

PREPARATION A L'AGREGATION DE S.V.T.U

- Exemple de sujet d'écrit corrigé -
- reprenant les éléments du cours sur la spéciation -

Lorys VILLAREAL TARUFFI

**Agrégation externe de Sciences de la Vie
Sciences de la Terre et de l'Univers**

Les spéciations : entre théories et réalités.

L'apparition d'une nouvelle espèce est un des phénomènes clés de l'évolution. La compréhension progressive des mécanismes qui sous-tendent les spéciations a permis de construire un certain nombre de théories. En vous appuyant sur des exemples concrets et en intégrant les documents fournis dans l'ordre de votre choix, vous confronterez ces théories à la réalité des espèces biologiques et discuterez de leurs limites. Vous envisagerez les modalités possibles des phénomènes de spéciation, étudierez les facteurs qui les permettent ou les provoquent, et les conséquences à plus long terme sur l'évolution du vivant.

Document 1 : Répartition et morphologie des pinsons des Galápagos.

Document 2 : Scénario d'évolution chromosomique du blé tendre moderne.

Document 3 : Zone hybride entre 2 races du Criquet aptère dans les Alpes.

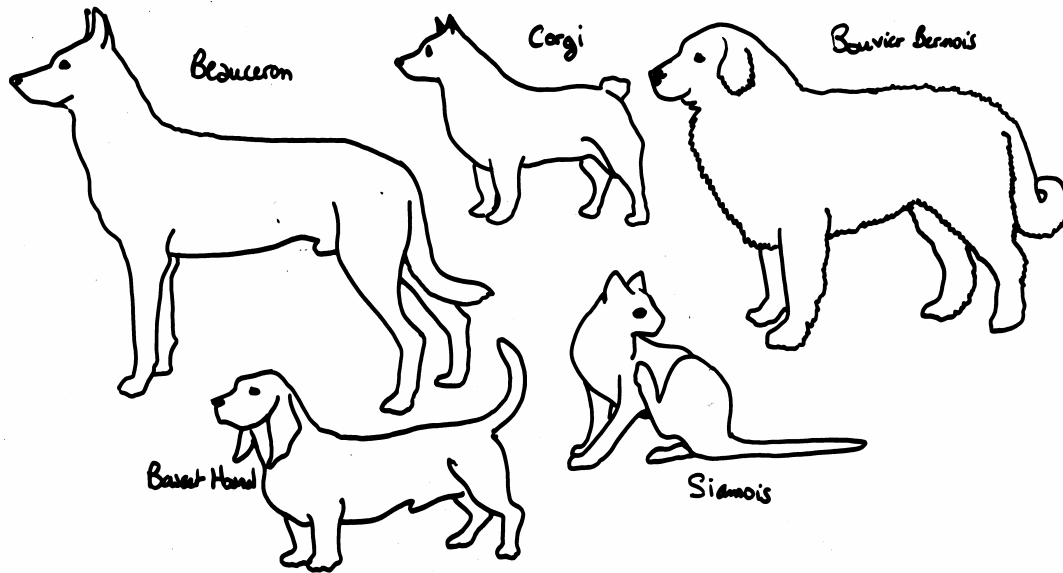
Document 4 : Complexe d'espèces circumpolaire de Goélands.

Document 5 : Phylogénies comparées des Rats Taupiers et de leurs poux.

Document 6 : Complexe d'espèces des Cigales périodiques américaines.

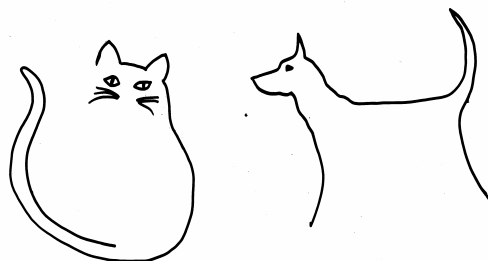
I. Les problèmes de définition de l'espèce : un taxon à sens biologique	4
A. Comment définir une espèce ?	4
1. La diversité des niches écologiques permet la coexistence de nombreux groupes d'individus	4
2. Les caractéristiques biologiques permettent d'établir une définition statique de l'espèce	7
3. Le concept phylogénétique donne à l'espèce une dimension dynamique.....	8
B. Quelle est la limite géographique entre deux populations séparées ?.....	8
1. Des zones hybrides variées peuvent se maintenir au point de contact.....	8
2. Des clines peuvent former une transition continue.....	11
C. Quand deux populations forment-elles des espèces distinctes ?.....	11
1. Les sous-espèces diffèrent mais échangent des gènes	12
2. Les espèces jumelles sont morphologiquement identiques.....	12
3. Les semi-espèces et les super-espèces forment des cas intermédiaires	12
II. L'isolement génétique est un point clé dans la naissance d'une nouvelle espèce.....	13
A. Les mécanismes prézygotiques évitent les croisements.....	13
1. Il peut y avoir empêchement des rencontres entre les partenaires	13
2. La fécondation peut échouer.....	16
B. Les mécanismes postzygotiques freinent les descendance hybrides	16
1. Les hybrides de 1 ^{ère} génération peuvent être non viables	16
2. Les hybrides de 1 ^{ère} génération peuvent être stériles	16
3. Les hybrides des générations suivantes peuvent souffrir des mêmes handicaps	17
C. L'isolement génétique peut être renforcé par sélection naturelle.....	17
1. L'isolement sexuel prézygotique peut être sélectionné	17
2. Le déplacement de caractère peut faciliter l'isolement.....	17
III. Diverses théories permettent d'expliquer les processus de spéciation.....	17
A. Il existe plusieurs modes de spéciation	18
1. Il peut y avoir simple évolution phylétique d'une espèce en une autre	18
2. Il peut y avoir fusion de deux espèces en une seule	19
3. Il peut y avoir multiplication du nombre d'espèces	19
B. On peut observer des spéciations « instantanées » par restructuration chromosomique....	20
1. Les hybrides sont fréquents chez les végétaux	20
2. La polyploïdie peut restaurer la fertilité des hybrides	20
3. On connaît des espèces ne différant que par un élément génétique	22
C. La spéciation peut être graduelle par isolement géographique	22
1. La spéciation allopatrique trouve de nombreux arguments	22
2. Le modèle parapatrique permet d'expliquer certaines observations	23
3. Les radiations adaptatives sont souvent corrélées à des événements de fondation.....	25
D. La spéciation peut être graduelle et sympatrique	26
1. La sélection disruptive et le choix d'habitat peuvent permettre une spéciation sans isolement géographique	26
2. La compétition intraspécifique peut favoriser l'émergence d'une nouvelle espèce	27
3. Parasites et symbiotes présentent des caractéristiques autorisant des modes de spéciation originaux	27
E. La spéciation est le premier pas dans l'évolution du vivant.....	29

S'interroger sur la spéciation, c'est d'abord s'interroger sur l'espèce. Il est curieux de constater à quel point le concept d'espèce est à la fois d'une évidence enfantine, et d'une redoutable complexité scientifique. Parmi les silhouettes suivantes,



Silhouettes de Chiens et d'un Chat

un enfant de quatre ans identifiera sans hésitation quatre chiens et un chat, quand bien même il n'aurait jamais vu auparavant les races représentées. Quels sont donc les ressorts logiques qui le poussent à négliger les énormes différences morphologiques existant entre ces races canines, et à se focaliser sur les différences, finalement minimales, du chat ? L'exercice est d'autant plus étonnant qu'il ne repose que sur l'identification de silhouettes, et n'utilise donc pas d'autres indices de la vie réelle, qui peuvent être les cris, le comportement, l'odeur (phéromones ?), les circonstances... ou la laisse ! « Pire », il identifiera chien et chat même dans des caricatures (dessins animés) ou des dessins d'un symbolisme épuré, qui mettent d'ailleurs peut-être en évidence les points discriminants de leurs morphologie :



Sans légende.

Il semble donc qu'à partir d'un certain nombre d'exemples –d'expériences-, l'Homme puisse se forger de façon très précoce un concept de l'espèce qui englobe les variations intra spécifiques, y compris dépassant le champ de ces mêmes expériences. Pourtant, la formalisation de ce concept se révèle ardue pour le biologiste. Nous commencerons donc cet exposé en essayant de définir la notion d'espèce et en analysant les réponses données à ce problème par divers courants de la biologie. Cela nous permettra de réfléchir aux conditions sous lesquelles deux groupes d'individus forment effectivement deux espèces distinctes. Ce n'est qu'après avoir examiné ces éléments, que nous pourrions examiner les facteurs qui permettent à une espèce d'apparaître, en quelque sorte les points clés de tout phénomène de spéciation. Enfin, nous confronterons les différentes théories concernant les modalités précises des phénomènes de spéciation à des cas réels pour comprendre comment chacune tente de répondre aux questions soulevées par l'observation.

