

# L'ABC DE LA SPÉCIALISATION: APPARITION, BIODIVERSITÉ, CONSERVATION

Par Timothée Poisot

Peu de concepts d'écologie évolutive peuvent se vanter d'avoir attiré l'attention de tous les plus grands théoriciens de l'écologie évolutive, depuis Darwin, en passant par Hubbell, Mc Arthur, Levins, Grinnell et Elton. C'est le cas de la spécialisation écologique, une notion « *si vaste que tous les domaines de la biologie reposent sur elle* » ([1]). Qu'est-ce que la spécialisation, et pourquoi en parle-t-on depuis 1859 ?

L'ancienneté de la notion de spécialisation fait qu'elle a reçu de multiples définitions, pas nécessairement réconciliables. Pour simplifier, j'utiliserai ici la définition la plus courante, et en tout cas la plus générale en ce qu'elle est applicable à un grand nombre de systèmes : la spécialisation est un *processus* par lequel une espèce augmente sa performance dans une faible proportion des environnements qu'elle exploite ([2]). Pour comprendre à quel point cette notion est générale, ces environnements peuvent être des sources de carbone, des hôtes, des gammes de température, ou encore des aires biogéographiques.

On dira d'une espèce qui est nettement plus performante dans une faible proportion de ses environnements qu'elle est spécialiste, et d'une espèce qui a des performances similaires qu'elle est généraliste. L'état d'une espèce donnée est appelé sa *spécificité* (figure 1).

Pourquoi s'intéresser à un concept qui est en apparence aussi simple ? D'abord, parce que comprendre l'évolution de la spécialisation est un problème de recherche passionnant, s'appuyant sur l'intégration de disciplines diverses. Ensuite, parce que comprendre la spécialisation permet de lever le voile sur l'énigme qu'est le maintien de la biodiversité.

Et enfin, parce que comprendre la spécialisation est apparu depuis quelques années comme étant un enjeu de taille pour concevoir des stratégies de conservation. Synthétiser les connaissances actuelles sur la spécialisation demanderait un *corpus* de plusieurs centaines de références, aussi cet article s'appuie-t-il sur les synthèses les plus récentes.

## A COMME APPARITION: ÉVOLUER SOUS LA CONTRAINTE

La spécialisation d'une espèce est définie à partir de son état final, à savoir une meilleure performance dans un (ou une petite proportion, mais on considérera un seul environnement par souci de légèreté) de ses environnements. Or, en observant la variété des histoires écologiques et évolutives qui aboutissent à cette situation, on peut imaginer plusieurs types de spécialisation.

« ON DIRA D'UNE ESPÈCE QUI EST  
NETTEMENT PLUS PERFORMANTE  
DANS UNE FAIBLE PROPORTION  
DE SES ENVIRONNEMENTS  
QU'ELLE EST SPÉCIALISTE »

spécialisation qui intéresse le plus l'écologie évolutive est celle qui procède par adaptation ([2], [3]). Dans ce scénario, une espèce va augmenter sa performance

dans un des environnements, au détriment de la performance dans les autres. On a longtemps supposé que cette perte de performance dans certains environnements résultait de *trade-off* (compromis évolutifs entre la performance dans deux milieux), jusqu'à ce que James Fry [4] suggère dans les années 90 que d'autres mécanismes de génétique des populations puissent être en réalité bien plus importants que ce qu'on supposait avant (cette vision est aujourd'hui globalement admise). Une des choses importantes à comprendre pour expliquer pourquoi on peut perdre en performance dans un envi-

