolement reproducteur chez les drosophiles, les petites mouches des fruits, en fonction de la distance génétique entre espèces, cette distance étant une estimation du

temps depuis leur divergence<sup>20</sup>. On peut tester en laboratoire si des mouches de lignées différentes acceptent de se reproduire entre elles. Jerry Coyne et Allen Orr ont révélé des évolutions différentes d'isolement reproducteur entre les espèces suivant qu'elles vivaient en sympatrie ou en allopatrie (fig. 6b). En allopatrie, quand il existe une barrière géographique, l'isolement reproducteur augmente graduellement avec le temps. En sympatrie en revanche, quand les espèces peuvent se rencontrer pour se reproduire entre elles, l'isolement reproducteur prend très vite une valeur maximale, suggérant qu'il est effectivement possible de sélectionner un comportement d'isolement reproducteur pour éviter de se croiser avec une autre lignée qu'il est possible de rencontrer (fig. 7).

Figure 7. Cycles de vie et isolement reproducteur chez des champignons pathogènes de plantes, avec des gènes impliqués dans le pouvoir pathogène.



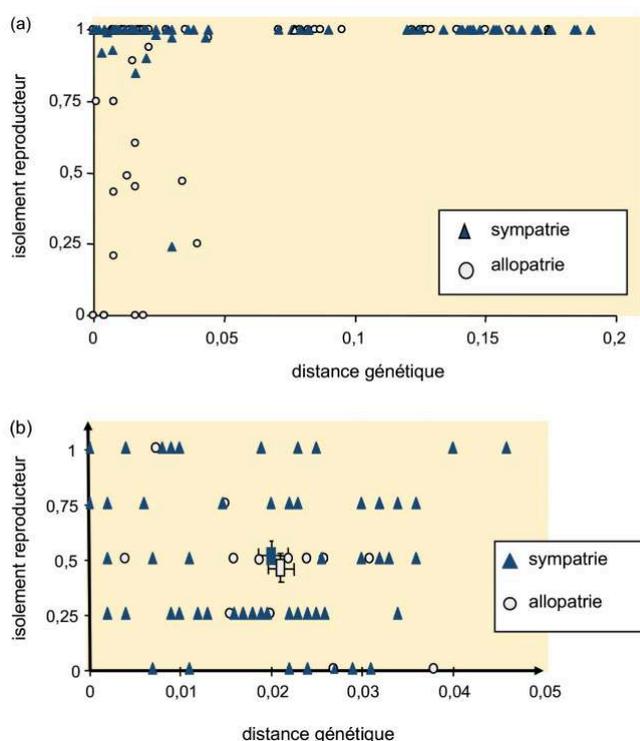
Les variants génétiques *a* et *b* sont nécessaires pour l'infection d'une espèce hôte et les variants *A* et *B* pour l'infection d'une deuxième espèce hôte : si des individus *AB* se croisent avec des individus *ab*, ils vont produire des intermédiaires (*aB* et *Ab*) qui ne seront capables d'infecter aucun hôte.

- 43 Nous avons étudié sur le même principe l'évolution de l'isolement reproducteur chez les champignons. On peut aussi tester en laboratoire si des souches de champignons de lignées différentes acceptent de se reproduire entre elles, de produire ces chapeaux, ces fructifications. Chez les champignons basidiomycètes, qui regroupent les champignons que l'on ramasse dans les forêts, mais aussi certains pathogènes, comme celui qui produit ces tumeurs pleines de spores noires dans les épis de maïs, on a trouvé des résultats similaires aux recherches sur les drosophiles : en allopatrie, l'isolement reproducteur augmente graduellement avec le temps, tandis qu'en sympatrie l'isolement reproducteur atteint rapidement une valeur maximale<sup>21</sup> (fig. 6b), renforçant l'idée qu'il est possible de sélectionner un isolement reproducteur.
- 44 En effet, imaginons un champignon pathogène de plantes, avec deux gènes, *A* et *B*, contrôlant la capacité à parasiter une plante : les variants génétiques *a* et *b* sont nécessaires pour que ce pathogène parasite une espèce de plante et les variants *A* et *B*,

aux mêmes gènes, pour qu'il parasite une seconde espèce de plante (fig. 7). Si des individus AB se reproduisent avec des individus *ab*, ils vont produire des intermédiaires (*aB* et *Ab*) qui ne seront capables d'infecter aucune plante, avec une probabilité de survie de zéro. Il peut donc y avoir sélection dans certaines conditions d'un comportement induisant un refus pour des AB de se reproduire avec des *ab* (fig. 7).

- 45 En revanche, chez les champignons ascomycètes, qui regroupent les moisissures et la plupart des pathogènes de plantes, comme la pourriture grise de la vigne ou la tavelure du pommier, nous avons montré que l'isolement reproducteur n'était pas plus fort en sympatrie qu'en allopatrie : les espèces peuvent toujours se reproduire entre elles, même à de très grandes distances génétiques et en sympatrie<sup>22</sup> (fig. 8a). Comment les espèces peuvent-elles se maintenir différentes en sympatrie s'il n'y a pas d'isolement reproducteur intrinsèque, de refus de se reproduire avec les autres lignées ?

Figure 8. La spéciation : la formation des espèces.

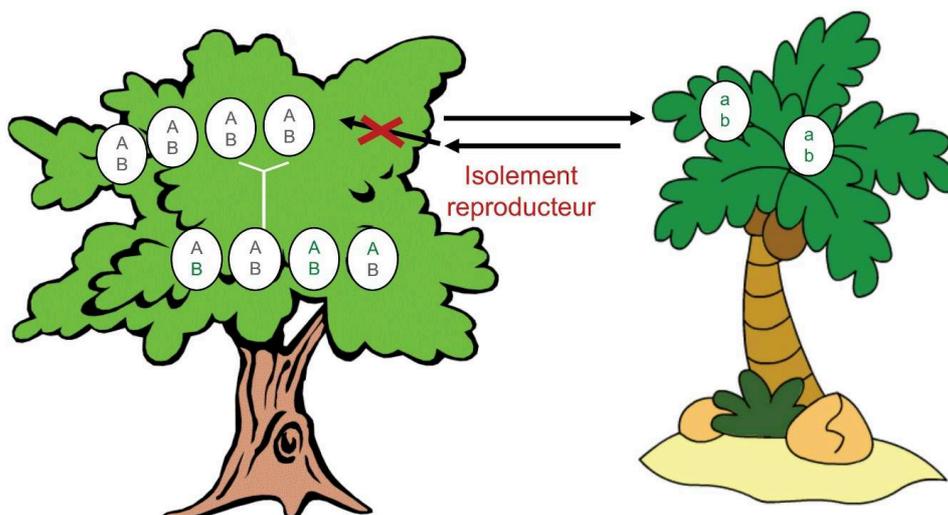


Les échanges génétiques empêchent la divergence de lignées ; pour qu'il y ait divergence en lignées distinctes, il faut que les croisements se produisent préférentiellement entre individus de la même lignée. Force de l'isolement reproducteur, en fonction de la distance génétique entre espèces, et de la sympatrie *versus* allopatrie : (a) chez les champignons basidiomycètes<sup>23</sup> ; (b) chez les champignons ascomycètes<sup>24</sup>.

