

# La spéciation

---

## La notion d'espèce

### *espèce et nomenclature*

La classification évolutionniste traditionnelle reconnaît sept **catégories**, c'est-à-dire sept niveaux fondamentaux de classification de plus en plus globalisants, de l'espèce (considérée comme l'unité fondamentale et irréductible de l'évolution) au règne (la plus globale des catégories) :

l'espèce ;  
le genre ;  
la famille ;  
l'ordre ;  
la classe ;  
l'embranchement (ou phylum) ;  
et le règne.

La classification cladistique, basée sur l'identification des liens de parenté entre groupes monophylétiques, définit des taxons emboîtés selon leur proximité phylétique.

Dans les 2 cas, l'espèce est considérée comme un groupe monophylétique fondamental, unité de la classification.

Chaque espèce est nommée par deux mots latins (*binomen*), le premier étant le nom du genre, et le second l'adjectif d'espèce. ex : *Canis lupus* (le loup), *Avena fatua* (la folle avoine), *Staphylococcus aureus* (le staphylocoque doré).

Le nom de genre prend une majuscule, mais pas l'adjectif d'espèce. Lorsque que l'espèce est désignée par son nom latin, le nom n'est pas précédé d'un article. On écrira : « le chien domestique comprend de nombreuses races » ou « *Canis familiaris* comprend de nombreuses races ».

Cette manière de nommer les espèces a été fixée par Carl Linné (1707-1778) et est utilisée depuis (nomenclature binominale ou linnéenne).

La nomenclature linnéenne est utilisée depuis le XVIII<sup>e</sup> siècle, mais la notion d'espèce a considérablement évolué depuis.

### *Les différentes conceptions de l'espèce*

La biologie reconnaît plusieurs significations au mot espèce : le concept *phénétique* ou *morphologique*, le concept *reproductif*, ou « *biologique* », le concept d'espèce *écologique*...

#### **concept d'espèce phénétique ou morphologique**

Selon le concept d'espèce phénétique, l'espèce est définie comme un ensemble d'organismes qui se ressemblent entre eux, tout en étant différents des autres.

#### **concept d'espèce « biologique »**

Selon ce concept, l'espèce est une communauté d'individus interféconds.

« *Les espèces sont des groupes de populations dont les membres peuvent se croiser entre eux, réellement ou potentiellement, et qui sont reproductivement isolés des autres groupes* ». Ernst Mayr, 1942).

Bien qu'il existe dans la nature des groupes d'organismes reconnus à leur similitude phénétique, et que l'on reconnaît comme espèces, le concept d'espèce phénétique est critiqué.

Il manque de « base philosophique cohérente » (Mark Ridley), et il est généralement admis qu'une définition purement phénétique de l'espèce est inadéquate. Par exemple, une définition purement morphologique de l'espèce ne rend pas compte de l'existence des espèces jumelles (espèces jumelles : espèces « biologiques », qui ont acquis un isolement reproductif mais pas de différence morphologique). Selon le concept phénétique de l'espèce, la notion d'espèce jumelle n'a pas de sens.

La définition « biologique » de l'espèce permet, elle, de rendre compte d'espèces jumelles. Elle explique également que les individus d'une même espèce présentent généralement des caractéristiques morphologiques proches. Cette ressemblance est liée au fait que les allèles des organismes sont constamment redistribués au sein du « pool génique » commun à l'ensemble des individus de l'espèce. Par contre, les espèces distinctes présentent une apparence différente parce qu'il ne se produit pas de transfert entre leurs pools géniques.

Il convient de distinguer la **définition morphologique** de l'espèce de l'utilisation de **critères morphologiques** pour la caractérisation d'une espèce. En pratique, chaque espèce est, dans la grande majorité des cas, reconnue et définie sur la base de caractères morphologiques. Cela ne signifie pas pour autant que l'existence de constellations morphologiques discrètes – c'est-à-dire séparées les unes des autres – que l'on reconnaît comme espèce soit expliquée par le concept morphologique d'espèce, sinon à supposer que les individus d'une espèce se rapportent à un « type » morphologique de l'espèce en question. Or la notion de « type » n'a aucune base biologique. C'est pourquoi la conception phénétique de l'espèce a été qualifiée de conception typologique, et rejetée pour cette même raison.

On peut se poser la question de savoir si l'espèce représente quelque chose de réel. En d'autres termes, les espèces existent-elles en tant qu'entités biologiques, séparées les unes des autres, ou bien les séparations entre espèces sont-elles « artificielles », faites par commodité par l'homme dans un continuum de variations individuelles ? Supposer une existence réelle de l'espèce correspond à la conception *réaliste* de l'espèce ; dire que les espèces n'ont pas d'existence réelle correspond à une conception *nominaliste* de l'espèce. C'était la conception de Darwin, qui niait que les espèces eussent une existence réelle.

Selon la définition « biologique » de l'espèce, définie comme une communauté de procréation, l'espèce a une existence réelle. En effet, l'isolement reproductif entre espèces fait que chaque espèce possède son propre pool génique séparé (par définition) des pools géniques des autres espèces.

(il est à noter que la notion d'isolement reproductif ne peut s'appliquer qu'à l'espèce et que par conséquent, selon cette conception, si l'espèce est une catégorie « réelle », les catégories de rang supérieur (genre, famille...) n'ont pas d'existence réelle mais une existence nominale)

*Exemple de continuum et de discontinuité* : les espèces annulaires telles que le Goéland argenté et le Goéland brun (voir diaporama de TD).