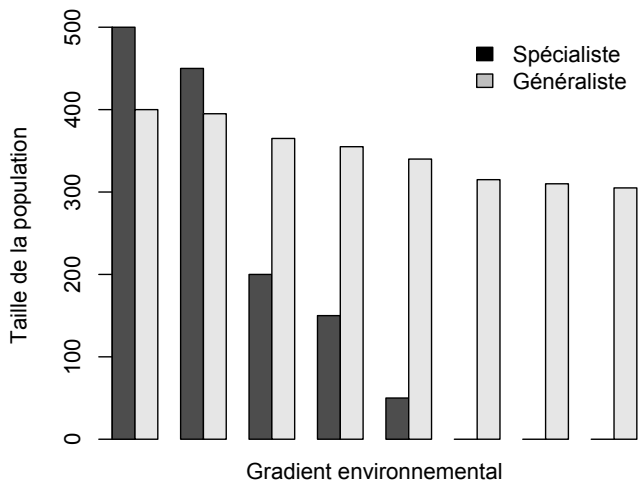


Figure 1: Deux scénarios typiques présentant une espèce spécialiste (qui est beaucoup plus abondante sur une des extrémités du gradient environnemental), et une espèce généraliste (qui est présente de manière similaire sur la continuité du gradient environnemental). Ce gradient environnemental peut être une composante physico-chimique de l'environnement, où être défini de manière discrète, par exemple les différents proies ou hôtes exploités par des ennemis.

ronnement en l'absence de l'existence d'un compromis est le « coût » d'une mutation. La valeur adaptative conférée par une mutation n'est pas la même dans un environnement donné. Par exemple, on peut accumuler des mutations dites « neutres » dans un environnement donné (par un mécanisme similaire à la dérive génétique), qui seront délétères dans un nouvel environnement (par exemple, que l'on rejoindra par migration). De cette manière, la performance *relative* dans notre environnement actuel augmente, et on assiste à une spécialisation.

En dehors des mécanismes issus de

« LE NIVEAU DE SPÉCIFICITÉ D'UN ORGANISME PEUT CHANGER SANS QUE CET ORGANISME NE CONNAISSE DE CHANGEMENT ÉVOLUTIF »

la génétique des populations, maintenant particulièrement bien décrits et intégrés à la synthèse sur ce qu'est l'évolution de la spécialisation (voir [3] pour une revue très exhaustive), la spécialisation peut survenir quand l'environnement change. Si on supprime un type de couvert végétal à un oiseau, la gamme des environnements dans laquelle sa performance est élevée se restreint et on va artificiellement détecter un signal de spécialisation (d'un point de vue strictement théorique, cette espèce est effectivement en train de se spécialiser). Dans le cas des interactions entre espèces (voir [3] pour une formalisation), une situation similaire peut avoir lieu. Imaginons le cas d'un système hôtes-parasites, dans lequel l'infection repose sur un système « clé-serrure ». Au début de l'observation, le parasite possède un allèle  $v$  lui permettant d'infecter

deux hôtes, qui ont les allèles  $R_1$  et  $R_2$ . Si un des hôtes obtient par mutation l'allèle  $r_1$ , soit une « serrure » que le gène « clé » du parasite ne peut pas ouvrir, le nombre d'environnements (hôtes) que le parasite est capable d'exploiter diminue. On assiste donc à une spécialisation, *sans changement évolutif dans l'organisme qui est devenu plus spécialiste*. Voilà une des sources de la complexité de l'évolution de la spécialisation: le niveau de spécificité d'un organisme peut changer sans que cet organisme ne connaisse de changement évolutif.

Mais pourquoi évoluer vers une spécificité plus impor-

tante? Parce que des contraintes existent. Les contraintes les plus intuitives sont celles qui émergent au cours du développement de l'organisme. D'origines biomécaniques, elles sont souvent impossibles à dépasser. Par exemple, on peut avoir des membres plus longs, mais les articulations souffrent plus. On peut avoir une dentition qui se spécialise dans l'écrasement des fruits à coques, mais qui devient inadaptée à la consommation de viande (ces mêmes contraintes existent dans les processus biochimiques et métaboliques). Un autre type de contraintes émerge de l'histoire évolutive de l'espèce étudiée. Une partie de la structure des organismes est expliquée par le fait que l'ancêtre devait avoir une structure adaptée aux environnements ancestraux. Chez les parasites de poissons méditerranéens du genre *Lamellodiscus*, la part de la spécialisation qui est expliquée