- 46 Nous avons montré avec une modélisation mathématique que le cycle de vie particulier de ces pathogènes facilitait grandement la divergence en sympatrie<sup>25</sup>. En effet, chez ces champignons ascomycètes, la reproduction sexuée a lieu à l'intérieur de leur plante hôte, après l'infection de la plante. Il ne peut donc y avoir croisement qu'entre individus capables de parasiter la même plante (fig. 9) : les individus AB ne peuvent se croiser qu'avec des AB qui ont également réussi à parasiter la même plante, même sans refus actif de se reproduire avec les *ab*. Nous avons montré que l'adaptation à l'espèce hôte induit ici directement un isolement reproducteur, ce qui facilite énormément la

divergence en sympatrie et peut permettre d'expliquer pourquoi il y a autant d'espèces de champignons pathogènes spécialisés dans l'infection de plantes différentes, en particulier certains des pathogènes émergents qui déciment les cultures et les écosystèmes.

Figure 9. Cycles de vie et isolement reproducteur chez des champignons pathogènes de plantes, avec des gènes impliqués dans le pouvoir pathogène.

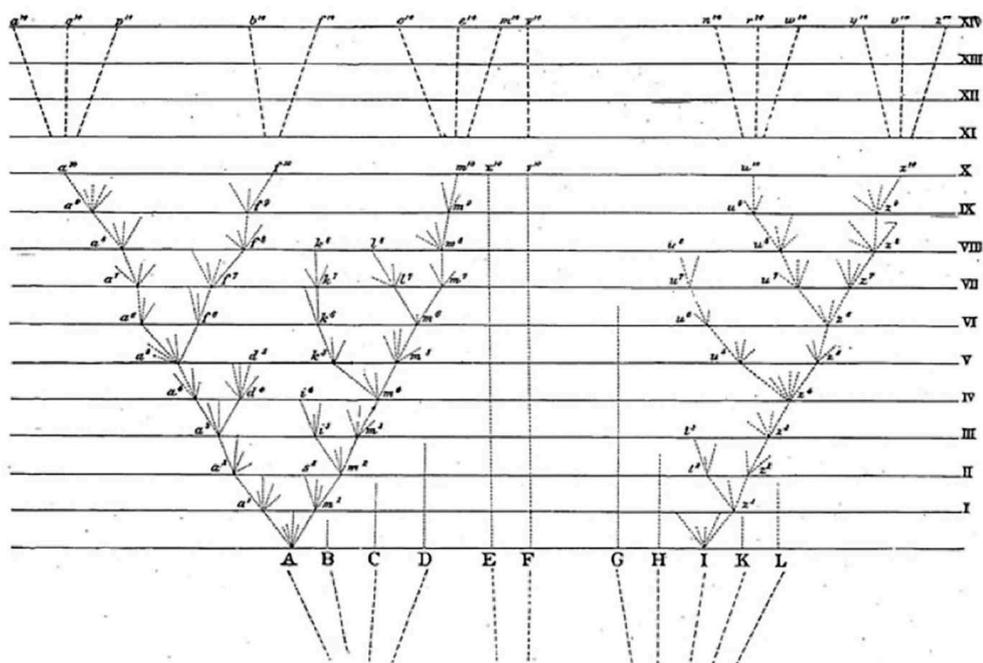


Les variants génétiques *a* et *b* sont nécessaires pour l'infection d'une espèce hôte et les variants A et B pour l'infection d'une deuxième espèce hôte. Croisements à l'intérieur de l'hôte : seuls des individus adaptés au même hôte peuvent se croiser entre eux, l'adaptation à l'hôte induisant directement l'isolement reproducteur. Les flèches illustrent la capacité à disperser et donc la sympatrie<sup>26</sup>.

## La biodiversité : un équilibre dynamique

- 47 Dans le livre de Darwin<sup>27</sup>, il y avait cette unique figure, un arbre généalogique (fig. 10), sur lequel on voit à chaque nœud de nouvelles lignées se former. Darwin n'avait pas encore les moyens de s'intéresser à l'isolement reproducteur, mais cet arbre montre qu'il y a sans cesse des lignées qui s'éteignent et d'autres qui se forment, à savoir qu'il s'agit d'un équilibre dynamique.

Figure 10. L'unique figure du livre de Darwin *L'Origine des espèces*<sup>28</sup>, qui représentait la diversification des lignées.



- 48 En effet, la biodiversité n'est pas un équilibre fixe et stable qui revient à son état quand on le perturbe. Il ne s'agit pas non plus d'un équilibre instable qui s'éloigne définitivement de son équilibre quand on l'altère légèrement. C'est un équilibre dynamique – comme lorsque l'on roule à vélo, on tient en équilibre uniquement en avançant. La biodiversité se maintient uniquement parce qu'elle évolue, qu'elle a les conditions pour s'adapter aux changements de l'environnement, à ses pathogènes, à ses prédateurs, pour régénérer des formes de vie quand d'autres s'éteignent. Comme l'avait dit Albert Einstein : « la vie, c'est comme la bicyclette, il faut avancer pour ne pas perdre l'équilibre ».

## Menaces sur la biodiversité

- 49 Or les sciences de l'écologie et de l'évolution ont révélé que cet équilibre est fortement menacé. Les scientifiques documentent des pourcentages très élevés d'espèces en danger critique d'extinction dans tous les groupes vivants, comme le montre notamment le rapport de la Plateforme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques (Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services/IPBES en anglais), qui est l'organisme équivalent du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) pour la biodiversité<sup>29</sup>. Par exemple, 25 % des espèces de plantes et d'animaux sont déjà menacées d'extinction. Même les mammifères et les oiseaux sont menacés, alors qu'ils sont pourtant particulièrement protégés, avec une baisse de leur biomasse de 82 % depuis la Préhistoire. Les taux d'extinction estimés par les études scientifiques sont de plusieurs ordres de grandeur, plus grands que ce qui a existé jusque-là, et ils augmentent de façon exponentielle. Les scientifiques ont estimé par exemple qu'il faudrait 3 à 5 millions d'années pour que la biodiversité que l'on va perdre chez les mammifères pendant les cinq prochaines décennies puisse se régénérer par évolution<sup>30</sup>.

