

Symbiose & mutualisme versus évolution : de la guerre à la paix ?

Marc-André SELOSSE

Résumé

Apparues très tard dans l'histoire des sciences, les notions de mutualisme (interaction interspécifique à bénéfices réciproques) et de symbiose (souvent définie, en français au moins, comme un mutualisme entre organismes étroitement associés physiquement) ont coexisté avec le darwinisme sans contact, voire avec des oppositions. Elles le doivent autant, comme le montrent des pensées de la fin du XIX^e et du début du XX^e siècle, à des irréductibilités de points de vue scientifiques qu'à des oppositions entre leurs prolongements philosophiques et sociétaux. Dans la première moitié du XX^e siècle, les apports successifs de la biochimie, puis de la cytologie et la biologie moléculaire, vont d'abord brimer, puis re-établir l'importance du mutualisme et de la symbiose dans l'évolution. Sur le plan théorique, l'explication dite de la « sélection de groupe » n'a pas convaincu, mais plusieurs mécanismes semblent pouvoir sélectionner l'entraide entre espèces (association à coût nul, transmission verticale, sanction des tricheurs). On entrevoit là un des nombreux cas où la biologie des organismes et des fonctions actuelle se réconcilie progressivement avec les sciences de l'évolution.

Mots-clés : coopération, compétition, endosymbiose, entraide, sanction, sélection de groupe, tricherie.

Abstract

Mutualism (reciprocally beneficial interspecific interaction) and symbiosis (often defined, in French, as the mutualistic living together of organisms in close physical association) arose very late in the history of sciences, and co-existed with Darwinism without contact, if not with some opposition. This results, as can be seen in many writings from the end of the 19th and beginning of the 20th century, not only from very different scientific points of view, but also from conflicting extensions in philosophy and politics.

During the first half of the 20th century, the successive achievements of biochemistry, and then cytology and molecular biology first invalidated, and then supported the importance of mutualism and symbiosis in evolution. At the theoretical level, explanations by 'group selection' were not convincing, while several mechanisms were found to allow selection of mutual aid between species (association with no costs to the partners, vertical transmission, and sanction of cheaters). This is one of the many fields where the biology of organisms and functions is steadily reconciled with evolutionary sciences.

Keywords : cheating, cooperation, competition, endosymbiosis, group selection, mutual aid, sanction.

Les peuples heureux, dit-on, n'ont pas d'histoire : il en va de même des interactions biologiques à bénéfices réciproques, du moins en histoire des sciences. Leur existence n'est découverte que très tardivement, à la fin du XIX^e siècle (Perru 2006) ; leur histoire est donc récente,

alors même que leur rôle dans la physiologie et l'adaptation des organismes est majeur : par exemple, bien des animaux ne digèrent pas sans les bactéries de leur tube digestif, la plupart des plantes ne peuvent exploiter le sol qu'à l'aide de champignons colonisant leurs racines, qu'elles nourrissent en retour... (Selosse 2000). Les organismes parasites, dont la présence est moins fréquente, ont pourtant été repérés plus tôt : les dysfonctionnements qu'ils entraînent sont plus remarquables que le fonctionnement « normal » des organismes. Cette surreprésentation du phénomène parasitaire persiste dans les mentalités : ainsi, le mot « microbe » est connoté négativement alors que la plupart des micro-organismes vivants de notre organisme nous sont favorables. Notre tube digestif est peuplé de bactéries protectrices qui contribuent à notre digestion ; nos cellules regorgent de bactéries, les mitochondries, qui produisent l'énergie nécessaire au fonctionnement cellulaire, à partir des molécules que la cellule-hôte leur procure. Sans doute ressent-on là un lointain avatar de l'avènement, au XIX^e siècle, de l'approche pasteurienne des microbes, dont les plus grandes réussites concernent des microbes pathogènes¹.

Nous allons nous intéresser au contexte dans lequel les interactions biologiques à bénéfices réciproques ont été découvertes, afin de comprendre pourquoi elles ont tardé à trouver un sens évolutif, et à être prises en compte dans notre vision de l'évolution du vivant. Une lenteur paradoxale, puisque, dès leur découverte à la fin du XIX^e siècle, elles sont considérées par leurs inventeurs comme un phénomène important dans l'évolution.

Aux origines des concepts de symbiose et de mutualisme

Revenons d'abord sur l'origine des concepts, pour préciser quelques définitions. Le terme mutualisme a été proposé à partir de l'observation des interrelations animales par Van Beneden (1875) parce que, à côté des parasites, « se trouvent des organismes qui se procurent l'un l'autre des services, il serait peu convenable de les appeler parasites ou commensaux. Nous trouvons plus juste de les appeler mutualistes ». Actuellement, on distingue la coopération, un terme large désignant des interactions à bénéfices réciproques entre individus d'espèce identique ou non, et le mutualisme, cas particulier limité aux relations interspécifiques à bénéfices réciproques (tableau I). Les partenaires peuvent interagir transitoirement,

1. Sur l'hostilité des pasteuriens à la notion de microbes bénéfiques, que nous ne détaillerons pas ici, voir Wakeford (2004), chapitre 6.