I. Les problèmes de définition de l'espèce : un taxon à sens biologique

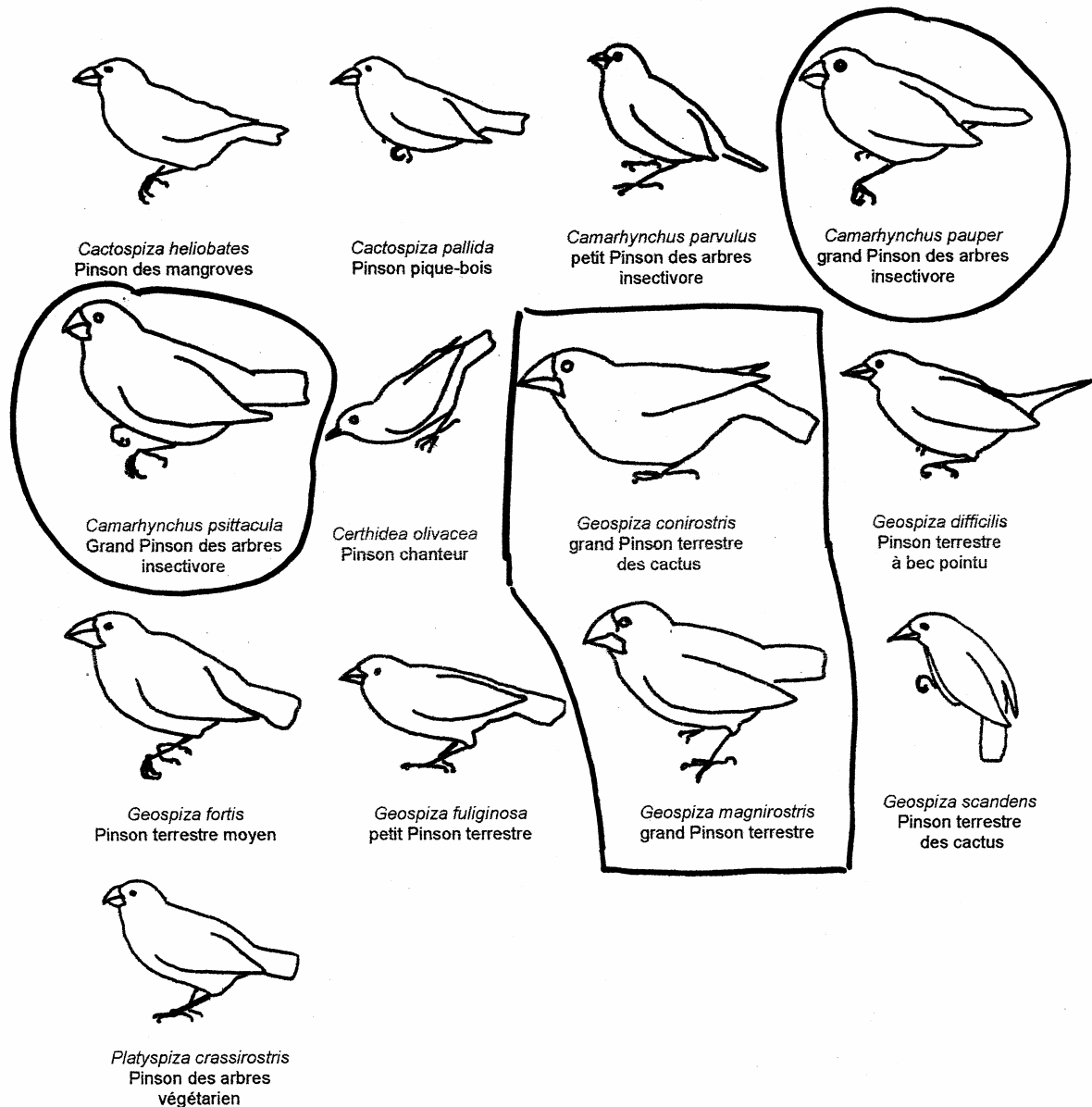
A. Comment définir une espèce ?

1. La diversité des niches écologiques permet la coexistence de nombreux groupes d'individus

La diversité des milieux permet leur utilisation par un grand nombre d'organismes. A un endroit donné, ces organismes forment un peuplement. On appelle niche écologique l'ensemble des paramètres d'un milieu de vie qui est spécifique à une espèce et qui la différencie des autres espèces du même peuplement. Les paramètres qui définissent la niche écologique sont extrêmement nombreux, et il est difficile d'en donner une liste exhaustive : citons les caractéristiques climatiques (général, régional, local, micro local), les ressources alimentaires possibles, l'occupation géographique et temporelle du milieu... Ils doivent être définis avec une grande précision, et on utilisera les différences mettant en évidence deux niches écologiques proches pour approfondir la valeur discriminante de certains paramètres : par exemple, deux espèces de Pucerons se nourrissant sur la même plante peuvent occuper des niches écologiques distinctes si l'un occupe la face ventrale des feuilles, et l'autre, la face dorsale. D'une manière générale, le principe d'exclusion stipule que deux espèces ne peuvent appartenir à la même niche écologique (celle-ci étant entièrement définie) dans un système en équilibre. En effet, si tel était le cas, la dynamique des populations devrait tendre à éliminer la moins performante, en matière de valeur adaptative (fitness).

Le DOCUMENT 1 illustre l'exemple célèbre des Pinsons des Galápagos observés d'abord par C. Darwin lors de son voyage à bord du Beagle. Cette étude, parmi d'autres, servit de support à son hypothèse sur l'origine des espèces, publié d'abord en 1859.

DOCUMENT 1. Répartition, morphologie et régime alimentaire des Pinsons des îles Galapagos. (d'après Darwin, 1872 (6th ed.), *On the origin of species by means of natural selection*, Murray, London)



DOC. 1A. Morphologie des espèces de Pinsons des îles de l'archipel des Galapagos (les 13 espèces se répartissent dans 5 genres). Chaque espèce occupe un biotope particulier (strate herbacée pour les Pinsons terrestres, strate arborescente pour les Pinsons des arbres, mais aussi cactus, mangroves...) et suit un régime alimentaire particulier (insectivore, granivore...).

Le DOC.1A décrit la morphologie et donne quelques précisions écologiques sur les 13 espèces de Pinson recensées par C. Darwin, regroupées en 5 genres : *Cactospiza*, *Camarhynchus*, *Certhidea*, *Geospiza* et *Platyspiza*. Il ressort d'abord, tout comme nous l'avions évoqué dans l'exemple des races canines, que la ressemblance n'est pas un critère prépondérant au regroupement des formes. Ainsi, par exemple, les quatre « Grands Pinsons » de morphologie assez proches appartiennent à deux genres différents, et le Pinson des arbres *Platyspiza* a été isolé dans un genre propre, malgré ses ressemblances avec les autres. On constate que chacune des espèces est assortie de précisions écologiques relatives à la niche écologique occupée : biotope (strate herbacée, arborescente, mangroves...), régime alimentaire (insectivore, granivore...)... Bien que les niches écologiques ne soient pas dans ce document entièrement définies, on peut confronter cet exemple au principe d'exclusion, à l'aide du DOC.1B.

	<i>Cactospiza heliobates</i>	<i>Cactospiza pallida</i>	<i>Camarhynchus parvulus</i>	<i>Camarhynchus pauper</i>	<i>Camarhynchus psittacula</i>	<i>Certhidea olivacea</i>	<i>Geospiza conirostris</i>	<i>Geospiza difficilis</i>	<i>Geospiza fortis</i>	<i>Geospiza fuliginosa</i>	<i>Geospiza magnirostris</i>	<i>Geospiza scandens</i>	<i>Platyspiza crassirostris</i>
Darwin						X		X			X		
Wolf						X		X			X		
Pinta			(X)		X	X		X	X	X	X	X	X
Marchena					X	X			X	X	X	X	X
Genovesa						X	X	X			X		
Fernandina	X	X	X		X	X		X	X	X	X		X
Isabela	X	X	X		X	X		(X)	X	X	X	X	X
Santiago		X	X		X	X		X	X	X	X	X	X
Santa Cruz		X	X		X	X		(X)	X	X	X	X	X
Santa Fé			X		X	X		X	X	X	X		(X)
San Cristobal		X	X			X		(X)	X	X	(X)	X	
Floreana			X	X	X	X		(X)	X	X	(X)	X	X
Espanola						X	X			X			

DOC.1B. Localisation géographique des 13 espèces de pinsons des îles Galapagos. Les croix indiquent la présence de l'espèce sur l'île, les parenthèses signalent les espèces éteintes. Les séparations horizontales rassemblent les îles géographiquement plus proches les unes des autres.

Ainsi, par exemple, *Camarhynchus pauper* et *C. psittacula* (niches écologiques proches) ne se trouvent en sympatrie que sur l'île de Floreana. Il est cependant difficile de conclure si cette observation relève d'une contradiction avec le principe d'exclusion, si la situation n'est pas en équilibre, où si les niches écologiques sont insuffisamment décrites (probable).

D'une manière générale, on note que les notions d'espèce et de niche écologique sont extrêmement liées. Néanmoins, il est nécessaire de caractériser l'espèce de manière fonctionnelle, ce que nous allons faire.

2. Les caractéristiques biologiques permettent d'établir une définition statique de l'espèce

D'une manière générale, on note que les notions d'espèce et de niche écologique sont extrêmement liées. Néanmoins, il est nécessaire de caractériser l'espèce de manière fonctionnelle, ce que nous allons faire. Pour reprendre l'exemple des races canines, notons encore que l'intuition de la permanence de l'espèce au cours des générations apparaît elle aussi de manière assez précoce. Sans nous attarder sur les exceptions (croyances populaires ou fantastiques des monstres hybrides –l'horreur même inspirée par cette hypothèse traduisant la difficulté à y croire vraiment), constatons simplement qu'un enfant ne manifeste généralement pas de surprise en observant qu'une chienne donne naissance à de petits chiens, et pas à de petits chats. Deux définitions scientifiques de l'espèce ressortent de ce point de vue: la première, formulée par Mayr en 1970, est celle selon laquelle « les espèces sont des groupes de populations naturelles capables de se croiser, et qui sont reproductivement isolées des autres groupes du même type » (BSC pour Biological Species Concept). Cette définition est particulièrement pertinente pour tout ce qui concerne la biologie et la génétique des populations, mais elle peut poser quelques ambiguïtés sur la notion de capacité à se croiser : il peut s'agir d'une capacité effective, c'est à dire que les croisements se produisent ; mais si les croisements ne se produisent pas dans les faits, il peut exister des obstacles qui ne devraient pas remettre en question l'espèce : isolement artificiel d'un groupe, par exemple dans un enclos ; impossibilité de rencontre due à l'éloignement géographique des individus d'une espèce à large distribution... Pour tenter de lever cette ambiguïté, on peut utiliser la définition formulée par Paterson dans les années 1980, selon laquelle « une espèce est une population d'organismes biparentaux qui partagent le même système de fécondation au sens large », c'est-à-dire depuis la reconnaissance du couple jusqu'au nouvel individu (RSC pour Recognition Species Concept). Le BSC et le RSC traduisent la réalité du concept d'espèce : parmi tous les regroupements de populations dans des taxons d'ordre varié, seule le taxon de l'espèce recouvre une réalité biologique, la capacité à se croiser. Tous les autres (genre, famille, ordre...) sont des divisions arbitraires ne reposant que sur le regard de l'Homme. Ces définitions sont efficaces dans un grand nombre de cas, mais elles restent incomplètes : d'une part, elles ne concernent que des animaux vivants à reproduction sexuée (les notions d'espèce

à reproduction asexuée, d'espèce disparue ou d'espèce fossile sont inabordables), d'autre part, elle considère l'espèce comme un concept statique, figé dans le présent, ce qui ne permet pas de résoudre les problématiques évolutionnistes.

3. Le concept phylogénétique donne à l'espèce une dimension dynamique

On peut alors rechercher une définition dynamique de l'espèce, utile dans le cadre de l'évolution. L'espèce serait alors formée par une lignée de populations descendant d'un même ancêtre, et qui demeure distincte des autres lignées (ESC pour Evolutionary Species Concept). Il s'agit cette fois d'un concept monophylétique de l'espèce, vu comme le taxon de premier ordre, cette vision étant finalement plus proche des hypothèses de Darwin. D'autre part, cette définition devient applicable aux espèces disparues (même si elle reste ambiguë vis-à-vis des espèces à reproduction asexuée).