- 50 Ces menaces sur la biodiversité sont en partie dues au changement climatique bien sûr, mais il ne s'agit actuellement que du troisième facteur responsable du déclin de la biodiversité. De nombreuses études scientifiques montrent que la première menace qui pèse sur la biodiversité à l'échelle de la planète est la destruction des habitats naturels par les activités humaines, par exemple la déforestation et l'agriculture intensive, ou encore l'assèchement des marais et des lacs<sup>31</sup>. Au début du xx<sup>e</sup> siècle, la mer d'Aral était le quatrième plus grand lac du monde. Elle est en déclin drastique depuis les années 1960, quand un programme d'irrigation agricole a détourné les deux plus grands fleuves de la région. Évidemment, quand leurs habitats disparaissent, les espèces ne peuvent pas se maintenir.
- 51 Les prélèvements directs, par exemple la surexploitation de certaines ressources pour notre alimentation, sont la deuxième cause de déclin de la biodiversité à l'échelle globale. Les études scientifiques montrent à quel point nous avons vidé les océans de leur vie par les activités de pêche non durable.
- 52 L'invasion de nouveaux milieux par des espèces exotiques représente aussi un facteur extrêmement important dans le déclin de la biodiversité. Par exemple, les rats et les serpents ont été introduits sur de nombreuses îles depuis les cales des bateaux, et ils ont déjà fait disparaître de nombreuses espèces d'oiseaux endémiques en mangeant leurs œufs, car ces oiseaux n'avaient pas développé de défense contre ces prédateurs. De même, les chats harets, c'est-à-dire retournés à l'état sauvage, menacent les espèces d'oiseaux endémiques des îles. Partout dans le monde, les fourmis envahissantes, comme par exemple la fourmi d'Argentine, mettent en danger d'extinction les espèces locales. La perche du Nil, introduite intentionnellement pour la pêche dans le lac Victoria en Afrique, a entraîné la disparition de plus de 200 espèces de poissons cichlidés endémiques. Les milieux marins ne sont pas indemnes, comme en témoigne le cas de l'algue *Caulerpa taxifolia*, qui menace les herbiers de la Méditerranée.
- 53 Les invasions par des pathogènes sont également dévastatrices pour la biodiversité. Un exemple classique est celui du champignon responsable de la maladie du chancre du châtaignier. Ce champignon originaire d'Asie a envahi l'Amérique du Nord, où il a complètement exterminé le châtaignier. Actuellement, un pathogène *Phytophthora* envahit la planète et décime des forêts entières, à tel point que la circulation dans les forêts d'Australie est soumise à de fortes restrictions ; il est notamment interdit d'en sortir avec de la terre sous les pieds. Le champignon responsable de la chytridiomycose, originaire d'Afrique, a envahi la planète depuis les années 1990, ayant déjà causé la disparition de 120 espèces d'amphibiens et menaçant 500 autres espèces de grenouilles, de crapauds ou de salamandres<sup>32</sup>.
- 54 Les pathogènes envahissants peuvent également avoir de forts impacts sur les cultures, comme par exemple une maladie dévastatrice du blé qui envahit l'Inde, à tel point qu'on doit brûler les récoltes infectées pour limiter sa dispersion. Ces maladies émergentes des cultures causent aussi des dégâts indirects sur la biodiversité, notamment via les pesticides répandus pour lutter contre ces maladies.
- 55 Des analyses évolutives peuvent permettre de retracer les routes et l'histoire de ces invasions pour comprendre, non seulement d'où viennent les pathogènes, mais aussi comment et pourquoi ils sont devenus envahissants<sup>33</sup>. Nous avons ainsi pu reconstruire l'histoire de l'invasion du mildiou de la vigne (*Plasmopara viticola*) avec des marqueurs génétiques. Cette maladie a été introduite depuis l'Amérique du Nord par les porte-greffes résistants qu'on a importés au xix<sup>e</sup> siècle pour lutter contre le phylloxéra, une

autre maladie de la vigne causée par des insectes. Nous avons montré que le mildiou envahissant provenait d'une seule des cinq espèces de vigne sauvage natives d'Amérique du Nord, et qu'il avait été introduit initialement en Europe de l'Ouest, d'où il s'est ensuite répandu dans la plupart des autres vignobles du monde entier, par les échanges commerciaux<sup>34</sup>.

- 56 Nous avons aussi montré que le champignon castrateur de la plante *Silene latifolia* – le compagnon blanc –, qui, elle, n'est pas cultivée, est aussi devenu envahissant, mais depuis l'Europe vers l'Amérique du Nord. On a pu identifier des groupes génétiques différents en Europe, et on a pu en déduire que l'invasion en Amérique du Nord est venue seulement du groupe d'Écosse<sup>35</sup>.
- 57 Plus généralement, nous avons montré que, parmi les champignons pathogènes envahissants ayant causé des maladies émergentes dans de nouvelles régions et pour lesquels on avait des données, la plupart avaient changé de plante hôte, changé de mode de reproduction, malgré une perte de diversité génétique par rapport à leurs populations natives, mais le plus souvent grâce à des hybridations, des mélanges génétiques avec d'autres populations ou espèces<sup>36</sup>.
- 58 Les diverses formes de pollution jouent également un rôle important dans le déclin de la biodiversité, en premier lieu les pesticides répandus pour lutter contre les ravageurs de cultures. Ce sont des produits faits pour tuer les insectes et les micro-organismes, ce qu'ils font effectivement très efficacement, non pas sélectivement, causant ainsi de nombreux dommages collatéraux chez d'autres espèces. Les pesticides constituent la première cause d'effondrement de la biodiversité dans certains groupes comme les insectes et les oiseaux en Europe. Ils peuvent aussi sélectionner des résistances aux fongicides chez des pathogènes humains, comme le champignon *Aspergillus*, qui est habituellement dans le sol. D'autres types de pollution menaçant la biodiversité sont le plastique, ainsi que les engrais, qui peuvent entraîner une explosion du développement des végétaux aquatiques en étouffant le reste des espèces. La pollution lumineuse n'est pas négligeable non plus puisqu'elle peut gêner les espèces nocturnes, notamment leur reproduction.

## Les services écosystémiques que nous tirons de la biodiversité

- 59 On peut se demander s'il est vraiment si grave qu'une grande partie de la biodiversité disparaisse ; se dire qu'évidemment c'est dommage, mais que l'on peut vivre avec. On pourrait penser qu'avec quelques espèces animales et végétales, il serait possible de nourrir les populations humaines, et que c'est l'essentiel.
- 60 Cependant, les études scientifiques nous démontrent clairement que ce n'est pas le cas : nous ne pourrions pas vivre avec ces extinctions qui s'annoncent<sup>37</sup>. Si nous ne stoppons pas le déclin de la biodiversité, les sociétés humaines en seront grandement affectées. L'être humain tire de la biodiversité une quantité et une diversité de services dont nous n'avons pas conscience jusque-là, services que l'on appelle « services écosystémiques », et dont on ne peut tout simplement pas se passer.
- 61 Un exemple de services que nous tirons de la biodiversité concerne les ressources pharmacologiques, ces molécules qui nous permettent de lutter contre des maladies, par exemple les antibiotiques comme la pénicilline. C'est Alexander Flemming qui a

découvert par hasard l'action antibactérienne de ces champignons *Penicillium* en trouvant sur sa boîte de culture un champignon contaminant autour duquel ses bactéries de culture n'arrivaient pas à pousser. D'autres chercheurs ont découvert dans la pervenche, puis dans un arbre, l'if, des molécules anti-cancéreuses. Encore cette année, on a découvert que le matalafi (*Psychotria insularum*), une plante de Polynésie, produit une nouvelle molécule anti-inflammatoire. Comment savoir quelle espèce sera utile demain pour la médecine, dans laquelle des milliers d'espèces menacées de disparition se cache un médicament indispensable pour lutter contre une nouvelle pandémie ?