Tableau I. Place du mutualisme dans les grands types d'interactions entre deux organismes
(+ : effet favorable ; - : effet défavorable ; 0 : aucun effet)

Partenaire A	Partenaire B	Type d'interaction
+	+	mutualisme (interspécifique) ou coopération (cas général)
+	-	parasitisme (ou prédation, si mort immédiate)
+	0	commensalisme
0	-	amensalisme
0	0	neutralisme
-	-	compétition (ou antagonisme)

comme lors de la pollinisation ou de la dispersion des graines par les frugivores : l'animal se nourrit, tout en transportant le pollen ou les graines. Mais, dans de nombreux cas, les partenaires sont associés plus ou moins durablement au cours de leur vie : c'est le cas des bactéries de notre tube digestif, ou de nos mitochondries, en permanence dans notre corps. Cette association durable économise les coûts du rapprochement physique. Ici, on croise la notion de symbiose.

Le terme symbiose fut créé par Frank (1877), qui parlait de '*Zusammenleben*' (vivre ensemble, en allemand) et forgea le mot *Symbiotismus*; ce mot fut ensuite popularisé sous la forme *Symbiosis* par Anton de Bary (1879), qui, bizarrement, ne cite pas Frank : il n'est pas impossible que l'histoire du concept ait commencé par un larcin formel... Ces deux auteurs plongeaient notamment leur réflexion dans une discussion plus ancienne sur la nature des lichens. Grâce aux travaux de Schwendener (1868), puis de de Bary (1879), on admit progressivement, dans la deuxième moitié du XIX^e siècle, que ces structures, auparavant considérées comme des organismes à part entière, associent en fait un champignon et des algues. Pour de Bary (1879), l'analyse des lichens révèle un phénomène plus général : la symbiose, « la vie en commun d'organismes d'espèces de noms différents [= d'espèces différentes] ». Cette définition, conforme à l'étymologie (du grec *sun-*, avec, et *-bios*, vie) désigne une coexistence interspécifique durable, durant tout ou partie du cycle de vie des deux organismes, quels que soient les échanges entre ceux-ci. De Bary et Schwendener considéraient d'ailleurs que les algues étaient probablement parasitées par le champignon au sein des lichens ; de Bary écrit que « l'exemple le plus connu et le plus parfait de symbiose est le parasitisme complet, c'est-à-dire l'état dans lequel un animal ou une plante naît, vit et meurt sur ou dans un organisme appartenant à une autre espèce » (de Bary 1879). En ce sens, la symbiose est une coexistence, quel que soit l'effet sur les partenaires.

Bien que ce sens large demeure sous la plume de bien des auteurs, anglo-saxons en particulier, une dérive s'opère à la fin du XIX^e siècle. Des auteurs comme Geddes (1882) ou Brandt (1883) travaillent sur les algues symbiotiques associées aux animaux : les zooxanthelles, vivant dans les cnidaires, les chlorelles, vivant dans certaines anémones ou certains vers plats marins. Ils insistent sur la complémentarité métabolique et les relations de protection, donc sur le bénéfique réciproque de la symbiose. Émerge alors une seconde définition plus restreinte : la symbiose est une coexistence interspécifique durable et mutualiste. Cette définition étroite est notamment promue par Laloy (1906), quoique d'autres auteurs continuent d'y placer les parasites qui ne détruisent pas leur hôte, ou de placer la symbiose aux confins du parasitisme, comme Noël Bernard (découvreur de la germination symbiotique des orchidées, aidée par un champignon) : selon lui, la symbiose « est un état de maladie grave et prolongée, intermédiaire entre [...] une maladie rapidement mortelle et [...] une immunité complète » (Bernard 1905). Toutes les définitions sont bonnes, bien sûr, tant qu'elles sont précisées, et même si cette plurivocité peut heurter, elle vaut en anglais aussi depuis le début du XX^e siècle (Wilkinson 2001). La seconde définition est actuellement souvent utilisée en français (par exemple, Selosse 2000 ; mais voir Lefèvre *et al.* 2010) ; elle est retenue ici, pour rester dans le cadre du mutualisme, comme illustré sur la figure 1.

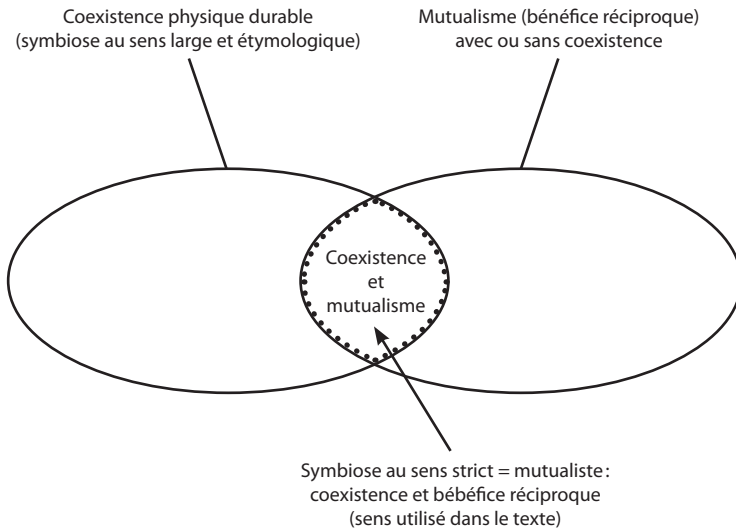


Figure 1 : Quelques définitions sur les relations interspécifiques

Relation entre les deux définitions de la symbiose et le mutualisme

Sociétalement, et peut-être scientifiquement, symbiose et mutualisme se sont initialement opposés à l'évolutionnisme...