Dans tous les cas, on a choisi de nommer l'espèce suivant la nomenclature binomiale établie par Linné, avec nom de genre et nom d'espèce. Les subdivisions de l'espèce sont alors traduites par des dénominations complémentaires suivant le nom de l'espèce.

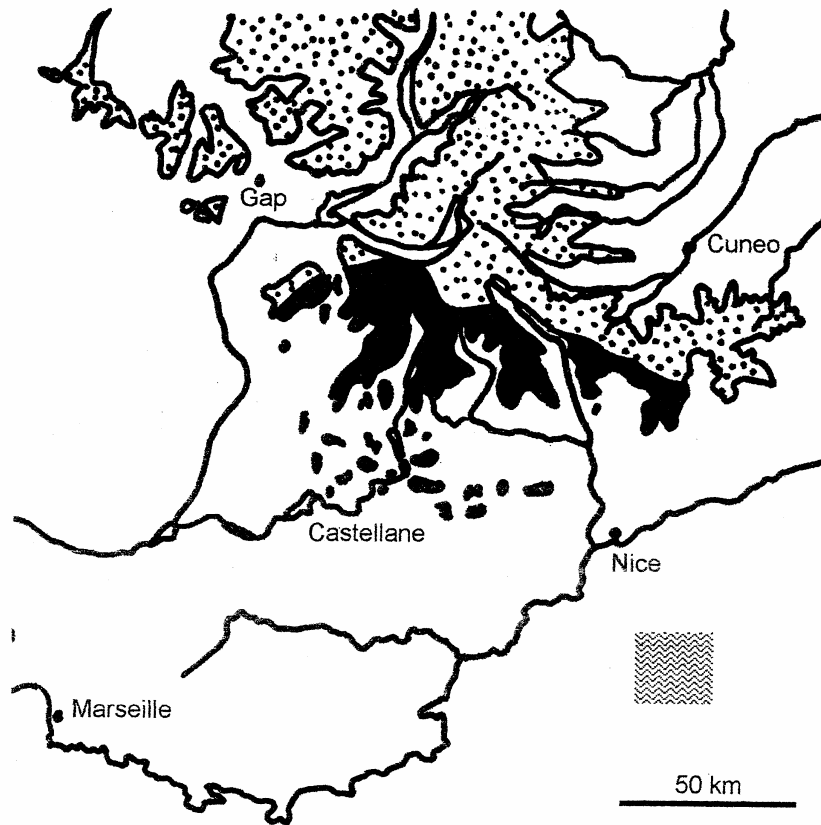
Une fois que l'on est capable de définir une espèce, on peut étudier ce qui se passe quand deux populations proches (au sens génétique) viennent au contact l'une de l'autre.

B. Quelle est la limite géographique entre deux populations séparées ?

1. Des zones hybrides variées peuvent se maintenir au point de contact

Quand les deux populations forment des espèces absolument distinctes, elles peuvent cohabiter sur le même territoire ou sur des territoires adjacents. Les relations entre elles peuvent être inexistantes, compétitives ou d'ordre trophique (par exemple, proie/prédateur). En revanche, il existe un certain nombre de cas où les deux populations restent distinctes mais sont capables de quelques échanges génétiques dans la zone de contact. Si ces échanges sont faibles, voir anecdotiques, on considère qu'il s'agit de deux espèces, et qu'il existe alors une zone hybride, dont l'étendue et la forme dépendent de plusieurs paramètres. Le DOCUMENT 3 décrit une zone hybride existant entre deux « races » de Criquet aptère *Podisma pedestris*, dans les Alpes maritimes. Au nord, on trouve la race X0 caractérisée par la garniture X0 des mâles, et au sud, la race XY (mâles XY). Entre les deux, tout le long de la zone de contact, une étroite zone hybride de 800 m de large et d'environ 130 Km de long sépare les deux.

DOCUMENT 3. Zone hybride entre 2 races du Criquet aptère *Podisma pedestris* (*Orthoptera*) dans les Alpes maritimes (d'après Hewitt & Barton, 1980, in *Insect cytogenetics : symposia of the Royal Entomological Society* (10), London)



En France, dans les Alpes Maritimes, une zone hybride de 800 m de large entre deux races du Criquet aptère *Podisma pedestris* s'étend tout le long de la zone de contact des deux races sur environ 130 km. On suppose que les deux populations ont été isolées dans des refuges périglaciaires pendant la dernière période glaciaire. Les mâles des deux races actuelles présentent une différenciation chromosomique : mâles XY pour la race notée XY (en noir), et mâles X0 pour la race du même nom (en figuré à points noirs).

On a suivi le devenir d'œufs issus de couples de même race ou de races différentes :

Couple	Œufs pondus	Œufs stériles	Œufs non éclos	Œufs éclos non viables	Œufs éclos viables
De même race	651	110 17%	98 15%	98 15%	345 53%
De races différentes	496	154 31%	74 15%	99 20%	169 34%

Le tableau de suivi des œufs montre que les échanges génétiques sont possibles (les couples dont les partenaires sont de race différente ont une descendance), néanmoins, le croisement

est moins efficace : 53% des œufs des couples de même race sont viables contre 34% pour les couples de race différente, ceux-ci ayant aussi eu moins d'œufs (76% d'œufs par rapport à un couple de même race). Au final, la descendance hybride viable ne représente que 26% comparée à celle des couples de même race. Ce tableau nous permet aussi, pour ce cas particulier, de déterminer les moments de la reproduction auxquels la descendance hybride est la plus fragile :

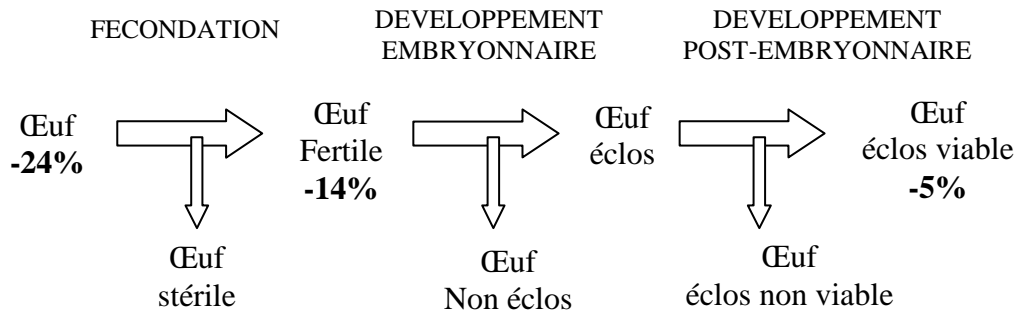


FIG.1 : Perte de descendance à chaque étape de la reproduction, calculée pour les couples hybrides par rapport aux couples de même « race ».

On constate que la plus grande perte a lieu au tout début de la reproduction, au moment de la production des œufs, avec un déficit de 24% à ce niveau ($651 - 24\% = 496$), suivi d'un taux d'échec de la fécondation supérieur de 14% à celui des couples de même race. Il n'y a en revanche pas de différence entre les taux de réussite du développement embryonnaire, et un déficit de seulement 5% au niveau du développement post-embryonnaire.

Dans le cas de cette espèce (ou de ces deux espèces ?), la zone hybride est étroite : cela peut être mis en relation avec le taux d'échec important de l'hybridation (les échanges génétiques sont finalement faibles) et la dispersion sans doute faible de ces insectes aptères.

La dispersion est sans doute un paramètre important réglant l'étendue de la zone hybride. Par exemple, il existe deux sous-espèces de Corneille *Corvus corone* en Europe. Au sud-ouest (France, Angleterre, Espagne), on observe la Corneille noire *C. c. corone*, alors qu'au nord-est, on trouve la Corneille mantelée *C. c. cornix*. Le long de la frontière entre ces deux aires de répartition existe une zone hybride de grande étendue (jusqu'à 170 Km de large) dans laquelle on observe des individus de coloration intermédiaire. Il est probable que cet exemple mette en évidence un troisième paramètre jouant sur la largeur de la zone hybride : outre l'efficacité de l'hybridation et la dispersion, il peut y avoir sélection ou contre sélection des

hybrides : par exemple, la coloration intermédiaire peut gêner la recherche des partenaires sexuels.

Enfin, la forme de la zone hybride peut aussi dépendre des interactions entre l'hétérogénéité des paramètres du milieu dans la zone de transition et la sélection des hybrides. Ainsi, les deux espèces de Grillon *Gryllus pennsylvanicus* (type mitochondrial A) et *G. firmus* (type mitochondrial B) diffèrent pour la morphologie, le chant d'appel et certaines fréquences alléliques, mais la distance génétique qui les sépare est très faible. Les couples se forment préférentiellement de même espèce, mais des hybrides sont possibles entre femelle *G. pennsylvanicus* et mâle *G. firmus*. La dispersion, faible, est de l'ordre de 50 m par génération. L'analyse des populations montre une zone hybride en mosaïque, dans laquelle *G. firmus* et les hybrides qui lui ressemblent le plus sont préférentiellement associés aux sols sableux. Ces sols sont présents majoritairement sur la côte, mais aussi, localement, à l'intérieur des terres.

L'interprétation évolutive des zones hybrides suppose soit un contact primaire (spéciation en cours), soit un contact secondaire après spéciation, ce que nous serons amenés à développer dans les 2^{ème} et 3^{ème} parties.

2. Des clines peuvent former une transition continue

Dans certains cas, on observe, non pas une zone hybride clairement identifiable, mais une transition progressive d'un caractère vers un autre. Il s'agit d'un cline, dont la définition a été formalisée par Huxley dans les années 1930 : c'est la variation continue d'un caractère quantitatif morphologique, physiologique, génétique, chromosomique ou comportemental dans une espèce. Les échanges génétiques étant eux aussi continus, de proche en proche, il n'y a donc là en général qu'une seule espèce représentée, par exemple, par plusieurs écotypes (Turesson, 1922) : pour prendre un exemple concret, il existe sur les côtes de la Manche deux écotypes du plantain *Plantago coronopus*, l'un sur sol sableux, l'autre sur sol marneux, entre lesquels l'hybridation ne pose aucun problème. Il faut noter aussi qu'il peut exister des clines indépendants pour différents caractères, au sein de la même espèce.

L'étude des zones de transition entre deux populations à l'aide des exemples étudiés a mis en évidence quelques unes des difficultés pratiques que l'on rencontre pour déterminer l'espèce. Le vocabulaire que nous avons employé, et que l'on retrouve couramment dans la littérature, reflète ces ambiguïtés : races, sous-espèces... Il est nécessaire d'examiner ces termes pour comprendre ce qu'ils recouvrent exactement.