- 62 Un autre type de ce que l'on appelle ces services écosystémiques, c'est la pollinisation, c'est-à-dire le transfert par les insectes du pollen des fleurs mâles vers les fleurs femelles pour produire les graines et les fruits de nos cultures. Maintenant que ces insectes disparaissent, on se rend compte à quel point ce service est précieux et irremplaçable. En Californie, les agriculteurs sont obligés d'élever et de remplacer régulièrement des ruches dans leurs vergers, mais cela ne suffit plus. En Chine, des êtres humains doivent polliniser à la main toutes les fleurs de tous les arbres fruitiers dans certaines régions.
- 63 Et il ne suffit absolument pas uniquement de protéger ou d'élever des abeilles. Les écosystèmes sont extraordinairement complexes, impliquant des interactions en cascade entre des millions d'espèces. On ne sait pas quelles autres espèces peuvent affecter la persistance des abeilles. Les réseaux d'interactions dans les écosystèmes entre des milliers d'espèces, entre des dizaines de niveaux trophiques, sont tellement complexes, il est presque impossible de prédire les effets de la disparition d'une espèce donnée.
- 64 Par exemple, dans le parc du Yellowstone, la disparition du loup a menacé d'extinction des plantes protégées. Quel est le rapport entre le loup et les plantes ? La disparition du loup avait permis aux herbivores d'être plus nombreux, et ils mangeaient plus de plantes. Il s'agit là d'un exemple tout simple, avec trois espèces, mais on n'avait pas prédit les conséquences. Il existe de nombreux prédateurs dans les écosystèmes qui jouent ainsi un rôle de contrôle biologique, en régulant des parasites.
- 65 Un autre type documenté de service écosystémique est le rôle des micro-organismes dans le recyclage de la matière organique. Seuls les champignons par exemple produisent les enzymes capables de dégrader le bois mort. Autour de Tchernobyl, il n'y a plus assez d'organismes décomposeurs et le bois mort s'entasse dans les forêts, ce qui facilite les feux, et donc la dispersion de la radioactivité. En Australie, on doit sans cesse importer des scarabées d'Afrique car il n'y a plus assez d'organismes qui recyclent les bouses de vaches. Un autre exemple sont les champignons symbiotiques, sans lesquels 70 % des arbres de nos forêts ne peuvent pas pousser.
- 66 Un autre type de service écosystémique essentiel est lié aux fonctionnements globaux des écosystèmes, et notamment à la régulation de l'eau et de l'air. Le problème des inondations répétées n'est pas simplement une histoire de climat, c'est surtout que l'on a fait disparaître la biodiversité qui tamponnait les excès d'eau et évitait l'érosion des sols. Et, là encore, il ne suffit pas seulement de conserver quelques espèces ; l'être humain tire ces services de l'écosystème dans son ensemble.
- 67 Un autre service écosystémique est la prévention des épidémies sur les cultures. Évidemment, lorsque l'on cultive la même espèce, et même exactement la même variété de blé, ou le même clone d'olivier, sur des hectares, sans aucune diversité, si un

pathogène arrive à s'adapter pour parasiter ce clone, il va tout décimer sur des hectares et des hectares. Et cela n'arrête pas de se produire, entraînant des épidémies dévastatrices. On blâme les pathogènes, on répand des pesticides, mais les sciences de l'évolution peuvent prévoir que de telles épidémies vont se produire si l'on plante des hectares homogènes d'un même clone. Alors qu'au contraire dans un paysage plus diversifié, même si un pathogène arrive à s'adapter à une des espèces ou à une des variétés, il ne pourra s'adapter aux autres et ne pourra pas causer une épidémie d'une trop grande ampleur.

- 68 Comme le dit la théorie de l'évolution, ce ne sont pas les organismes les plus forts qui survivent, ni les plus performants à un moment donné, mais les populations qui sont capables d'évoluer, qui ont la diversité génétique suffisante pour évoluer. Or cela montre bien que les organismes génétiquement modifiés (OGM) ne nous sauveront pas des crises actuelles, ils aggravent encore au contraire, et drastiquement, la perte de la diversité des plantes cultivées. Les parasites et les pathogènes évoluent tellement vite que toutes les variétés résistantes que la recherche peut produire sont très rapidement contournées par des pathogènes émergents. Et ces gènes de résistance, on va les chercher dans la biodiversité sauvage, qui est en train de disparaître. Croire que l'on pourra recréer la diversité perdue, ou qu'une banque de graines suffira, ferait preuve d'une complète méconnaissance des processus qui génèrent cette diversité fonctionnelle. Ce que nous enseignent les sciences de l'évolution, c'est qu'il faut des dizaines de milliers d'années pour générer cette diversité. Il est nécessaire que des milliers de mutations se produisent par hasard dans différents individus, qu'elles recombinent pour donner des millions de combinaisons différentes, pour que de rares combinaisons avantageuses, imprévisibles *a priori*, se produisent et soient sélectionnées, face à des pathogènes qui eux-mêmes évoluent sans cesse.

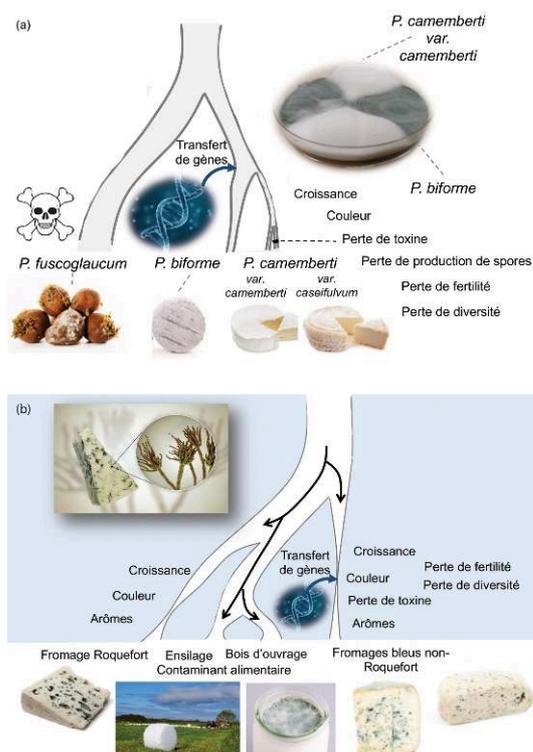
## La domestication comme modèle d'évolution et de perte de biodiversité