Le contexte historique, sociétal et scientifique, dans lequel émergent les notions de mutualisme et de symbiose est important. Dans le développement de la science pasteurienne, les esprits sont disposés à trouver des microbes partout – et de fait, maintes symbioses microbiennes seront identifiées dès la fin du XIX^e siècle, notamment dans les cellules des Eucaryotes² (dont les chlorelles et les xanthelles mentionnées ci-dessus). Les mitochondries, découvertes par Altmann en 1890, qui leur donne le nom de bioplastes, « résidents permanents » des cellules (Altmann 1890), seront vite considérées comme des microorganismes : Portier (qui faillit recevoir le prix Nobel pour sa découverte du choc anaphylactique) écrit en 1918 que « Tous les êtres vivants, tous les animaux [...], toutes les plantes [...] sont constitués par l'association, l'emboîtement de deux êtres différents. Chaque cellule vivante renferme [...] des formations que les cytologistes désignent sous le nom de "mitochondries". Ces organites ne seraient pour moi autre chose que des bactéries symbiotiques, ce que je nomme des symbiotes. » L'hypothèse d'une origine microbienne des chloroplastes (les compartiments de la cellule effectuant la photosynthèse, voir plus bas) est formulée dès 1887 par Schimper (cf. Selosse 2001, Perru 2003). Par ailleurs, le concept de mutualisme biologique émerge à l'époque où les ouvriers se fédèrent en « mutualités » pour s'entre-protéger des aléas de l'existence. Originellement « mutuellisme », le terme mutualisme provient du latin *mutare*, « déplacer/muter », donc « prêter » ou « emprunter », et apparaît en 1828 pour désigner une société d'entraide des tisseurs de soie lyonnais³. Chez Proudhon qui emploie et conceptualise le mot, le mot « mutuellisme » vise surtout l'entraide, l'échange et la solidarité (« l'égalité des personnes est la première condition du nivellement des fortunes, laquelle ne résultera que de la mutualité » [Proudhon 1865]). Le mutualisme biologique est donc en partie l'avatar d'une pensée philosophique et politique qui croit à la solidarité et à l'altruisme, au risque d'anthropomorphisme et de finalisme quand elle est projetée en biologie. Espinas (1878) écrit ainsi que dans la coopération, les deux partenaires « sont intéressés à développer

2. Les Eucaryotes sont l'une des trois grandes lignées du vivant : leurs cellules sont très compartimentées par des membranes (les chromosomes sont par exemple dans un noyau), et des phénomènes d'endo- et d'exocytose autorisent un flux entre ces compartiments. Ceci leur permet en particulier d'internaliser des bactéries en symbiotes intracellulaires.

3. Données issues du *Trésor de la Langue Française*, <<http://www.atilf.fr/Les-ressources/Ressources-informatisees/TLFi-Tresor-de-la-Langue-Francaise/>>.

leur double action dans des voies correspondantes et vers un seul et même but », un principe intrinsèque qu'il nomme « concours » et qui paraît un peu finaliste et volontaire au biologiste moderne.

Ces connotations ont sans doute contribué à creuser la distance entre les évolutionnistes et les biologistes étudiant la symbiose et le mutualisme. La vision des seconds s'oppose explicitement au seul combat pour la survie, vision réductrice du darwinisme très vulgarisée au XIX^e siècle, qui débouche à l'extrême sur le darwinisme social. Les prolongements sociétaux de l'évolutionnisme et les prémisses sociétaux de l'étude des mutualismes sont donc très opposés à la fin du XIX^e siècle. Les scientifiques qui étudient la coopération pressentent que « le monde vivant n'est pas seulement un champ de bataille où chacun lutte contre tous les autres pour s'assurer des aliments et une place au soleil » (Laloy 1906). Le philosophe russe Kropotkine (1915) considère que le mutualisme et l'entraide comptent plus que la compétition dans l'évolution du monde animal et de nos sociétés⁴. Partant de l'analyse de l'origine symbiotique des chloroplastes, le botaniste russe Konstantin Mereschkowsky (1855-1921) consacre un travail (Mereschkowsky 1905 ; voir Martin & Kowallik 1999) à une théorie de la « symbiogenèse », selon laquelle la fusion de deux organismes en un seul est le moteur majeur de l'évolution. On a d'ailleurs souvent dit que l'origine russe de nombreux auteurs avait limité la diffusion de leurs idées (Sapp 1994). Il est vrai que les auteurs russes ont rejeté le darwinisme en faveur d'une vision plus coopérative de l'évolution : Tode (2009) attribue cela à un pays largement boréal, peu peuplé et à la biodiversité limitée, qui ne suggère pas une forte compétition (moins que les pays tropicaux et les villes occidentales connues de Wallace et Darwin), mais dont les conditions rudes entraînent la nécessité de coopérer entre hommes⁵. Pourtant, certains auteurs anglophones étaient de la partie (Cavalier-Smith 1993) : Wallin (1927) de l'Université du Colorado, par exemple, introduit le terme « *symbiointicism* » pour désigner « le principe cardinal de l'origine des espèces ».