C. Quand deux populations forment-elles des espèces distinctes ?

1. Les sous-espèces diffèrent mais échangent des gènes

Nous avons évoqué ce terme à propos des Corneilles. Dans cet exemple, les deux groupes ont des différences morphologiques relativement flagrantes : la Corneille noire est entièrement noire, alors que la Corneille mantelée a le dos et le ventre gris (comme portant un gilet gris). On donnera effectivement le nom de sous-espèces à des populations présentant des caractéristiques communes et quelques différences particulières, et occupant une subdivision du domaine géographique de l'espèce. Entre sous-espèces, la reproduction est normalement possible sans réduction de la fertilité.

2. Les espèces jumelles sont morphologiquement identiques

A l'inverse, il existe parfois des populations qui semblent exactement identiques (aucune différence morphologique), mais qui pourtant ne se croisent pas. C'est ce que l'on appelle des espèces jumelles, et on ne les décèle en général qu'après une étude de génétique des populations démontrant l'absence de flux génétique. Les causes de cet isolement génétique peuvent être variées : incompatibilité génétique, comportementale... Par exemple, les « formes spéciales » (f. sp.) de champignons parasites tels que l'oïdium des céréales *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* sur Blé et *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei* sur Orge sont des espèces jumelles, qui se différencient par l'hôte.

3. Les semi-espèces et les super-espèces forment des cas intermédiaires

Pour répondre à la grande diversité des situations, de nombreux autres termes traduisent des cas intermédiaires. Par exemple, des semi-espèces sont des populations qui n'ont presque pas d'échanges génétiques, l'ensemble formant alors une super-espèce ; chez les végétaux, un syngameon rassemble toutes les espèces capables de s'hybrider...

Toutes ces situations intermédiaires sont finalement peut-être à replacer dans une optique dynamique, à la lumière de l'évolution : il pourrait alors s'agir d'évènements de spéciation en cours, et nous aurions alors là de très bons sujets d'étude des mécanismes de la spéciation. Néanmoins, il est difficile de donner une échelle temporelle à ces mécanismes, et certaines situations d'hybridation semblent perdurer de façon stable : par exemple, le Loup et le Coyote (genre *Canis*) s'hybrident régulièrement alors qu'ils forment des lignées séparées depuis plus de 500 000 ans, et on connaît grâce aux archives fossilifères, des espèces de Peupliers (genre *Populus*) morphologiquement différentes depuis au moins 12 millions d'années et qui s'hybrident pourtant abondamment, en donnant des descendance fertiles.

II. L'isolement génétique est un point clé dans la naissance d'une nouvelle espèce

En cherchant à comprendre les mécanismes de séparation des espèces, on précise la description dynamique de ces populations. Le point clé de ces mécanismes est l'isolement génétique, sur laquelle les concepts de l'espèce sont tous unanimes. Cet isolement peut relever de divers mécanismes.

A. Les mécanismes prézygotiques évitent les croisements

1. Il peut y avoir empêchement des rencontres entre les partenaires

Agissant en amont de la fécondation, les mécanismes prézygotiques évitent la formation de zygotes hybrides. Le plus précoce consiste à empêcher les rencontres entre des partenaires des deux espèces, et cela peut être réalisé selon des modalités très différentes :

- l'isolement géographique peut physiquement empêcher des partenaires occupant des localisations différentes, de se rencontrer : par exemple, le Serin des Canaries (Canari) et le Chardonneret (européen) ne se rencontrent pas, mais ils se croisent en captivité.
- l'isolement écologique ou l'isolement des habitats peut séparer définitivement des espèces ayant des niches écologiques distinctes : par exemple, deux espèces proches de *Drosophile* dont l'une vit en milieu forestier et obscure, et l'autre, en milieu de clairières ensoleillées, ne se rencontreront pas.
- l'isolement saisonnier ou temporel peut décaler les moments de recherche des partenaires : par exemple, un Tamaris fleurissant en Mai ne peut se croiser avec un Tamaris fleurissant en Août. Le DOCUMENT 6 donne un exemple spectaculaire d'isolement temporel non saisonnier.

DOCUMENT 6. Complexe d'espèces des Cigales périodiques du genre *Magicicada*.

DOC.6A. Systématique des *Magicicada*.

Le genre *Magicicada* est un genre d'Hémiptères Hétéroptères américain à vie larvaire longue (13 ou 17 ans). Chaque « groupe » (15 groupes numérotés en chiffres romains, dont 12 groupes de 17 ans et 3 groupes de 13 ans) est défini comme l'ensemble des animaux émergeant une année donnée sur un territoire particulier. Un « groupe » comprend en général des individus de plusieurs espèces. Contrairement aux cigales annuelles, l'émergence des *Magicicada* donne lieu à des pullulations intenses.

Il existe 7 espèces réparties dans 3 catégories morphologiques (decim, cassini et decula). Dans chacune de ces catégories morphologiques, il y a des espèces à cycle de 17 et 13 ans :

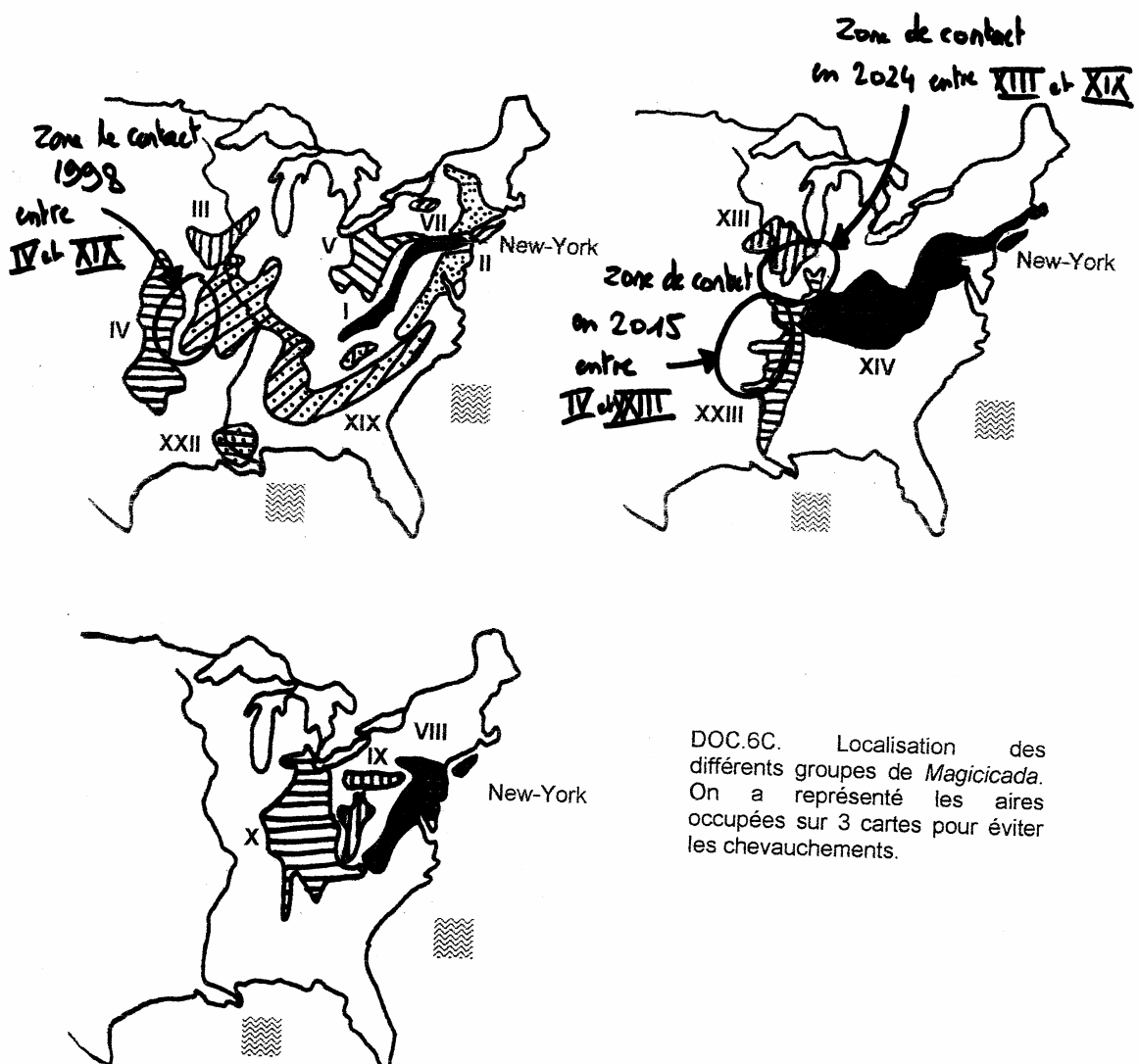
	Forme decim	Forme cassini	Forma decula
Cycle de 17 ans	<i>M. septendecim</i>	<i>M. cassini</i>	<i>M. septendecula</i>
Cycle de 13 ans	<i>M. tredecim</i> <i>M. neotredecim</i>	<i>M. tredecassini</i>	<i>M. tredecula</i>

DOC.6B. Années d'émergence des « groupes » :

Cycle	Groupe	Emergences récentes ou prévues			
17 ans (<i>M. septendecim</i> , <i>M. cassini</i> , et <i>M. septendecula</i>)	I	1995	2012	2029	
	II	1996	2013	2030	
	III	1997	2014	2031	
	IV	1998	2015	2032	
	V	1999	2016	2033	
	VI	2000	2017	2034	
	VII	2001	2018	2035	
	VIII	2002	2019	2036	
	IX	2003	2020	2037	
	X	2004	2021	2038	
	XIII	2007	2024	2041	
	XIV	2008	2025	2042	
	13 ans (<i>M. tredecim</i> , <i>M. neotredecim</i> , <i>M. tredecassini</i> , <i>M. tredecula</i>)	XIX	1998	2011	2024
		XXII	2001	2014	2027
XXIII		2002	2015	2028	

Les Cigales périodiques du genre *Magicicada* forment un complexe de 7 espèces à vie larvaire de 13 ou 17 ans selon les espèces. Il existe 15 groupes définis comme l'ensemble des animaux émergeant toujours la même année, toutes espèces confondues : il ne peut y avoir rencontre qu'entre les adultes du même groupe, à la condition supplémentaire que les aires de

répartition se chevauchent (DOC.6C). L'observation de ces animaux montre que chaque groupe comprend en général plusieurs espèces, dont les morphologies peuvent être rattachées à 3 formes particulières. Ces cycles de développement reposant sur des nombres premiers rendent extrêmement rares les émergences simultanées de groupes différents (DOC.6B) : par exemple, en 1998, les groupes IV (17 ans) et XIX (13 ans) ont pu se rencontrer dans la zone limitrophe de leurs répartitions, à l'est du Mississippi, en Oklahoma ; les groupes IV (17 ans) et XXIII (13 ans) se rencontreront peut-être dans la même zone en 2015 ; le XIII (17 ans) et le XIX (13 ans), en 2024 au sud-est du Lac Michigan en Illinois...