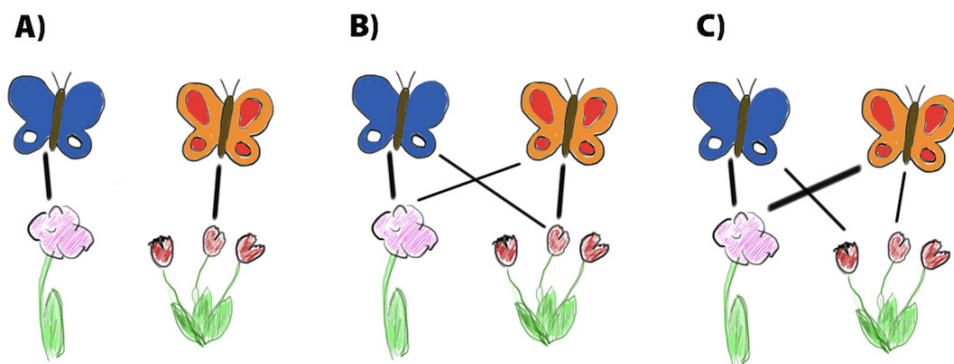


Figure 2:

La spécialisation permet de comprendre le maintien de la biodiversité dans les systèmes en interaction. Dans le cas **A**, les deux papillons sont également spécialisés, et exploitent des ressources différentes (il y a une compartimentalisation des niches). La biodiversité se maintient. Dans le cas **B**, les deux papillons sont également spécialisés, mais exploitent tous les deux les mêmes ressources. Leurs niches se recouvrent partiellement. Comme le premier papillon est meilleur sur la plante rose, et que le second est meilleur sur la plante rouge, la compétition est faible et la biodiversité se maintient. Dans le cas **C**, les deux papillons sont également spécialisés, mais sont meilleurs sur la même plante. La compétition est forte, et la biodiversité ne se maintient pas. En prenant aussi en compte la force des bénéfices conférés par l'exploitation de chaque plante dans ce type de système, on peut comprendre comment la diversité se maintient à la fois chez les plantes (niveau trophique basal) et les papillons (niveau trophique supérieur).

par l'histoire phylogénétique peut atteindre environ 30 %.

En conclusion, l'évolution de la spécialisation est un problème d'une grande complexité. Des synthèses récentes ([2], [3], [5]) ont permis de mettre en avant les mécanismes qui sont fortement impliqués (contraintes et évolution des contraintes, impact de l'environnement, liens entre gènes impliqués dans la performance et le choix de l'habitat,...), mais dans les situations les plus complexes, comme les associations entre plusieurs espèces, ces synthèses identifient des questions auxquelles les données disponibles aujourd'hui ne permettent pas encore de répondre.

## B COMME BIODIVERSITÉ: DES PATRONS AUX PROCESSUS

Dans la partie précédente, nous avons vu que les mécanismes amenant à la spécialisation, quoique nombreux et étant impliqués dans des interactions complexes, sont relativement bien identifiés. Une des questions qui se pose alors est de comprendre les conséquences de la spécialisation et, plus précisément, les conséquences d'avoir différents niveaux de spécialisation qui coexistent au sein d'une même communauté biologique. D'après la définition donnée plus haut, un organisme spécialiste est « meilleur » dans

l'exploitation d'un environnement donné. Cette définition ne prend pas en compte l'identité de l'environnement en question. Il est donc nécessaire, pour comprendre ce que la spécialisation implique, de considérer les communautés d'espèces dans leur ensemble.

Or, sous la notion de « communautés », on désigne en réalité un assemblage d'espèces partageant une aire géographique donnée à un temps donnée (plus ou moins). Un des axes d'étude possible pour comprendre ces communautés est de s'intéresser aux relations qu'entretiennent les différentes espèces. En établissant une division grossière, on peut comparer les patrons de spécialisation entre les communautés mutualistes (où les espèces s'entraident) et antagonistes (où les espèces s'exploitent). Les scientifiques ont collecté des données sur les interactions établies dans ces communautés depuis une trentaine d'années qui sont en accès libre. Dans un article récent ([2]), nous avons ainsi mis en évidence que le type d'interaction influe beaucoup sur la structure de la spécialisation. Il apparaît que les interactions mutualistes sont beaucoup plus spécialisées que les interactions antagonistes, mais qu'elles permettent moins de coexistence entre les spécialistes et les généralistes. La question de la coexistence entre spécialistes et généralistes est plus importante