Inversement, le darwinisme propose un mécanisme où les organismes ne survivent qu'à travers leurs descendants, et où la maximisation du nombre de descendants (ce qu'on appelle la *fitness* ou valeur

4. La publication en russe remonte à 1902. Le rejet du darwinisme par Kropotkine, quant à lui, remonte aux années 1860, bien avant qu'il ait développé ses théories anarchistes (Todes 2009).

5. Ainsi, pour des raisons un peu différentes, divers penseurs russes et francophones convergent-ils au début du XX^e siècle dans le rejet de la pensée darwinienne et, sinon de l'évolution elle-même, du moins du rôle qu'y prend la compétition. Ces tendances entretiennent des liens complexes, hors du domaine purement scientifique, avec les courants de pensée de gauche d'alors.

sélective en biologie évolutive) est la base du succès évolutif⁶. Or, dans un mutualisme, les services mutuels que se rendent des organismes ont généralement un coût biologique : par exemple, du sucre pour une algue qui nourrit le champignon dans un lichen, ou une partie des sels minéraux que le champignon nourrissant les racines d'une plante collecte dans le sol. Dès lors, il existe toujours une possibilité d'améliorer sa propre valeur sélective au détriment de celle du partenaire. En effet, chaque organisme dispose d'un budget énergétique limité, sur lequel il réalise ses fonctions végétatives (dont l'entretien des partenaires) et sa reproduction : augmenter une allocation de ressource implique d'en réduire une autre, ou augmenter ses ressources. On peut, à tout moment de l'évolution, assister à l'apparition de variants qui économisent sur l'allocation au partenaire, ou bien l'exploitent plus, et augmentent ainsi leur allocation à la reproduction : leur meilleure valeur sélective assure leur succès, même si, à la limite, ils basculent dans le parasitisme. De fait, Darwin, dans *L'Origine des Espèces* (1859) exclut l'entraide pure : « la sélection naturelle ne peut produire aucune modification dans une quelconque espèce qui serve exclusivement au bénéfice d'une autre espèce ». On comprend pourquoi : ce trait aide l'autre espèce à se reproduire, mais il n'est pas reproduit en même temps ; de plus, s'il coûte à l'organisme qui le porte, il nuit même à la reproduction de celui-ci par rapport à un autre qui ne le porte pas. Le mutualisme n'est pas intrinsèquement sélectionné. Darwin, plus loin, poursuit en indiquant que l'observation d'un tel trait rejetterait par l'absurde sa théorie : « s'il était prouvé qu'une quelconque partie d'une structure d'une espèce a été formée pour le bien exclusif [souligné par moi] d'une autre espèce, cela annihilerait ma théorie, car cela ne pourrait résulter de sélection naturelle », comme nous venons de le voir.

Est-ce la crainte d'une contre-preuve qui poussa les évolutionnistes à aborder si peu les modèles mutualistes et symbiotiques ? Oui, selon certains chercheurs sur la symbiose, qui déplorent que les darwinistes d'alors ne discutent guère du mutualisme ou de la symbiose. Sapp (1994) écrit que la symbiose apparaît comme une « note de bas de page un peu discordante » dans les sciences de l'évolution des deux premiers tiers du XX^e siècle. La symbiose et le mutualisme ont parfois été présentés comme mettant en échec le darwinisme (Sapp 1994), et Margulis (1970) juge que le travail de Darwin est « anthropomorphique et d'un intérêt limité » au regard des enseignements tirés de l'étude de la symbiose. Jusqu'au Japon, où un anthropologue et primatologue influent,

6. Voir l'article d'Alex Clamens, p. 17.

Kinji Imanashi (1902-1992), a soutenu une théorie évolutionniste basée non sur la compétition, mais sur l'entraide, au moins au niveau intraspécifique – en marquant nettement son opposition aux idées darwinistes (Thuillier 1986). Il est vrai que l'évitement par la littérature évolutionniste des travaux sur la symbiogenèse et de divers autres auteurs du début du XX^e siècle a de quoi agacer, mais cet agacement des tenants de la symbiose est parfois excessivement marqué (Cavalier-Smith 1993)...