Quoiqu'il en soit, cet isolement temporel se maintenant sur de nombreuses générations, favorise un isolement génétique nécessaire à l'isolement des espèces (les 7 espèces ont, en dehors de cette chronologie, des niches écologiques semblables).

2. La fécondation peut échouer

Au stade suivant, l'empêchement de la fécondation du gamète femelle par le gamète mâle peut éviter la formation d'une cellule œuf hybride. Là encore, plusieurs mécanismes peuvent jouer :

- l'isolement éthologique empêche les partenaires de se reconnaître en tant que partenaires sexuels. Les rituels de cours, parades et parades nuptiales assurent les deux partenaires d'une adéquation comportementale qui évite les mésappariements. Par exemple, sur les côtes françaises de l'Atlantique, les parades des goélands bruns et argentés utilisent des postures, des chants, des rituels et l'exhibition de caractères morphologiques spécifiques comme la couleur des pattes et des cercles oculaires (roses chez le Goéland argenté *Larus argentatus*, jaunes chez le goéland brun *L. fuscus*).

- l'isolement mécanique ou chimique peut lui aussi empêcher la reconnaissance des partenaires sexuels (phéromones sexuelles) ou la fécondation proprement dite (incompatibilité mécanique des pièces génitales, incompatibilité chimique des sécrétions sexuelles...).

- l'isolement gamétique ou chromosomique, enfin, peut faire échouer le mécanisme cellulaire de la fécondation, le spermatozoïde ne pouvant rencontrer l'ovule ou le pénétrer ; ou bien la caryogamie est cytologiquement impossible ; ou bien la cellule œuf est génétiquement non viable...

B. Les mécanismes postzygotiques freinent les descendance hybrides

En aval de la formation du zygote hybride, les mécanismes postzygotiques gênent le développement, la viabilité ou la reproduction des hybrides.

1. Les hybrides de 1^{ère} génération peuvent être non viables

Assez fréquemment, on constate que les hybrides de 1^{ère} génération sont en général non viables. On ne peut en observer, ou alors seulement sous des conditions exceptionnelles, à des stades jeunes. C'est par exemple le cas du Tigrion, hybride résultant de la fécondation (en zoo, et *in vitro*) d'une Tigresse par un Lion ; ou bien celui des hybrides entre le Mouton et la Chèvre.

2. Les hybrides de 1^{ère} génération peuvent être stériles

Quand les hybrides sont viables, on constate généralement qu'ils sont stériles. C'est par exemple le cas des Mulets, hybrides résultant de l'accouplement accidentel ou autorisé entre une Jument et un Ane. Comme les ânes et les chevaux partagent fréquemment leurs pâtures, et

que les ânes atteignent leur maturité sexuelle rapidement, de tels « accidents » sont assez fréquents ; par ailleurs, l'hybridation entre un Jument de race mulassière et un Ane de race Baudet du Poitou donne un animal recherché pour sa puissance, sa frugalité et sa docilité, la Mule du Poitou. Parfois, seuls les mâles hybrides sont stériles, comme on l'observe fréquemment dans le genre *Drosophila*.

3. Les hybrides des générations suivantes peuvent souffrir des mêmes handicaps

Quand les hybrides de 1^{ère} génération sont viables et fertiles, on observe néanmoins souvent une réduction de la viabilité et/ou de la fertilité dans les hybrides des générations suivantes.

C. L'isolement génétique peut être renforcé par sélection naturelle

1. L'isolement sexuel prézygotique peut être sélectionné

Si l'hybridation apporte une diminution de la fertilité, la sélection naturelle devrait donc favoriser les individus choisissant « correctement » leurs partenaires sexuels. C'est la théorie du renforcement, mais dont les modalités restent discutées : Dobzansky suppose que le renforcement vient en conséquence d'un contact secondaire entre les deux espèces, alors que Mayr pense au contraire qu'il s'agit d'un préalable. Les preuves expérimentales du renforcement restent rares et d'interprétation ambiguë. Il semble que le renforcement soit favorisé par un ensemble de circonstances : forte contre sélection des hybrides, petit nombre de gènes impliqués, liaisons génétiques entre le comportement de choix du partenaire et le désavantage hybride.

2. Le déplacement de caractère peut faciliter l'isolement

Une autre hypothèse peut faciliter l'isolement génétique entre deux espèces. C'est l'apparition d'une différenciation importante entre les systèmes génétiques de deux espèces sympatriques dont les hybrides sont absolument non viables ou stériles. Par exemple, un changement de couleur des mâles dans deux espèces proches de Poissons, facilitant l'appariement entre partenaires de la même espèce. Dans ce cas, remarquons que les deux espèces n'échangent déjà plus de gènes. Remarquons aussi que le résultat du déplacement de caractère est exactement le même que celui du renforcement : on ne peut en fait pas distinguer *a posteriori* entre ces deux hypothèses.

III. Diverses théories permettent d'expliquer les processus de spéciation

Si l'isolement génétique est une condition indispensable à la séparation de deux espèces, les modalités de sa réalisation peuvent prendre des formes différentes. Plusieurs théories tentent d'expliquer comment une nouvelle espèce peut apparaître. Avant de les étudier et de les confronter à des cas réels, examinons d'abord les modes possibles de création d'une nouvelle espèce.

A. Il existe plusieurs modes de spéciation

1. Il peut y avoir simple évolution phylétique d'une espèce en une autre

C'est la transformation graduelle d'une espèce en une nouvelle espèce, présentant des caractéristiques différentes.

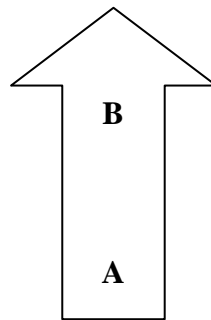


FIG.2. Schématisation d'une spéciation chronologique par évolution phylétique

Elle correspond par exemple à l'envahissement progressif d'une espèce par des variants mieux adaptés, soit qu'ils réalisent une combinaison génétique de meilleure valeur sélective, soit que les conditions de sélection aient changé. Dans ce cas, on dit que A et B sont des chrono-espèces. Il est cependant difficile, dans ce cas, de savoir si A et B sont des espèces différentes au sens du BSC : en effet, par définition, elles ne peuvent se rencontrer et l'on ne peut donc pas tester la capacité à se croiser. Néanmoins, quand la spéciation se produit dans des archipels par exemple, on peut observer la forme A sur une île et la forme B sur une autre, les conditions de sélection étant légèrement différentes. En reprenant l'exemple des Pinsons des Galápagos du DOC.1B, il est probable que certaines des espèces soient effectivement des chrono-espèces, ce que l'on pourrait déterminer en démontrant les relations phylogénétiques qui les unissent. Un autre exemple pourrait être celui des Poissons Cichlidés du genre *Haplochromis* du Lac Victoria, en Afrique. Il semble que *H. bloyeti*, que l'on observe dans

tous les lacs ayant un jour été en communication avec le Lac Victoria, soit l'espèce ancestrale à partir de laquelle les autres ont évolué.

2. Il peut y avoir fusion de deux espèces en une seule

On peut parfois observer la fusion de deux espèces en une seule : c'est le cas quand une hybridation intense entre deux espèces se conclut par la sélection des hybrides qui forment alors une nouvelle espèce.

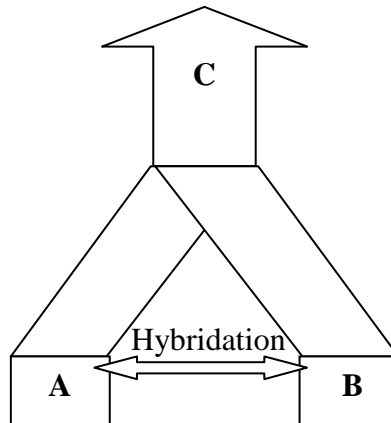


FIG.3. Schématisation d'une spéciation par fusion d'espèces

Un exemple est le cas de la Spartine (*Poaceae*) en Europe de l'ouest. Avant 1870, on observait *Spartina maritima* sur le littoral européen, et *S. alterniflora* en Amérique du Nord. Suite à l'introduction accidentelle de *S. alterniflora* en Europe, il s'est formé un hybride stérile, *S. townsendi*, qui a lui-même, par amphiploïdie, restauré sa fertilité et donné un hybride tétraploïde vigoureux, *S. anglica* (nous détaillerons ce processus dans la partie III.B). On constate depuis l'exclusion progressive de *S. maritima*, remplacée par *S. anglica*. Si cette exclusion se produisait aussi dans l'aire de répartition de *S. alterniflora*, on pourrait alors véritablement parler de fusion de deux espèces en une seule. Remarquons que dans ce cas, le ESC trouve une limite puisque l'espèce devient polyphylétique.

3. il peut y avoir multiplication du nombre d'espèces

Enfin, et c'est le cas le plus connu, il peut y avoir spéciation avec multiplication du nombre d'espèces. Si l'espèce ancestrale subsiste, on parle de spéciation par bourgeonnement, alors que si elle disparaît au profit de deux (ou plus) nouvelles espèces, on parle de spéciation par division.

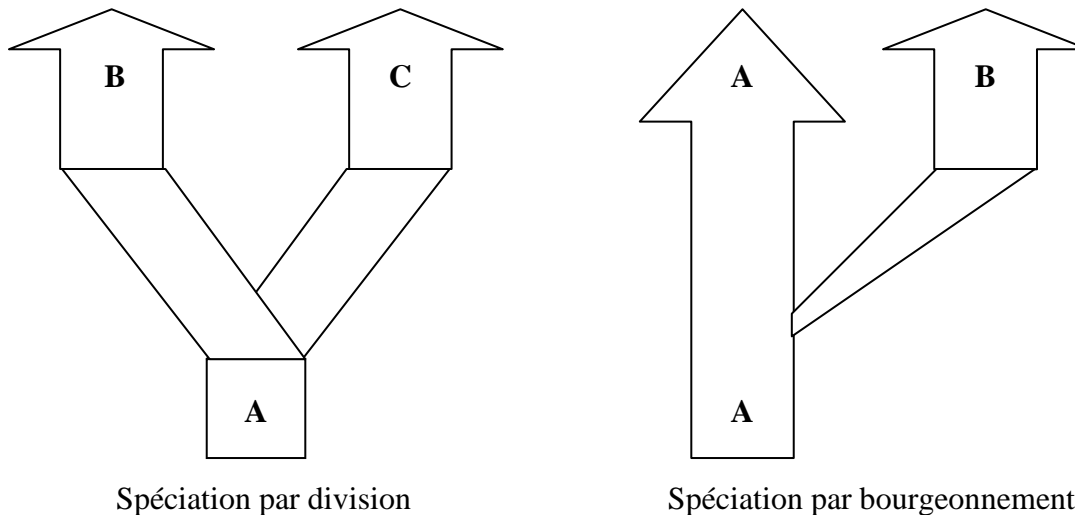


FIG.4. Schématisation d'une spéciation avec multiplication du nombre d'espèces

Nous détaillerons quelques exemples dans les parties III.C et III.D.