qu'il n'y paraît. De nombreux auteurs ([1], [3]) ont mis en avant que cette coexistence est au cœur de l'émergence et du maintien de la diversité fonctionnelle, c'est-à-dire du fait que les espèces d'une communauté «font» des choses différentes. Étudier à une échelle globale le niveau de spécialisation et, surtout, les ressources sur lesquelles différents organismes se spécialisent, permet de prédire le maintien ou non de multiples espèces (figure 2). Si des résultats empiriques ou théoriques commencent à s'accumuler sur ce sujet, nous sommes encore loin d'une compréhension intégrative de ces patrons et mécanismes.

## C COMME CONCLUSION, ET CONSERVATION: SAUVER LES SPÉCIALISTES

Nous avons vu que la notion de spécialisation génère des questionnements scientifiques nombreux, qui sont transversaux à des domaines comme l'écologie des communautés, la génomique, la génétique des populations, ou encore la parasitologie. Si les mécanismes responsables de la spécialisation sont maintenant bien caractérisés, comprendre comment ils agissent dans différentes interactions et quelles en sont les conséquences reste un sujet de recherche ouvert et d'actualité, qui permettra à terme de mieux comprendre une partie des mécanismes à l'origine du maintien et de l'évolution de la biodiversité. En dehors de ces considérations très fondamentales, l'étude de la spécialisation a trouvé une seconde jeunesse dans le domaine de la biologie de la conservation. Quand on s'intéresse à leur répartition spatiale, les espèces spécialistes sont caractérisées par soit



### Timothée Poisot

Chercheur post-doctoral à la Chaire de recherche du Canada en Écologie des Écosystèmes Continentaux.

timothee.poisot@uqar.ca

«LES ESPÈCES SPÉCIALISTES SONT FRAGILES, ET LES EFFORTS DE CONSERVATION DOIVENT ÊTRE PARTICULIÈREMENT CONCENTRÉS SUR ELLES.»

une étroite répartition géographique, soit une répartition dans un type unique d'habitat (figure 1). Ces espèces adoptent une stratégie risquée en mettant tous leurs œufs dans le même panier – qu'advient-il si les habitats changent? L'impact des activités humaines résulte en un processus d'homogénéisation. Des analyses

des données collectées dans le cadre du programme STOC (Suivi Temporel des Oiseaux Communs), piloté par le Museum national d'histoire naturelle, ont mis en avant que cette homogénéisation des paysages s'accompagne d'une homogénéisation biotique, qui conduit à un déclin des espèces d'oiseaux spécialistes ([5]). L'homogénéisation biotique désigne le fait que les espèces d'une communauté se ressemblent de plus en plus, ce qui se produit notamment quand les généralistes remplacent les spécialistes.

À l'heure actuelle, il est donc important de pouvoir mesurer avec précision le niveau de spécialisation des espèces menacées et de connaître les ressources sur lesquelles elles se spécialisent pour estimer le risque auquel l'activité humaine les expose. Les espèces spécialistes sont fragiles, et les efforts de conservation doivent être particulièrement concentrés sur elles.

## RÉFÉRENCES

- [1] Futuyma DJ, Moreno G (1988) *The evolution of ecological specialization*. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 207-233.
- [2] Poisot T, Bever JD, Nemri A, Thrall PH, Hochberg ME (2011) *A Conceptual Framework for the Evolution of Ecological Specialization*. *Ecology Letters* 14: 841-851.
- [3] Ravnigné V, Dieckmann U, Olivieri I (2009) *Live where you thrive: Joint evolution of habitat choice and local adaptation facilitates specialization and promotes diversity*. *The American Naturalist* 174: 141-169.
- [4] Fry JD (1996) *The evolution of host specialization: are trade-offs overrated?* *The American Naturalist* 148: 84-107.
- [5] Devictor V, Julliard R, Clavel J, Jiguet F, Lee A, et al. (2008) *Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes*. *Global Ecology and Biogeography* 17: 252-261.