- 69 Si l'on prend l'exemple du pommier cultivé, on y a introduit par croisement avec des espèces de pommiers sauvages des gènes de résistance contre des maladies comme la tavelure, par exemple depuis le pommier ornemental *Malus floribunda*. Cependant, en quelques années, le champignon pathogène a fait exactement de même : il a récupéré dans son génome, par croisement avec la population de champignon qui parasite ce pommier ornemental, le gène qui permet de contourner la résistance<sup>38</sup>. On a introduit de la même façon de nombreux gènes de résistance dans le pommier cultivé, qui ont régulièrement été contournés par la population du champignon pathogène, et nous avons montré que cette population de pathogène est ainsi devenue au cours du temps de plus en plus virulente et de plus en plus agressive. On a en quelque sorte « pestifié » le pathogène, il est devenu plus agressif sous l'effet d'une sélection humaine indirecte, à force de cultiver à grande échelle des pommiers développant sans cesse de nouvelles résistances<sup>39</sup>, et ce « super pathogène » se met finalement à attaquer les pommiers sauvages.
- 70 Nous avons montré que le pommier cultivé *Malus domestica* avait été domestiqué en Asie à partir du pommier sauvage asiatique *Malus sieversii*, puis qu'il avait été ramené en Europe par les routes de la soie, où la domestication s'est poursuivie, notamment en incorporant également des gènes du pommier sauvage européen *Malus sylvestris*<sup>40</sup>. Mais

nous avons aussi montré que la culture intensive du pommier cultivé était responsable de flux de gènes également dans l'autre sens, vers les pommiers sauvages, donnant de nombreux hybrides dans les forêts, ce qui menace l'intégrité génétique des populations de pommiers sauvages<sup>41</sup>. Même les graines vendues comme celles de pommiers sauvages en France pour les replanter sont des hybrides. Et les champignons pathogènes que l'on a pestifiés ajoutent une menace supplémentaire sur ces pommiers sauvages<sup>42</sup>, en plus de la déforestation.

- 71 Nikolaï Vavilov était un immense scientifique russe du début du xx<sup>e</sup> siècle, qui avait déjà eu l'intuition de l'origine des pommiers, et qui a montré l'importance, pour avoir des cultures durables, de la diversité génétique, de l'isolement en plusieurs variétés locales, et des échanges génétiques qui permettent une adaptation rapide<sup>43</sup>. Il a été condamné à vingt ans de prison, où il est rapidement décédé, pour avoir défendu ces idées scientifiques face à un régime politique qui ne voulait pas entendre parler de l'importance de la génétique. Ses idées sont plus que jamais d'actualité alors qu'on appauvrit la diversité des plantes cultivées à un niveau qui n'est pas soutenable.
- 72 Cette baisse drastique de diversité se produit aussi chez les micro-organismes domestiqués, avec les mêmes conséquences préoccupantes. De même que le pommier ou le chien, on a domestiqué des champignons, par exemple pour l'affinage des fromages. Nous avons montré que l'on avait réellement domestiqué le champignon *Penicillium camemberti*, qui constitue la croute cotonneuse des bries et des camemberts, ainsi que le champignon *Penicillium roqueforti*, qui donne le goût et l'aspect persillé aux fromages bleus.
- 73 Nous avons pu reconstruire l'histoire évolutive de la domestication de *Penicillium camemberti*. La figure 11a représente la diversification au cours du temps, de haut en bas, en différentes lignées généalogiques. On a montré que la domestication s'était produite en plusieurs étapes, avec des divergences de lignées successives et des améliorations progressives de plusieurs caractères pour la production de meilleurs fromages, depuis des ancêtres qui étaient probablement des décomposeurs de plantes, comme l'actuelle espèce *Penicillium fuscoglaucum* (fig. 11a). Au xix<sup>e</sup> siècle, les bries étaient bleus, comme le montre le tableau *Symphonie des fromages en brie majeur. Nature morte au fromage* (1888, musée de Soissons) de Justin Marie Jules (1847-1891). Les champignons ont été sélectionnés pour être de plus en plus blancs et de plus en plus cotonneux, donnant d'abord la lignée de *Penicillium bifforme*, puis celle de *Penicillium camemberti* que l'on utilise de nos jours pour les bries et les camemberts. La croissance sur le fromage a été améliorée, notamment par des transferts de gènes horizontaux depuis d'autres espèces<sup>44</sup>. On a aussi sélectionné des souches de champignons qui ne produisent pas de toxines.

Figure 11. Histoire évolutive de la domestication des champignons du fromage.



(a) Groupe *Penicillium camemberti*. La domestication s'était produite en plusieurs étapes, avec des divergences de lignées successives et des améliorations de certains caractères pour la production de fromages, notamment la couleur, la capacité de croissance sur fromage et la perte de production de toxine. L'adaptation s'est notamment produite par des transferts de gènes depuis d'autres espèces. Les lignées domestiquées ont cependant perdu la plupart de leur diversité génétique et la capacité à faire de la reproduction sexuée<sup>45</sup>. (b) Histoire évolutive de la domestication du champignon du fromage *Penicillium roqueforti*. Il y a eu deux domestications indépendantes de *P. roqueforti*, formant deux groupes génétiques de souches utilisées pour l'affinage des fromages bleus, avec des améliorations de certains caractères pour la production de fromages. L'adaptation s'est notamment produite par des transferts de gènes depuis d'autres espèces. Les lignées domestiquées ont perdu la plupart de leur diversité génétique et en partie la capacité à faire de la reproduction sexuée<sup>46</sup>.

74 Le problème, c'est que cette forte sélection dans l'ère industrielle a entraîné une baisse drastique de la diversité génétique, à tel point que le *Penicillium camemberti* utilisé actuellement n'est plus constitué que d'une seule lignée clonale, sans plus aucune diversité génétique<sup>47</sup>, ce qui empêche toute nouvelle amélioration variétale et entraîne une dégénérescence inexorable. Par exemple, le champignon ne produit déjà plus assez de spores pour pouvoir être cultivé et inoculé de façon optimale dans les fromages, et il a perdu la capacité à faire de la reproduction sexuée, qui pourrait permettre de régénérer de la variation génétique.

75 Nous avons également étudié l'histoire évolutive de la domestication du champignon utilisé pour l'affinage des fromages bleus, *Penicillium roqueforti*. On trouve aussi ce champignon dans l'ensilage pourri, ce matériel végétal fermenté pour servir de nourriture au bétail, ainsi que sur le pain et les yaourts moisissus par exemple. On voit sur la figure 11b de nouveau la diversification au cours du temps, de haut en bas, en différentes lignées. Nous avons montré qu'il existe une population spécifique de l'ensilage contaminé et une population spécifique des aliments moisissus, mais surtout nous avons révélé qu'il y a eu deux domestications indépendantes de ce champignon, formant deux populations différentes utilisées pour l'affinage des fromages bleus :

d'une part une population spécifique de l'appellation d'origine contrôlée (AOP) Roquefort, et d'autre part une lignée clonale utilisée pour tous les autres fromages bleus dans le monde entier.