Nous allons maintenant détailler quelques modalités théoriques de spéciation en les comparant à des exemples d'espèces.

B. On peut observer des spéciations « instantanées » par restructuration chromosomique

1. Les hybrides sont fréquents chez les végétaux

Nous avons déjà cité *Spartina dowsendi*, hybride naturel de *S. maritima* et de *S. alterniflora*. De nombreux exemples existent chez les végétaux, pour lesquels on a défini le syngameon, groupement des espèces capables de s'hybrider. Néanmoins, ces hybrides ont en général (mais pas toujours) une fertilité réduite à cause du mésappariement chromosomique fréquent lors de la méiose, car les chromosomes « homologues » ne le sont alors pas absolument.

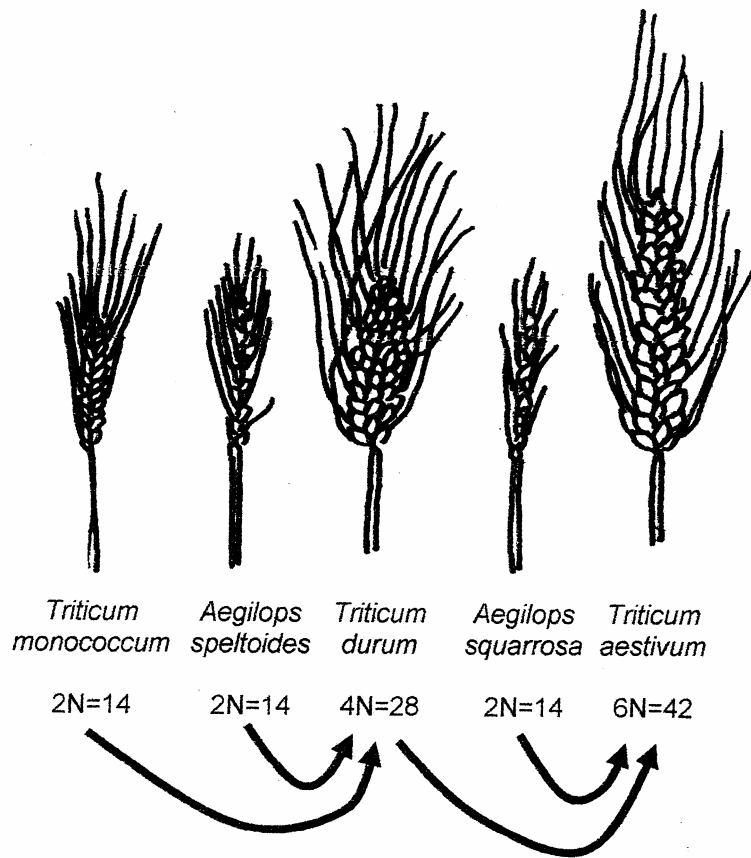
2. La polyploïdie peut restaurer la fertilité des hybrides

Revenons sur le cas de *S. dowsendi*. Cet hybride stérile a donné, par amphiploïdie, un hybride tétraploïde fertile, car la polyploïdisation a restauré la correspondance entre les chromosomes homologues. Si AA est le génome diploïde de *S. maritima* et BB, celui de *S. alterniflora*, alors l'hybride *S. towsendi* AB est stérile, mais l'amphiploïde *S. anglica* AABB est fertile. Ce scénario est d'autant plus plausible qu'on a réussi en laboratoire à croiser les deux espèces parentes, et à obtenir des individus polyploïdes. La survie et le développement d'une population d'hybrides stériles sont largement facilités par la possibilité d'une reproduction

asexuée. Un autre exemple du même type est le scénario de formation de *Galeopsis tetrahit*, hybride tétraploïde de *G. pubescens* et de *G. speciosa*, qui fait lui aussi intervenir des intermédiaires à reproduction asexuée : un hybride AB produit un gamète anormal AB fécondé par un gamète mâle A ; le triploïde AAB produit à nouveau un gamète femelle anormal AAB fécondé par un gamète mâle A ; le tétraploïde AABB produit des gamètes normaux AB. Un dernier exemple, légèrement différent, est celui des polyploïdes de pomme de terre *Solanum tuberosum*, qui peuvent se former, soit au cours de la reproduction sexuée, soit au cours de la multiplication végétative. Une cellule diploïde AA qui prépare une mitose duplique son matériel génétique : elle se trouve donc transitoirement tétraploïde AAAA, la cytotélière de mitose mettant normalement fin à cet état. Une mitose anormale peut donc produire un autopolyploïde par reproduction asexuée. Similairement, une cellule diploïde AA préparant une méiose duplique son matériel génétique et est transitoirement tétraploïde AAAA. Lors de la 1^{ère} division de méiose, elle redevient AA, puis A après la 2^{nde} division de méiose. Si cette dernière division est anormale, il peut y avoir production de gamètes diploïdes et donc formation de tétraploïdes par reproduction sexuée.

Le DOCUMENT 2 illustre les multiples évènements d'hybridation et de polyploïdisation supposés à l'origine des blés modernes. Ce scénario met en jeu des hybridations entre plantes de genres différents. Le blé dur moderne *Triticum durum* serait issu d'un hybride tétraploïde entre *Triticum monococcum* et *Aegilops speltoides*. L'hybridation du blé dur et d'une troisième céréale sauvage, *Aegilops squarrosa*, aurait formé l'hybride hexaploïde connu comme le blé tendre moderne. Remarquons à propos de ces deux derniers exemples (Pomme de terre et blé) que la polyploïdisation, parce qu'elle fournit en général des plantes plus grandes et plus vigoureuses, couplée à la vigueur hybride fréquemment observée, est un caractère souvent sélectionné en agriculture.

DOCUMENT 2. Scénario d'évolution chromosomique du blé tendre actuel.



3. On connaît des espèces ne différant que par un élément génétique

On connaît même des espèces ne différant ponctuellement que par un seul élément génétique. Par exemple, certaines souches de *Drosophiles* conservées depuis très longtemps en laboratoire, sont devenues incapables de se croiser avec la souche sauvage à cause de la présence, chez ces dernières d'un élément transposable particulier qui a envahi toute la population.

En général cependant, les spéciations sont des phénomènes longs et progressifs : on parle de spéciation graduelle, et on met en avant plusieurs théories concernant ses modalités.

C. La spéciation peut être graduelle par isolement géographique

1. La spéciation allopatrique trouve de nombreux arguments

L'un des modes de spéciation progressive les plus argumentés est le modèle allopatrique. Développé par Mayr entre 1957 et 1970, il se produit en 3 étapes :

- Etape 1 : deux populations d'une même espèce se retrouvent géographiquement séparées. Il peut s'agir par exemple d'un obstacle géographique ou climatique s'opposant à la migration.
- Etape 2 : elles divergent par sélection ou par dérive. En effet, chacune de ces populations se trouve dans des conditions de sélection différentes, et peut donc subir des fluctuations de ses fréquences alléliques, suite à la sélection de certains variants. En parallèle, comme ces populations ne sont pas infinies, elles subissent une dérive génétique : à chaque génération, le pool d'allèles de la population est un échantillon plus ou moins représentatif du pool de la génération précédente, et les fréquences alléliques ne sont donc pas constantes.
- Etape 3 : de retour en sympatrie, soit l'hybridation n'est plus possible (il y a eu spéciation), soit elle est faible et peut être doublée par un renforcement, soit elle est forte et la spéciation allopatrique échoue.

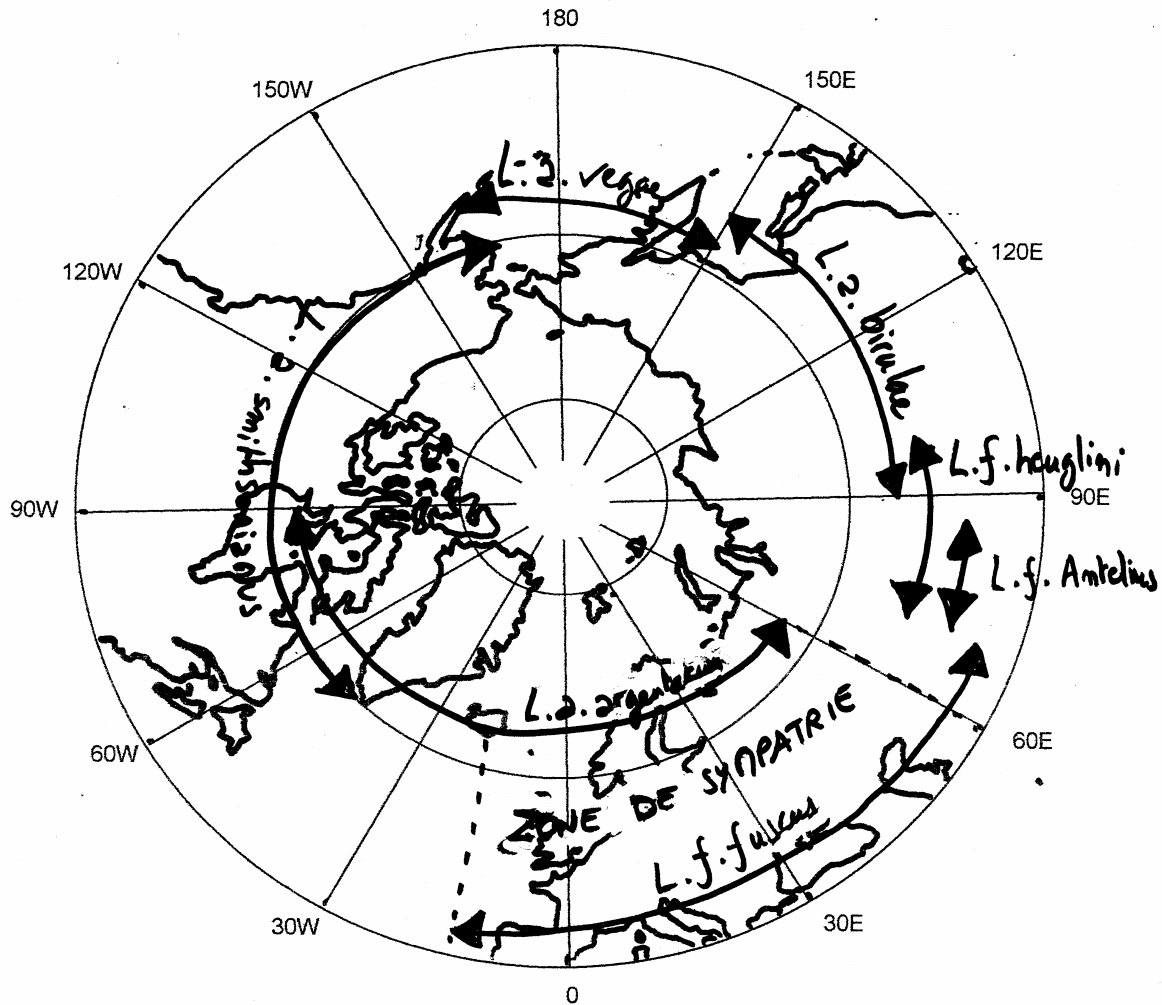
Un exemple très démonstratif de la spéciation allopatrique est celui, déjà évoqué, des Cichlidés du genre *Haplochromis* dans le Lac Victoria. On y observe environ 170 espèces, différant par leur morphologie, leur régime alimentaire et par les couleurs spécifiques qu'arbore le mâle reproducteur. Toutes ressemblent à *H. bloyeti*, présent dans tous les lacs avoisinants et considéré comme l'espèce ancestrale. L'histoire géologique de cette région d'Afrique a provoqué des variations fréquentes du niveau des eaux, tantôt permettant la formation d'un immense lac, tantôt fragmentant ce dernier en multiples petits lacs isolés les uns des autres. A chaque baisse du niveau des eaux, les *Haplochromis* se trouvent isolés, et peuvent évoluer sous des conditions de sélection et de compétition différentes. Or, on constate que les changements de couleur des mâles peuvent se produire facilement, et qu'ils sont de plus rapidement sélectionnés par sélection sexuelle (les femelles choisissent les mâles). On peut donc supposer que ces différents éléments aient provoqué ces nombreuses spéciations.