De l'opposition à la conciliation : les apports successifs du réductionnisme au XX^e siècle

La controverse porte non pas sur l'existence de l'évolution, bien au contraire, mais sur le mécanisme dominant, et sur le rôle pivot de la compétition, largement inspiré à Darwin par sa lecture de Malthus. De ce point de vue, les discours sont irréductibles entre eux. Les auteurs étudiant les modèles mutualistes et symbiotiques posent un constat (de coexistence réciproquement favorable), mais leur explication tient du postulat d'une propriété du vivant – qu'on l'appelle « concours » ou entraide – dont le fonctionnement n'est pas prédit, comme on l'a vu, par les mécanismes de l'évolution. Or, le cœur de la théorie de l'évolution est de proposer un mécanisme unificateur général et testable.

Un autre fait a pu brimer la diffusion des travaux sur les modèles mutualistes et symbiotiques : durant la première moitié du XX^e siècle, la plus criante contribution de la symbiose à l'évolution, l'origine bactérienne des organites des cellules eucaryotes actuelles, les mitochondries et les chloroplastes, passe de mauvaises heures. Premièrement, la prédiction qu'on peut les mettre en culture est difficile à vérifier et quand elle paraît l'être, c'est encore un discrédit : Portier (1918) ou Wallin (1927) « cultivent », par exemple, des mitochondries de divers organismes, mais il s'agit en fait de contaminants. Vivant depuis des millions d'années au fond de cellules, mitochondries et chloroplastes ont perdu la capacité à vivre libres. On ne peut donc pas vérifier le postulat de Koch (isolement du microbe, ré-injection pour restituer la structure ou le symptôme observé, puis ré-isolement du microbe). Un peu à l'image de la dérive des continents d'Alfred Wegener, l'idée est une intuition que la science d'alors ne parvient pas à manipuler ou à tester. Deuxièmement, l'émergence de la théorie chromosomique de l'hérédité mineure, au début du XX^e siècle, l'importance des endosymbioses chloroplastique et mitochondriale au profit du noyau : en 1920, le généticien Morgan énonce que « le cytoplasme peut être ignoré génétiquement ». Troisièmement,

les travaux qui, entre les années 1920 et 1940, étudient le fonctionnement des organites, comme l'élucidation du cycle de Krebs dans les mitochondries et du cycle de Calvin dans les plastes⁷, montrent l'intrication du fonctionnement des organites et du métabolisme cellulaire. Cette unité fonctionnelle, qu'on sait maintenant résulter d'une évolution secondaire, contribua alors à masquer l'origine bactérienne : on connaissait encore trop peu les bactéries pour savoir que les cycles de Krebs et Calvin sont des métabolismes bactériens ! Un auteur résume bien le climat ambiant : dans la troisième édition de son manuel sur la cellule, un grand classique américain édité en 1896, puis réédité en 1900 et 1925, Wilson (1925) écrit que « pour beaucoup [...], de telles spéculations peuvent paraître trop fantaisistes pour être abordées dans une société respectable ; toutefois il n'est pas impossible qu'elles soient un jour considérées plus sérieusement ».

Lynn Margulis (1970) ressuscite le concept bien plus tard, en s'appuyant sur des travaux effectués après les années 1950, qui utilisent de nouveaux outils : la microscopie électronique, qui détecte des traits bactériens dans les mitochondries et les chloroplastes, la découverte d'ADN et d'un génome de type bactérien dans ces organites, et la biologie moléculaire qui autorise des reconstitutions phylogénétiques grâce aux comparaisons de séquences de protéines ou d'ADN. Les phylogénies moléculaires des génomes de ces organites démontrent des affinités précises avec des bactéries libres (cyanobactéries pour les plastes ; alpha-protéobactéries comme *Agrobacterium* pour les mitochondries), des parentés que la morphologie, trop modifiée, ne laisse plus entrevoir. On saisit au passage l'impact fort des méthodes sur notre vision du monde : la théorie de l'origine bactérienne et symbiotique de certains compartiments de la cellule est suggérée par une analyse de la cellule au microscope photonique ; elle n'est validée ni par la mise en culture, ni par l'approche biochimique fonctionnelle ; mais l'invention de la microscopie électronique et de la biologie moléculaire fournit des preuves convaincantes⁸.

7. Ces deux cycles sont au cœur du métabolisme carboné de ces organites : à partir de substrats organiques importés de la cellule hôte, le cycle de Krebs mitochondrial produit de l'ATP dont une partie retourne à la cellule hôte ; le cycle de Calvin produit des sucres dont une partie est cédée à la cellule hôte. On découvrira par la suite que ces deux cycles existent aussi chez des bactéries libres, qui les réalisent de façon autonome, sans aucun partenaire. Aujourd'hui encore, ces deux cycles sont souvent enseignés comme des métabolismes d'eucaryotes... lointain avatar de l'époque où l'on méconnaissait leur nature profondément bactérienne.

8. Le lecteur est invité à s'interroger sur le fait que nombre de nos convictions actuelles seront un jour caduques... La science ne peut donc se définir comme une somme de données ou de résultats, mais seulement comme une méthode de travail.