- 76 Nous avons montré qu'il y a eu des améliorations des mêmes caractères pour la production de fromages dans les deux groupes domestiqués, et les mêmes caractères que chez *Penicillium camemberti*, notamment la couleur, mais cette fois pour être plus bleu, la capacité de croissance sur fromage et la perte de production de toxine, mais aussi la production d'arômes agréables<sup>48</sup>. Les souches de champignon de l'ensilage, par exemple, produisent des fromages qui ne sont pas très bleus et qui sentent la serpillère moisie. Les mêmes adaptations ont été engendrées par les mêmes transferts de gènes que chez *Penicillium camemberti*<sup>49</sup>.
- 77 Cependant, encore une fois, à cause d'une sélection trop forte, les lignées domestiquées ont également perdu la plupart de leur diversité génétique, surtout dans la lignée non protégée par l'AOP Roquefort, qui nécessite d'utiliser des souches de champignon locales. Elles ont aussi perdu en grande partie leur capacité de reproduction sexuée<sup>50</sup>.
- 78 Ces deux types de champignons domestiqués illustrent parfaitement bien le problème actuel de l'appauvrissement de nos variétés cultivées et les menaces que cela entraîne pour la durabilité de notre production alimentaire. On n'utilise plus qu'une seule lignée clonale pour la plupart des fromages, sans aucune diversité, ce qui entraîne une dégénérescence inexorable de leurs qualités.

## Conclusion

- 79 L'être humain tire ainsi de la biodiversité un nombre inouï de services absolument indispensables, de l'approvisionnement à la régulation des flux, en passant par la prévention des épidémies et des perturbations, mais aussi des services esthétiques et culturels.
- 80 Certaines approches scientifiques visent à mesurer la valeur monétaire de ces services que l'être humain tire de la biodiversité, et les estimations représentent plus que le PIB mondial chaque année. Ces études montrent que l'on n'a simplement pas les moyens de se passer des services écosystémiques rendus par la biodiversité<sup>51</sup>.
- 81 La diversité biologique est parfois comparée à une bibliothèque dont les livres seraient les espèces. La disparition d'une espèce-livre correspondrait ainsi à une perte de ressources génétiques. Néanmoins, cette comparaison occulte les relations fonctionnelles entre les espèces. Une meilleure analogie de la diversité biologique, proposée par Paul Ehrlich, est celle des rivets d'un avion. Perdre quelques rivets est sans conséquence pour l'avion, mais au-delà d'un certain nombre de rivets manquants, les autres sautent et l'avion explose en vol.
- 82 Si l'on reprend l'exemple de la pollinisation, on peut perdre un certain pourcentage d'espèces pollinisatrices sans que le service n'en pâtisse trop, jusqu'à un point de bascule, où subitement on perd le rivet qui fait s'effondrer la structure dans son ensemble. On ne peut alors plus revenir en arrière, les espèces ont disparu.
- 83 Avec cette vision que nous enseignent les sciences de l'évolution et de l'écologie, on se rend compte que l'on ne peut pas choisir de conserver seulement les quelques espèces qui nous sont utiles directement. Elles ne peuvent pas se maintenir sans la présence d'autres espèces, sans leurs habitats, sans diversité génétique, et il est difficile de

prévoir les conséquences en chaîne de la disparition d'une espèce, ou de savoir quelles espèces nous seront utiles demain.

- 84 Cette vision obtenue par les sciences de l'évolution et de l'écologie de la biodiversité comme un équilibre dynamique signifie que l'on ne peut pas conserver la biodiversité dans des collections de graines ni dans des parcs. Il faut conserver le processus dynamique qui génère de nouvelles formes quand certaines disparaissent, ce qui permet aux espèces de s'adapter aux changements. Un certain nombre de progrès scientifiques ont été réalisés depuis l'arche de Noé, on sait qu'il ne suffit pas d'un mâle et d'une femelle de chaque espèce animale pour recréer un écosystème fonctionnel : la diversité est le carburant de l'évolution et de l'adaptation, qui sont eux-mêmes indispensables à la persistance des populations.
- 85 Cette idée est bien illustrée par l'allégorie de la Reine rouge<sup>52</sup> dans le livre de Lewis Carroll, *De l'autre côté du miroir*<sup>53</sup>. La Reine rouge du jeu d'échecs court avec Alice, mais elles n'avancent pas. Alors Alice demande à la reine pourquoi et la reine répond que le paysage avance, donc qu'il faut courir pour rester à la même place. La vie et la biodiversité sont à l'image de la Reine rouge : elles ne peuvent se maintenir sans avoir les conditions nécessaires pour évoluer et s'adapter aux changements.
- 86 En conclusion, la biodiversité est constituée de formes de vie incroyablement diversifiées, résultant de millions d'années d'évolution par sélection naturelle, et persistant grâce à un équilibre dynamique. Cependant, la dynamique de cet équilibre est gravement menacée, avec des conséquences qui vont avoir un fort impact sur les écosystèmes et les sociétés humaines. Nous vivons donc une période où l'humanité a des moyens sans précédent, tout en faisant face à des défis également uniques dans son histoire. Afin de répondre à ces défis, cruciaux et urgents, les sciences, en particulier les sciences de l'écologie et l'évolution, sont essentielles pour comprendre tous ces processus et leurs conséquences.

## NOTES

1. Charles Darwin, *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, Londres, John Murray, 1859 ; *L'Origine des espèces au moyen de la sélection naturelle : ou la préservation des races favorisées dans la lutte pour la vie*, traduction d'Edmond Barbier, Paris, Flammarion, 2008.
2. William Paley, *Natural Theology or Evidences of the Existence and Attributes of the Deity*, Londres, R. Faulder et Philadelphie, John Morgan, 1802 ; traduction française : *Théologie naturelle, ou Preuves de l'existence et des attributs de la divinité, tirées des apparences de la nature*, Genève, J.J. Paschoud et G.J. Manget, 1813, p. 10.
3. François Jacob, *Le Jeu des possibles. Essai sur la diversité du vivant*, Paris, Fayard, 1981, p. 70.
4. Voltaire, *Candide ou l'optimisme*, Genève, Gabriel Cramer, 1759.
5. Pierre-Henri Gouyon et Tatiana Giraud, « Tout est-il vraiment pour le mieux dans le meilleur des mondes sexués ? », in Pierre-Henri Gouyon et Tatiana Giraud (dir.), *Aux origines de la sexualité*, Paris, Fayard, 2009.