Le modèle allopatrique permet d'expliquer de nombreux cas de spéciation. Il a par ailleurs été démontré sur plusieurs exemples. Mais il ne permet pas de rendre compte de tous les événements de spéciation.

2. Le modèle parapatrique permet d'expliquer certaines observations

Le DOCUMENT 4 décrit le complexe d'espèces des goélands argentés et bruns du genre *Larus*.

DOCUMENT 4. Complexe d'espèces circum-polaire de Goélands argentés (*Larus argentatus*) et de Goélands bruns (*Larus fuscus*).



Localisation longitudinale des espèces et sous-espèces *Larus argentatus*/*Larus fuscus* :

<i>Larus argentatus argentatus</i>	Entre 50 E et 90 W
<i>Larus argentatus smithsonianus</i>	Entre 50 W et 170 W
<i>Larus argentatus vegae</i>	Entre 170 W et 150 E
<i>Larus argentatus birulae</i>	Entre 150 E et 90 E
<i>Larus fuscus Heuglini</i>	Entre 100 E et 50 E
<i>Larus fuscus Antelii</i>	Entre 80 E et 50 E
<i>Larus fuscus fuscus</i>	Entre 50 E et 15 W

En Europe, *L. a. argentatus* et *L. f. fuscus* se comportent comme deux espèces distinctes. Néanmoins, il existe des flux de gènes entre les sous-espèces adjacentes de *L. argentatus* ou de *L. fuscus*, et probablement aussi entre *L. a. birulae* et *L. f. Heuglini*.

Il existe 7 espèces se répartissant autour du pôle Nord : *Larus argentatus argentatus* (le Goéland argenté) en Europe jusqu'à l'est de l'Amérique, puis, en allant vers l'ouest et successivement, 3 sous-espèces *L. a. smithsonianus* en Amérique, *L. a. vegae* entre l'Amérique et l'Asie, *L. a. birulae* à l'est de l'Asie. Ensuite, on trouve 3 sous espèces de *L.*

fuscus : *L. f. heuglini* et *L. f. Antelius* en Asie centrale, puis *L.f. fuscus* à l'Ouest de l'Asie et en Europe. Il existe des échanges génétiques entre sous espèces adjacentes, dans les zones où elles se rencontrent : entre *L. a. argentatus* et *L. a. smithsonianus*, entre ce dernier et *L. a. vegae*, entre ce dernier et *L. a. birulae* ; il en existe aussi entre *L. f. heuglini*, *L. f. Antelius* et *L. f. fuscus*. Plus étonnant, il semble qu'il existe aussi des échanges génétiques entre *L. argentatus birulae* et *L. fuscus heuglini*, ce qui pourrait nous inciter à supposer que ces 7 espèces sont toutes des sous-espèces. Or, en Europe où *L. a. argentatus* et *L. f. fuscus* sont en sympatrie, elles se comportent comme deux espèces distinctes. Le modèle allopatrique s'applique mal à cet exemple. On parle dans ce cas de spéciation parapatrique, que l'on ne peut en général mettre en évidence que dans des cas d'espèces à aire de répartition annulaire. Un tel modèle a été formalisé par Endler en 1977, et comporte deux étapes :

- Etape 1 : une espèce ancestrale se répand dans un environnement hétérogène
- Etape 2 : on observe une différenciation géographique sous forme de cline, qui limite les échanges entre les formes extrêmes.

3. Les radiations adaptatives sont souvent corrélées à des évènements de fondation

Certaines circonstances particulières semblent responsables d'évènements de spéciation nombreux et simultanés. C'est en particulier le cas, développé par Mayr en 1977, quand un individu (ou quelques uns) se retrouvent isolés dans un nouveau milieu : on dit qu'il y a fondation et radiation adaptative. La faible taille de la population migrante est d'abord responsable d'un effet de fondation : l'échantillonnage allélique est en général très éloigné du pool allélique de la population de départ. Ensuite, la consanguinité imposée par ce faible effectif crée un taux élevé d'homozygotie, qui a tendance à révéler les allèles rares (ils peuvent s'exprimer au niveau phénotypique, même si ils sont récessifs, et leur fréquence n'est plus négligeable dans une très petite population). Les effets de la dérive génétique s'ajoutent aux précédents, amplifiés par le faible effectif de la population. Enfin, la faible densité de population limite les effets de la compétition et favorise l'expansion géographique. Au final, tous ces effets vont dans le sens de spéciations « explosives », surtout si de nombreuses niches écologiques sont vacantes. Les Mouches du genre *Drosophila* des îles Hawaïennes fournissent un bon exemple de l'effet fondation et de la radiation adaptative. Ces îles résultent de l'activité d'un point chaud du Pacifique, depuis Kauai, la plus ancienne, à Hawaii, la plus récente. On y trouve environ 800 espèces de Drosophiles, et des études variées (allozymes, ADN, chromosomes...) suggèrent qu'elles descendent toutes d'une unique femelle fécondée.

Les différences interspécifiques sont toujours très faibles, sauf en ce qui concerne les rituels de cour et l'apparence des mâles reproducteurs (pattes et ailes principalement). De plus, on a montré en laboratoire que la sélection sexuelle est forte dans ce genre. A l'émergence de chaque île, un nouveau territoire est disponible pour la colonisation. Même dans l'île, l'activité volcanique est responsable d'un morcellement continu des milieux naturels, car les coulées de lave isolent des fragments de forêts ou de plaines. C'est dans ce contexte instable que la radiation adaptative des *Drosophila* a eu lieu.

D. La spéciation peut être graduelle et sympatrique

1. La sélection disruptive et le choix d'habitat peuvent permettre une spéciation sans isolement géographique

Maynard Smith propose en 1966 un modèle de spéciation sans isolement géographique, sous les hypothèses d'une sélection disruptive et d'un choix actif d'habitat écologique. Selon ce modèle, la spéciation sympatrique serait possible quand une sélection disruptive favorise deux phénotypes différents contrôlés par un même gène, d'où un polymorphisme stable. Les conditions nécessaires sont cependant assez stringentes : les deux formes doivent avoir des niches écologiques distinctes, des effectifs constants et des avantages sélectifs forts. Il est difficile de trouver des exemples d'interprétation claire dans le milieu naturel : la sélection disruptive sous ces conditions seules est rare. En revanche, il est facile de la reproduire et de l'étudier en laboratoire, en choisissant les reproducteurs d'une génération à l'autre. Un cas particulier concerne la sélection disruptive avec sélection d'habitat, qui semble plus fréquente ou plus facile à mettre en évidence en milieu naturel : c'est le cas où les adultes reproducteurs choisissent (souvent par conditionnement dans les premiers moments de vie) leur habitat écologique. On connaît ainsi deux populations presque isolées du Lépidoptère *Yponomeuta padellus*, l'une se nourrissant et se reproduisant sur le Pommier, l'autre sur l'Aubépine. Or, chez cette espèce, comme on l'a montré en déplaçant des œufs, c'est la nourriture à l'état larvaire qui dicte ensuite le choix de l'adulte : on peut donc imaginer la façon dont une population s'est isolée en changeant (accidentellement ?) de plante hôte. Un autre exemple bien détaillé de sélection d'habitat peut être trouvé chez les Chrysopes *Chrysoperla*, en Amérique du Nord. Le corps de *C. carnea* est brun en automne, et vert clair en saison, cryptique avec son habitat, les forêts caduques en automne et les prairies en saison chaude. En revanche, *C. downesi* est toujours vert foncé, ce qui est encore une fois une teinte cryptique dans son habitat, les forêts de conifères. On n'observe pas d'hybrides naturels (mais ils sont faciles à obtenir en laboratoire), ce qui peut s'expliquer par un isolement prézygotique

saisonnier : *C. carnea* se reproduit en hiver et en été, *C. downesi* au printemps. On a montré que un seul gène (2 allèles codominants) contrôlait la couleur du corps, et que deux autres contrôlaient le moment de la reproduction (2 allèles, dominant/récessif), les hétérozygotes suivant le phénotype de *C. carnea*. On pourrait alors penser qu'une sélection disruptive liée au cryptisme dans l'habitat, ait sélectionné les homozygotes dans chaque population (pression de prédation forte), et ait ensuite été renforcée (par renforcement ou par déplacement de caractère). Néanmoins, on n'a pas de preuve irréfutable qu'il ne s'agit pas ici, selon l'hypothèse alternative, d'une spéciation allopatrique et d'un retour secondaire en sympatrie.