La renaissance de la symbiose et du mutualisme en évolution : vers une pensée conceptuelle à la fin du XX^e siècle

Après un étonnant fleurissement dès la fin du XIX^e siècle, où la majorité des grandes symbioses sont d'emblée décrites (Perru 2003, 2006), l'étude des symbioses et du mutualisme a donc stagné, à quelques exceptions près. Il est frappant de constater le peu de différences séparant le traitement de la symbiose dans les deux éditions du manuel *Le parasitisme et la symbiose* de M. Caullery, séparées de 30 ans (1922, 1950) – globalement, cet auteur a d'ailleurs laissé peu de place à la symbiose face au parasitisme. Vers la fin du XX^e siècle, le constat répété de l'importance des phénomènes symbiotiques et mutualistes va pousser les évolutionnistes à développer une pensée théorique autour de ce qui apparaît comme un motif majeur de l'évolution du vivant (par exemple, Maynard-Smith 1989, Margulis & Fester 1991). Les approches évolutives vont contribuer à renverser la tendance au désintérêt pour les modèles symbiotiques. Ainsi, passant de la guerre (ou de l'ignorance) à la paix, ces deux disciplines vont travailler à résoudre le paradoxe de la coopération interspécifique résumé plus haut par une citation de Darwin : comment une espèce peut-elle travailler au bénéfice d'une autre⁹ ?

Une réponse qui a longtemps prévalu (voir par exemple Espinas 1878) est qu'un groupe d'organismes qui coopèrent fonctionnera mieux, à terme, qu'un groupe qui ne coopère pas. Une population où toutes les plantes nourrissent leurs champignons racinaires en toutes circonstances, même lorsqu'ils ne sont pas nécessaires car le sol est riche, ne manquera jamais de partenaires, même en cas de carence dans le sol ; des fleurs qui nourrissent leurs pollinisateurs ne manqueront jamais de partenaires pour disperser leur pollen. Ces arguments rappellent ceux de Darwin (1871), à propos de la coopération intraspécifique animale : l'envie de coopération « quelle que soit son origine, aura été amplifiée par sélection naturelle, parce que les groupes qui comportent le plus grand nombre d'individus en sympathie se développeront mieux et produiront le plus grand nombre de descendants ». De tels arguments constituent la « sélection de groupe », mise en avant par le zoologiste Wynne-Edwards (1962) ; il envisage que cela suffise à sélectionner une tendance à coopérer avec les autres organismes, même sans bénéfice immédiat.

Or, le problème n'est pas de savoir si à terme, un groupe qui coopère réussit mieux – ce qu'on peut aisément croire. Il est de savoir comment,

9. Pour un argumentaire détaillé sur cette question, le lecteur est renvoyé à Lefèvre *et al.* (2010 § 3.1.3).

au moment où les groupes qui ne coopèrent plus commencent à défaillir par manque de mutualistes, il reste au moins un groupe où au moins quelques organismes coopèrent. Et comment, dans ce groupe-là, la situation ne tournera pas à l'avantage numérique des moins coopératifs, qui ont une meilleure valeur sélective... De plus, la sélection du groupe n'explique pas comment apparaissent des groupes entièrement constitués d'éléments coopératifs... La sélection de groupe a souvent été rejetée pour cela (Dawkins 1976)¹⁰. Si les organismes non-coopératifs tendent à envahir à court terme, car ils ont une meilleure valeur sélective, le risque existe de n'avoir plus aucun groupe coopératif à moyen terme. Chaque fois que l'avantage à coopérer n'est pas beaucoup plus grand que l'avantage à ne pas coopérer, la coopération n'est pas une stratégie évolutivement stable¹¹. Tous les mutualismes devraient donc s'écrouler, selon ce raisonnement... Or, l'observation montre que nous sommes entourés de mutualismes durables. Ceci prouve par l'absurde que ce raisonnement ne rend pas complètement compte du réel.

On connaît maintenant plusieurs mécanismes qui sélectionnent l'entraide (Sachs *et al.* 2004 ; Lefèvre *et al.* 2010) : leur importance respective reste toutefois en débat (Sachs *et al.* 2011). Tout d'abord, il est des cas où l'un des partenaires cède à l'autre un de ses déchets (donc sans aucun coût), voire a intérêt à ce que l'autre utilise ce service. Ainsi, les bactéries méthanogènes vivent en symbiose avec des bactéries fermentaires produisant du H₂ qui, combiné au CO₂, assure le métabolisme énergétique des méthanogènes, avec le méthane comme sous-produit. Or, ce H₂ est un déchet des bactéries fermentaires qui, s'il s'accumulait, rendrait leur fermentation moins rentable énergétiquement : les bactéries fermentaires ont donc tout bénéfique, et aucun coût, à ce que les bactéries méthanogènes prélèvent leur alimentation. De même, l'action bénéfique des méthanogènes (consommer du H₂) n'a aucun coût, bien au contraire ! Un second mécanisme est la transmission verticale : imaginons qu'un symbiote, comme nos mitochondries, ne se transmette plus de lui-même (ce qu'il pourrait faire en changeant d'hôte, par exemple), mais soit seulement transmis à la génération suivante de son hôte actuel : dès lors, sa seule façon d'améliorer sa valeur sélective est d'améliorer celle de son hôte. Ce mode de transmission vertical – celui des mitochondries et des chloroplastes – annule donc tout conflit sélectif.