6. George Christopher Williams, *Sex and Evolution*, Princeton, Princeton University Press, 1975 et John Maynard-Smith, *The Evolution of Sex*, Cambridge, Cambridge University Press, 1978.
7. Tatiana Giraud et Laurent Penet, « Le sexe, un outil de lutte séculaire contre nos parasites », in Tatiana Giraud et Pierre-Henri Gouyon (dir.), *Aux origines de la sexualité*, op. cit.
8. Damien M. de Vienne, Tatiana Giraud et Pierre-Henri Gouyon, « Lineage selection and the maintenance of sex », *PLoS One*, vol. 8, n° 6, 2013, p. e66906, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066906>. Voir aussi : Pierre-Henri Gouyon et Tatiana Giraud, « Tout est-il vraiment pour le mieux dans le meilleur des mondes sexués ? », in Tatiana Giraud et Pierre-Henri Gouyon (dir.), *Aux origines de la sexualité*, op. cit.
9. Charles Darwin, *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, op. cit., chap. 7, p. 236.
10. Vero Copner Wynne-Edwards, *Evolution through Group Selection*, Oxford, Blackwell Scientific, 1986.
11. William D. Hamilton, « The evolution of altruistic behavior », *The American Naturalist*, vol. 97, n° 896, 1963, p. 354-356.
12. *Ibid.*
13. Manuela López-Villavicencio, Odile Jonot, Amélie Coantic, Michael E. Hood, Jérôme Enjalbert et Tatiana Giraud, « Multiple infections by the anther smut pathogen are frequent and involve related strains », *PLoS Pathogens*, vol. 3, n° 11, 2007, p. 1710-1715, <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.0030176>.
14. Britt Koskella, Tatiana Giraud et Michael E. Hood, « Pathogen relatedness affects the prevalence of within-host competition », *American Naturalist*, vol. 168, n° 1, 2006, p. 121-126, <https://doi.org/10.1086/505770>. Taiadjana M. Fortuna, Alice Namias, Alodie Snirc, Antoine Branca, Michael E. Hood, Christian Raquin, Jacqui A. Shykoff et Tatiana Giraud, « Multiple infections, relatedness and virulence in the anther-smut fungus castrating *Saponaria* plants », *Molecular Ecology*, vol. 27, n° 23, 2018, p. 4947-4959, <https://doi.org/10.1111/mec.14911>.
15. Tatiana Giraud, Jes S. Pedersen et Laurent Keller, « Evolution of supercolonies: The Argentine ants of southern Europe », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 99, n° 9, 2002, p. 6075-6079, <https://doi.org/10.1073/pnas.092694199>.
16. Jes S. Pedersen, Michael J.B. Krieger, Valérie Vogel, Tatiana Giraud and Laurent Keller, « Native supercolonies of unrelated individuals in the invasive Argentine ant », *Evolution. International Journal of Organic Evolution*, vol. 60, n° 4, 2006, p. 782-791, <https://doi.org/10.1554/05-365.1>.
17. Tatiana Giraud, Jes S. Pedersen et Laurent Keller, « Evolution of supercolonies: The Argentine ants of southern Europe », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, art. cité.
18. Jerry A. Coyne, Henry A. Coyne et H. Allen Orr (dir.), *Speciation*, Oxford, Oxford University Press, 2004. Virginie Ravigné, « La spéciation », in Frédéric Thomas, Thierry Lefèvre et Michel Raymond (dir.), *Biologie évolutive*, Louvain-la-Neuve, De Boeck, 2010, p. 165-210.
19. Jerry A. Coyne et H. Allen Orr, « Patterns of speciation in *Drosophila* », *Evolution. International Journal of Organic Evolution*, vol. 43, n° 2, 1989, p. 362-381, <https://doi.org/10.2307/2409213>.
20. *Ibid.*
21. Mickaël Le Gac et Tatiana Giraud, « Existence of a pattern of reproductive character displacement in *Homobasidiomycota* but not in *Ascomycota* », art. cité.
22. *Ibid.*
23. Mickaël Le Gac et Tatiana Giraud, « Existence of a pattern of reproductive character displacement in *Homobasidiomycota* but not in *Ascomycota* », *Journal of Evolutionary Biology*, vol. 21, n° 3, 2008, p. 761-772, <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01511.x>.
24. *Ibid.*
25. Tatiana Giraud, Pierre Gladieux et Sergey Gavrillets, « Linking the emergence of fungal plant diseases with ecological speciation », *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 25, n° 7, 2010, p. 387-395, <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.03.006>. Tatiana Giraud, Lorys M. Villaréal, Frédéric Austerlitz,

Michaël Le Gac et Claire Lavigne, « Importance of the life cycle in sympatric host race formation and speciation of pathogens », *Phytopathology*, vol. 96, n° 3, 2006, p. 280-287, <https://doi.org/10.1094/PHYTO-96-0280>.

26. Tatiana Giraud, Pierre Gladieux et Sergey Gavrillets, « Linking the emergence of fungal plant diseases with ecological speciation », art. cité.

27. Charles Darwin, *L'Origine des espèces au moyen de la sélection naturelle : ou la préservation des races favorisées dans la lutte pour la vie*, op. cit., p. 172-173.

28. *Ibid.*

29. *Le rapport de l'évaluation mondiale de la biodiversité et des services écosystémiques*, IPBES, 2019, [https://ipbes.net/sites/default/files/2020-02/ipbes\\_global\\_assessment\\_report\\_summary\\_for\\_policymakers\\_fr.pdf](https://ipbes.net/sites/default/files/2020-02/ipbes_global_assessment_report_summary_for_policymakers_fr.pdf).

30. Jedediah F. Brodie, Sara Williams et Brittany Garner, « The decline of mammal functional and evolutionary diversity worldwide », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 118, n° 3, 2021, e1921849118, <https://doi.org/10.1073/pnas.1921849118>.

31. *Le rapport de l'évaluation mondiale de la biodiversité et des services écosystémiques*, IPBES, op. cit.

32. Matt C. Fisher, Trenton W. Garner et Susan F. Walker, « Global emergence of *Batrachochytrium dendrobatidis* and amphibian chytridiomycosis in space, time, and host », *Annual Review of Microbiology*, vol. 63, 2009, p. 291-310, <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.091208.073435>.

33. Pierre Gladieux, Alice Feurtey, Michael E. Hood, Alodie Snirc, Joanne Clavel, Cyril Dutech, Mélanie Roy et Tatiana Giraud, « The population biology of fungal invasions », *Molecular Ecology*, vol. 24, n° 9, 2015, p. 1969-1986, <https://doi.org/10.1111/mec.13028>.

34. Michaël C. Fontaine, Frédéric Labbé, Yann Dussert, Laurent Delière, Sylvie Richart-Cervera, Tatiana Giraud et François Delmotte, « Europe as a bridgehead in the worldwide invasion history of grapevine downy mildew, *Plasmopara viticola* », *Current Biology*, vol. 31, n° 10, 2021, p. 2155-2166.e2154, <https://doi.org/10.1101/2020.09.22.307678>.

35. Pierre Gladieux, Alice Feurtey, Michael E. Hood, Alodie Snirc, Joanne Clavel, Cyril Dutech, Mélanie Roy et Tatiana Giraud, « The population biology of fungal invasions », art. cité. Voir aussi : Michael C. Fontaine, Pierre Gladieux, Michael E. Hood et Tatiana Giraud, « History of the invasion of the anther smut pathogen on *Silene latifolia* in North America », *The New Phytologist*, vol. 198, n° 3, 2013, p. 946-956, <https://doi.org/10.1111/nph.12177>.