2. La compétition intraspécifique peut favoriser l'émergence d'une nouvelle espèce

Une autre possibilité de spéciation sympatrique concerne les cas où une compétition intraspécifique forte peut favoriser les variants capables d'y échapper, par exemple parce qu'ils sont capables d'exploiter une source de nourriture différente. On connaît trois espèces d'Ichneumons, d'Hyménoptères parasitoïdes du genre *Megarhyssa* (*M. greenei*, la plus petite, *M. macrurus*, et *M. atrata*, la plus grande), qui pondent leurs œufs sur les larves xylophages de *Tremex columba*, à une profondeur égale à la longueur respective de leur ovopositeur. Les jeunes femelles sont fécondées par les mâles juste avant leur sortie du bois, les mâles les plus grands étant donc les plus aptes à féconder les femelles les plus profondes. La compétition intraspécifique étant forte, il est possible que les trois espèces se soient séparées en se spécialisant sur des sources de nourriture légèrement différentes pour leurs larves (la profondeur de la larve hôte), la taille du corps et de l'ovopositeur étant sans doute corrélées et sous dépendance de nombreux gènes.

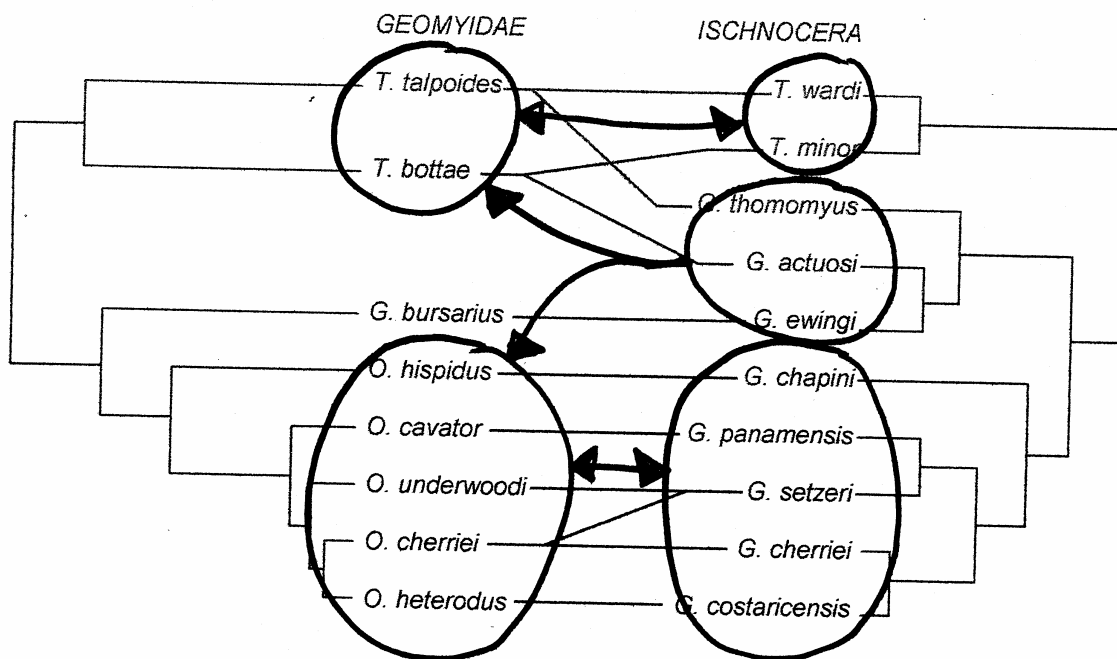
3. Parasites et symbiotes présentent des caractéristiques autorisant des modes de spéciation originaux

Les cycles de vie des organismes parasites et des symbiotes présente vraisemblablement des particularités qui pourraient être responsables de modes de spéciation particuliers. Comme ils sont étroitement dépendants d'un hôte ou d'un partenaire symbiotique, il est probable que toute spéciation de ce partenaire risque de provoquer la spéciation simultanée du parasite ou du symbiote. On peut rechercher de tels évènements de cospéciation en comparant les phylogénies d'espèces et de leurs parasites. Le DOCUMENT 5 montre les phylogénies comparées des Rats-taupiers à bajoues (*Geomyidae*) et de dix de leurs poux (*Ischnocera*).

DOCUMENT 5. Phylogénies comparées des Rats-taupiers à bajoues (*Geomyidae*) et de 10 de leurs poux (*Ischnocera*). (d'après Hafner et Nadler, 1988)

Les poux du sous-ordre *Ischnocera* (genres : *Thomomydoecus*, *Geomydoecus*) sont des ectoparasites obligatoires que l'on trouve sur les Rats-taupiers à bajoues *Geomyidae* (genres : *Thomomys*, *Geomys* et *Orthogeomys*).

Les phylogénies comparées de ce document ont été établies à partir de données moléculaires, et la longueur des branches est probablement proportionnelle au temps écoulé.



On constate que ces phylogénies sont globalement concordantes : le genre monophylétique *Orthogeomys* est parasité par un groupe monophylétique de poux ; le groupe frère représenté par le genre *Thomomys* est l'hôte des poux du genre *Thomomydoecus*. Quelques « anomalies » apparaissent cependant : *Thomomys* est également parasité par deux *Geomydoecus*, et, par exemple, *Geomydoecus actuosi* et *G. ewingi*, monophylétiques, s'attaquent à deux *Geomyidae* phylogénétiquement assez éloignés, *Thomomys bottae* et *Geomys bursarius*. De telles anomalies peuvent s'expliquer par des « sauts » d'un hôte à un autre, et viennent parfois compliquer les phylogénies au point qu'il est difficile d'y reconnaître des concordances, indices de cospéciation.

Entre les parasites/symbiotes et leurs hôtes, il existe parfois des relations réciproques donnant lieu à des pressions de sélection réciproques. Quand ces pressions sont responsables de l'évolution de chaque partenaire, on parle de coévolution. La coévolution est difficile à mettre

en évidence, car elle nécessite de déceler les pressions réciproques et leurs conséquences. Elle s'applique normalement à deux espèces (sens strict), mais le terme a été introduit par Ehrlich et Raven en 1964 à propos d'une étude sur les régimes alimentaires des *Papilionidae* : il s'agit alors d'une coévolution diffuse dite aussi coévolution de guildes, appliquée à des taxons d'ordre supérieur. Quand la coévolution se poursuit sur une longue durée, elle est susceptible d'aboutir à une cospéciation, mais on peut observer des coévolutions sans cospéciations (la différenciation génétique des partenaires est insuffisante) ou des cospéciations sans coévolution (par exemple, quand la relation est très déséquilibrée : il est peu probable qu'un acarien se nourrissant des cellules épidermiques desquamées d'un éléphant lui impose des pressions de sélection responsables d'une coévolution, mais si l'éléphant subit une spéciation, l'acarien sera lui-aussi isolé de sa population de départ et pourra donc subir une spéciation).

Des travaux récents suggèrent enfin que la spéciation en sympatrie pourrait être facilitée chez des parasites présentant certaines particularités de cycle de vie : par exemple, de nombreux champignons parasites obligatoires de plantes ont leur phase de reproduction sur l'hôte qu'ils ont infecté, sans possibilité de migration à ce stade (ou très peu). En conséquence, l'appariement sexuel a lieu entre parasites du même hôte, ce qui, cumulé à une spécialisation au génotype de l'hôte, pourrait conduire à une spéciation sympatrique. Il ne s'agit pas à proprement parler d'un choix d'habitat, puisque les spores se déposent au hasard sur les hôtes, sans possibilité de choix.

E. La spéciation est le premier pas dans l'évolution du vivant

Reprenons l'exemple de la cospéciation de guildes développé par Ehrlich et Raven. Ils observent des relations de sélection réciproque entre les différents groupes de *Papilionidae* et leurs plantes nourricières et concluent que les papillons qui se ressemblent (on dirait maintenant phylogénétiquement proches) ont tendance à se nourrir sur des plantes de la même famille, ou d'une famille proche, ou possédant des analogies chimiques. Chez de nombreux Insectes phytophages, effectivement, les larves sont souvent inféodées à une plante nourricière, et l'on observe parfois une capacité spécifique à détoxifier la source de nourriture. Par exemple, les chenilles de la Tisseuse du Panais *Depressaria pastinacella* détoxifient les furanocoumarines des tissus du Panais sauvage. On peut penser qu'une plante synthétisant un nouveau type de toxine échappe du coup à la prédation ; réciproquement, un insecte capable de la consommer s'ouvre une nouvelle niche écologique dans laquelle il ne pâtit pas de la compétition. Les êtres vivants ne vivent pas isolés les uns des autres : de nombreuses relations interspécifiques les relient. L'évolution des espèces aboutit donc, à plus grande échelle

spatiale, à l'évolution de l'écosystème. La spéciation est le point clé de cette évolution, parce que c'est à partir du moment où les stocks génétiques sont isolés qu'ils peuvent diverger sans frein (dans les limites de la vie possible). La vision phylogénétique, qui permet de retracer les « filiations » entre les groupes (entre taxons de tous ordres), suggère que c'est l'accumulation des spéciations qui est responsable, au final, de l'évolution du monde vivant.

La notion d'espèce est en théorie assez facile à définir, mais elle se heurte à une grande diversité de situations observables. Déjà, en fonction des optiques de recherche, le BSC (génétique et biologie des populations), le RSC (biologie et éthologie des espèces) ou le ESC (sciences de l'évolution) sont chacun plus ou moins judicieux. Ce paradoxe produit une certaine confusion de vocabulaire, et l'on parle tout aussi bien de formes, de races, de sous-espèces, de super-espèces, ou d'espèces... Cette multiplication des termes reflète la diversité des modalités de la spéciation, et l'on cherche constamment de nouvelles théories capables de rendre compte des observations. S'il existe un certain consensus sur l'existence et le déroulement de la spéciation allopatrique, celle-ci n'est pas universelle. De nombreuses autres modalités sont possibles, parmi lesquelles plusieurs possibilités différentes de spéciation sympatrique et de cospéciation. L'observation du présent-réel, d'abord seul outil de recherche, puis l'accès aux phylogénies (« observation » du passé), en particulier génétiques, a permis de progresser dans l'étude du déroulement des spéciations. L'étude particulière des cas intermédiaires entre la population et l'espèce est sans doute un terrain prometteur, car il est probable qu'un certain nombre de ces situations correspondent à des événements de spéciation en cours. Mais l'expérimentation seule permet de préciser l'identité et l'impact des facteurs responsables de la spéciation, et une difficulté importante est l'échelle de temps nécessaire à l'observation de ces phénomènes évolutifs. La spéciation est en effet le premier pas d'une évolution à plus long terme : une fois les espèces séparées, plus rien ne peut gêner leur divergence, à l'origine de l'évolution des êtres vivants.