10. Voir en fin d'article toutefois.

11. Une stratégie évolutive est dite « stable » (ESS en abrégé) quand l'apparition d'un mutant quelconque quant à cette stratégie ne modifie pas la fréquence des individus présentant l'ESS dans la population.

Enfin, pour les mutualismes transmis horizontalement (la symbiose se remet en place à chaque génération, ou bien l'interaction est transitoire) et impliquant un réel coût pour l'un des partenaires au moins, il semble que la sanction et/ou le choix de partenaire soit le mécanisme le plus fréquent. Un organisme peut choisir les plus coopératifs des partenaires disponibles dans le milieu, voire interrompre l'interaction avec les moins coopératifs (on parle de « sanction »), qui se retrouvent donc moins aidés, donc contre-sélectionnés. Un tel mécanisme agit dans les associations des plantes avec certains organismes pollinisateurs (Selosse & Tully 2009), ou avec les microbes du sol. Chez les bactéries fixatrices d'azote et les légumineuses, comme le Soja ou la Luzerne, la plante cède des sucres à la bactérie, qui assimile l'azote atmosphérique dont elle cède une partie à l'hôte. En cas de colonisation de la plante par des bactéries fixant peu ou pas d'azote, la plante limite la diffusion de l'oxygène vers la bactérie, et l'asphyxie littéralement (Lefèvre *et al.* 2010). Pareillement, dans le cas d'associations entre champignons du sol et racines, une racine fournit plus de sucre aux champignons lui apportant plus de phosphore, et *vice-versa*, un champignon fournit plus de phosphore aux racines lui apportant plus de sucre : cette favorisation réciproque du plus coopératif défavorise les moins coopératifs et stabilise cette forme d'interaction, qu'il est convenu d'appeler « marché biologique », où un organisme échange avec les partenaires les plus offrants (Selosse & Rousset 2011).

Ainsi, les sciences de l'évolution testent actuellement les mécanismes de la coopération dans les symbioses et, plus généralement, les mutualismes. Inversement, les modèles symbiotiques et mutualistes sont au cœur de questionnements évolutifs. Le tableau général des mécanismes stabilisant les mutualismes (ou leur assurant une survie à long terme) reste à affiner – mais, à côté de questions de détail, la jonction est faite entre symbioses, mutualismes et évolution. Ce qui a pu paraître une guerre larvée est devenu une synergie. Cette histoire est symbolique d'une tendance actuelle : longtemps, la biologie naturaliste et la biologie des fonctions se sont développées sans lien avec l'évolution, et *vice-versa* (Morange 2011). Indubitablement, la science actuelle réduit cette distance. L'évolution s'ancre maintenant dans le réel biologique sous toutes ses formes, tandis que les champs de la biologie quittent une position fixiste (décrivant l'existant sans le voir comme le résultat d'une trajectoire évolutive) pour intégrer un point de vue incluant l'histoire et les mécanismes d'évolution.

Conclusion : des conflits résiduels attendus ?

S'il reste du travail quant à la compréhension des mutualismes, il s'étend maintenant autant sur leurs conséquences écologiques que sur la compréhension de leur évolution. Symbiose et mutualisme, contant tous deux des histoires de paix apparentes, ont scellé une autre paix, épistémologique celle-là, avec les évolutionnistes. Reste toutefois un conflit, interne aux évolutionnistes eux-mêmes, celui-là : la sélection de groupe, trop souvent employée comme explication par des biologistes non-évolutionnistes, a encore des partisans, quasi exclusivement dans le domaine de la coopération intraspécifique. Nowak *et al.* (2011) l'ont récemment défendue dans les colonnes de la revue *Nature*, entraînant plusieurs articles de vive réfutation, dont Boomsma *et al.* (2011) dans la même revue. Un débat persiste donc... on peut s'inquiéter que certains auteurs n'aient pas intégré les implications des visions évolutionnistes modernes, comme le gène égoïste qui ramène la sélection à l'échelle du gène (Dawkins, 1976). Mais on peut aussi se réjouir que de telles discussions suscitent davantage de recherche sur la symbiose et le mutualisme !