36. Pierre Gladieux, Alice Feurtey, Michael E. Hood, Alodie Snirc, Joanne Clavel, Cyril Dutech, Mélanie Roy et Tatiana Giraud, « The population biology of fungal invasions », art. cité.

37. *Le rapport de l'évaluation mondiale de la biodiversité et des services écosystémiques*, IPBES, 2019, op. cit.

38. Christophe Lemaire, Marie De Gracia, Thibault Leroy, Monika Michalecka, Hanne Lindhard-Pedersen, Fabien Guerin, Pierre Gladieux et Bruno Le Cam, « Emergence of new virulent populations of apple scab from nonagricultural disease reservoirs », *New Phytologist*, vol. 209, n° 3, 2016, p. 1220-1229, <https://doi.org/10.1111/nph.13658>.

39. Alice Feurtey, Ellen Guitton, Marie De Gracia Coquerel, Ludovic Duvaux, Jason Shiller, Marie-Noëlle Bellanger, Pascale Expert, Mélanie Sannier, Valérie Caffier, Tatiana Giraud, Bruno Le Cam et Christophe Lemaire, « Threat to Asian wild apple trees posed by gene flow from domesticated apple trees and their “pestified” pathogens », *Molecular Ecology*, vol. 29, n° 24, 2020, p. 4925-4941, <https://doi.org/10.1111/mec.15677>.

40. *Ibid.* Voir aussi : Amandine Cornille, Tatiana Giraud, Marinus J. Smulders, Isabelle Roldán-Ruiz et Pierre Gladieux, « The domestication and evolutionary ecology of apples », *Trends in Genetics*, vol. 30, n° 2, 2014, p. 57-65, <https://doi.org/10.1016/j.tig.2013.10.002>.

41. Alice Feurtey, Amandine Cornille, Jacqui A. Shykoff, Alodie Snirc et Tatiana Giraud, « Crop-to-wild gene flow and its fitness consequences for a wild fruit tree: Towards a comprehensive conservation strategy of the wild apple in Europe », *Evolutionary Applications*, vol. 10, n° 2, 2017, p. 180-188, <https://doi.org/10.1111/eva.12441>.

42. Alice Feurtey, Ellen Guitton, Marie De Gracia Coquerel, Ludovic Duvaux, Jason Shiller, Marie-Noëlle Bellanger, Pascale Expert, Mélanie Sannier, Valérie Caffier, Tatiana Giraud, Bruno Le Cam et Christophe Lemaire, « Threat to Asian wild apple trees posed by gene flow from domesticated apple trees and their “pestified” pathogens », art. cité.
43. Nikolai Vavilov, *Origin and Geography of Cultivated Plants* [1882], Cambridge, Cambridge University Press, 2009.
44. Jeanne Ropars, Ricardo C. Rodríguez de la Vega, Manuela López-Villavicencio, Jérôme Gouzy, Erika Sallet, Émilie Dumas, Sandrine Lacoste, Robert Debuchy, Joëlle Dupont, Antoine Branca et Tatiana Giraud, « Adaptive horizontal gene transfers between multiple cheese-associated fungi », *Current Biology*, vol. 25, n° 19, 2015, p. 2562-2569, <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.08.025>.
45. Jeanne Ropars, Thibault Caron, Ying-Chu Lo, Bastien Bennetot et Tatiana Giraud, « The domestication of *Penicillium* cheese fungi », *Comptes rendus. Biologies*, vol. 343, n° 2, 2020, p. 155-176, <https://doi.org/10.5802/crbio.15>.
46. *Ibid.*
47. *Ibid.* Jeanne Ropars, Estelle Didiot, Ricardo C. Rodríguez de la Vega, Bastien Bennetot, Monika Coton, Elisabeth Poirier, Emmanuel Coton, Alodie Snirc, Stéphanie Le Prieur et Tatiana Giraud, « Domestication of the emblematic white cheese-making fungus *Penicillium camemberti* and its diversification into two varieties », *Current Biology*, vol. 30, 2020, p. 4441-4453.e4444, <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.08.082>.
48. Émilie Dumas, Alice Feurtey, Ricardo C. Rodríguez de la Vega, Stéphanie Le Prieur, Alodie Snirc, Monika Coton, Anne Thierry, Emmanuel Coton, Mélanie Le Piver, Daniel Roueyre, Jeanne Ropars, Antoine Branca et Tatiana Giraud, « Independent domestication events in the blue-cheese fungus *Penicillium roqueforti* », *Molecular Ecology*, vol. 29, 2020, p. 2639-2660, <https://doi.org/10.1111/mec.15359>. Jeanne Ropars, Thibault Caron, Ying-Chu Lo, Bastien Bennetot et Tatiana Giraud, « The domestication of *Penicillium* cheese fungi », art. cité.
49. Jeanne Ropars, Ricardo C. Rodríguez de la Vega, Manuela López-Villavicencio, Jérôme Gouzy, Erika Sallet, Émilie Dumas, Sandrine Lacoste, Robert Debuchy, Joëlle Dupont, Antoine Branca et Tatiana Giraud, « Adaptive horizontal gene transfers between multiple cheese-associated fungi », art. cité.
50. Jeanne Ropars, Ying-Chu Lo, Émilie Dumas, Alodie Snirc, Dominik Begerow, Tania Rollnik, Sandrine Lacoste, Joëlle Dupont, Tatiana Giraud et Manuela López-Villavicencio, « Fertility depression among cheese-making *Penicillium roqueforti* strains suggests degeneration during domestication », *Evolution. International Journal of Organic Evolution*, vol. 70, n° 9, 2016, p. 2099-2109, <https://doi.org/10.1111/evo.13015>.
51. *Le rapport de l'évaluation mondiale de la biodiversité et des services écosystémiques*, IPBES, *op. cit.*
52. Leigh Van Valen, « A new evolutionary law », *Evolutionary Theory*, vol. 1, 1973, p. 1-30, <https://www.mn.uio.no/cees/english/services/van-valen/evolutionary-theory/volume-1/vol-1-no-1-pages-1-30-l-van-valen-a-new-evolutionary-law.pdf> et in Felisa A. Smith, John L. Gittleman et James H. Brown (dir.), *Foundations of Macroecology. Classic Papers with Commentaries*, Chicago, University of Chicago Press, 2014.
53. Lewis Carroll, *Through the Looking-Glass, and What Alice Found There*, Londres, Macmillan & Co, 1871 ; édition française : *Alice au pays des merveilles, suivi de De l'autre côté du miroir*, trad. de Marie-Madeleine Fayet, Paris, Les Œuvres représentatives, 1930.

---

AUTEUR

**TATIANA GIRAUD**

Professeure invitée sur la chaire annuelle Biodiversité et écosystèmes (2021-2022)