Bibliographie

- ALTMANN R. (1890). *Die Elementarorganismen und ihre Beziehung zu den Zellen*. Velt, Leipzig.
- BERNARD N. (1905). Nouvelles espèces d'endophytes d'Orchidées. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences* **140**, 1272-1276.
- BOOMSMA J.J., BEEKMAN M., CORNWALLIS C.K., GRIFFIN A.S., HOLMAN L., HUGHES W.O.H., KELLER L., OLDROYD B.P. & RATNIEKS F.L.W. (2011). Only full-sibling families evolved eusociality. *Nature* **471**, E4-E5.
- BRANDT K. (1883). Über die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylles bei Tieren. *Mitteilungen zoologischer Station Napels* **IV**, 190-301.
- CAULLERY M. (1922). *Le parasitisme et la symbiose*. Doin, Paris.
- CAULLERY M. (1950). *Le parasitisme et la symbiose*. 2^e édition. Doin, Paris.
- CAVALIER-SMITH T. (1993). Propaganda of symbiogenesis. *Nature* **366**, 641-642.
- DARWIN C. (1859). *De l'origine des espèces*. (Traduit en 1992 chez GF Flammarion).
- DARWIN C. (1871). *The descent of Man*. John Murray, London.
- DAWKINS R. (1976). *The Selfish Gene*. Oxford University Press, New York.
- DE BARY A. (1879). De la symbiose. *Revue internationale des Sciences* **III**, 301-309.
- ESPINAS A. (1878). *Des sociétés animales*. Baillière, Paris.
- FRANK A.B. (1877). Über die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krusten-Flechten. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* **2**, 132-200.
- GEDDES P. (1882). Further researches on animals containing chlorophyll. *Nature* **25**, 303-305.

- KROPOTKIN P. (1915). *Mutual aid, a factor of evolution*. Heinemann, London.
- LALOUY L. (1906). *Parasitisme et mutualisme dans la nature*. Alcan, Paris.
- LEFÈVRE T, RENAUD F., SELOSSE M.-A. & THOMAS F. (2010). Évolution des interactions entre espèces. In *Biologie évolutive* (éd. F. THOMAS, T. LEFÈVRE & M. RAYMOND). De Boeck, Bruxelles, 530-613.
- MARGULIS L. (1970). *Origin of Eukaryotic Cells*. Yale University Press, New Haven.
- MARGULIS L. & FESTER R. (ed.) (1991). *Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation: Speciation and Morphogenesis*. The MIT Press, Cambridge.
- MARTIN W. & KOWALLIK K.V. (1999). Annotated English translation of Mereschkowsky's 1905 paper 'Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche'. *Eur. J. Phycol.* **34**, 287-295.
- MAYNARD-SMITH J. (1989). Generating novelty by symbiosis. *Nature* **341**, 284-285.
- MERESCHKOWSKY K. (1905). Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. *Biol. Centralbl.* **25**, 593-604 (addendum in **25**, 689-691).
- MORANGE M. (2011). *La Vie, l'évolution, l'histoire*. Odile Jacob, Paris.
- NOWAK M.A., TARNITA C.E. & WILSON E.O. (2011). The evolution of eusociality. *Nature* **466**, 1057-1062.
- PERRU O. (2003). *De la société à la symbiose, 1870-1930 : une histoire des découvertes sur les associations dans le monde vivant*. vol. 1. Vrin, Paris.
- PERRU O. (2006). Aux origines des recherches sur la symbiose vers 1868-1883. *Revue d'Histoire des Sciences* **59**, 5-27.
- PORTIER P. (1918). *Les Symbiotes*. Masson, Paris.
- PROUDHON P.-J. (1865). *De la capacité politique des classes ouvrières*. Dentu, Paris.
- SACHS J.L., MUELLER U.G., WILCOX T.P. & BULL J.J. (2004). The evolution of cooperation. *Quart. Rev. Biol.* **79**, 135-160.
- SACHS J.L., SKOPHAMMER R.G. & REGUS J.U. (2011). Evolutionary transitions in bacterial symbiosis. *PNAS* **108**, 10800-10807.
- SAPP J. (1994). *Evolution by association*. Oxford University Press, New York.
- SCHWENDENER S. (1868). Untersuchungen über den Flechtenthallus. *Beiträge zur wissenschaftliche Botanik* **VI**, 195-207.
- SELOSSE M.-A. (2000). *La Symbiose*. Vuibert, Paris.
- SELOSSE M.-A. & ROUSSET F. (2011). The plant-fungal marketplace. *Science* **333**, 828-829.
- SELOSSE M.-A. & TULLY T. (2009). Écologie et évolution. *Biologie-Géologie (Revue de l'APBG)* **2009(3)**, 105-118.
- THOMAS F., LEFÈVRE T. & RAYMOND M. (éd.) (2010). *Biologie évolutive*. De Boeck, Bruxelles.
- TODES D. (2009). Global Darwin: contempt for competition. *Nature* **462**, 36-37.
- THUILLIER P. (1986). Darwin chez les Samouraï. *La Recherche* **181**, 1276-1280.
- Van BENEDEN P.J. (1875). *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*. Baillières, Paris.
- WAKEFORD T. (2004). *Aux origines de la vie : quand l'homme et le microbe s'apprivoisent*. De Boeck, Bruxelles.

- WALLIN I.E. (1927). *Symbiogenesis and the origin of species*. Tindall & Cox, London.
- WILKINSON D.M. (2001). At cross purpose. *Nature* **412**, 485.
- WILSON E.B. (1925). *The cell in development and inheritance*. Macmillan, New York.
- WYNNE-EDWARDS V.C. (1962). *Animal dispersion in relation to social behavior*. Oliver & Boyd, London.