### **Par quels mécanismes se maintient la cohésion de l'espèce ?**

**1<sup>e</sup> hypothèse** : le flux génique est le principal responsable du maintien de l'identité de l'espèce (théorie du flux génique) (E. Mayr)

**2<sup>e</sup> hypothèse** : la pression de sélection est la principale responsable du maintien de l'identité de l'espèce (théorie adaptative) (G. G. Simpson)

Selon la première hypothèse, le flux génique tend à réduire les divergences locales à l'intérieur d'une espèce. « Une population ne peut pas se modifier énormément tant qu'elle est exposée aux effets normalisateurs du flux génique » (E. Mayr). De manière symétrique, l'absence d'interfécondité doit se traduire par une divergence entre les populations reproductivement isolées les unes de autres.

Selon la seconde hypothèse, les espèces sont adaptées aux ressources dont elles dépendent. Si les ressources sont discontinues, la sélection adaptative donnera lieu à une divergence malgré les effets normalisateurs du flux génique.

*exemple d'Agrostis tenuis (Agrostide capillaire).* le flux génique ne suffit pas à maintenir la cohésion de l'espèce, même s'il y participe. (voir diaporama de TD)

*exemple de l'Escargot des bois (Cepaea nemoralis) des Pyrénées :* la sélection adaptative suffit à maintenir la cohésion de l'espèce, en absence de flux génique. (voir diaporama de TD)

Ces exemples montrent que, malgré les effets normalisateurs du flux génique, la sélection adaptative peut être suffisamment forte pour entraîner une divergence. Il est toutefois vraisemblable que, dans la nature, flux génique et sélection adaptative ne constituent pas des facteurs opposés. Un conflit entre flux génique et sélection entraînera une modification du comportement reproducteur. C'est ce que l'on peut observer avec *Agrostis tenuis*, dont les deux variants (métallosensible et métallorésistant) ont des périodes de floraison sensiblement différentes.

Le fait que, au moins dans une certaine mesure, la structure et les comportements des organismes soient adaptés aux ressources qu'ils exploitent et aux habitats qu'ils occupent a conduit au concept d'espèce écologique.

### **concept d'espèce écologique**

Selon ce concept, les populations sont poussées à constituer des ensembles phénétiques que nous distinguons en tant qu'espèces parce que les processus écologiques qui contrôlent le partage des ressources tendent à produire de tels ensembles.

Le concept d'espèce écologique suppose que les niches écologiques occupent des zones discrètes, séparées. Or les ressources peuvent être distribuées selon un spectre continu.

*« L'existence de séries discontinues d'espèces en présence d'un spectre continu de ressources nous amènent à invoquer, en dehors de processus purement écologiques, l'isolement reproductif, [...] aspect fondamental du concept d'espèce biologique. Pour comprendre la spéciation dans la nature, nous devons vraisemblablement nous référer à ces deux concepts qui nous apparaissent ainsi comme complémentaires. » (Mark Ridley)*

### **Mécanismes d'isolement reproductif (d'après Dobzhanky, 1970)**

**A. Mécanismes précopulatoires ou prézygotiques** (préviennent la formation de zygotes hybrides)

1. *isolement écologique ou d'habitat*. Dans une même région géographique, les populations occupent des habitats différents.
2. *isolement saisonnier ou temporel*. La floraison ou la copulation ont lieu à des moments différents.
3. *isolement sexuel ou éthologique*. L'attraction sexuelle entre membre d'espèces différentes est faible ou nulle.
4. *isolement mécanique*. Une incompatibilité anatomique entre organes génitaux ou floraux empêche la fécondation ou la pollinisation.
5. *isolement par les pollinisateurs*. Chez les plantes à fleurs, des espèces voisines attirent spécifiquement des insectes pollinisateurs différents.
6. *isolement gamétique*. Les gamètes mâles et femelles d'espèces différentes ne s'attirent pas mutuellement (fécondation externe) ; les gamètes ou gamétophytes d'une espèce ne survivent pas dans les conduits génitaux ou les styles d'une autre espèce.

**B. Mécanismes postcopulatoires ou postzygotiques** (réduisent la viabilité ou la fertilité des zygotes hybrides)

1. *léthalité des hybrides*. La viabilité des hybrides est faible ou nulle.
2. *stérilité des hybrides*. Les hybrides F<sub>1</sub> d'un sexe, ou des deux, sont incapables de produire des gamètes fonctionnels.
3. *dégénérescence des hybrides*. La viabilité ou la fertilité des hybrides de deuxième génération (F<sub>2</sub>) ou de croisement en retour (backcross) est réduite.

### **Exemples de mécanismes d'isolement reproductif**

#### ***Reproduction des crapauds***

Il existe aux États-Unis deux espèces de crapauds apparentés, *Bufo fowleri* et *Bufo americanus*. Dans le centre et l'est des États-Unis, *B. americanus* se reproduit plus tôt que *B. fowleri*. On ne trouve pas d'hybride dans ces régions. Dans le Michigan et l'Indiana, les deux espèces se reproduisent au même moment, et on trouve un hybride fertile et vigoureux. (voir diaporama de TD)

#### ***Préférence acoustique des grillons***

Il existe aux États-Unis plus d'une vingtaine d'espèce de grillons. Les mâles de chaque espèce ont un chant caractéristique. Afin de tester les préférences acoustiques des femelles, on utilise un labyrinthe en Y. L'animal est maintenu et le labyrinthe se déplace. Des haut-parleurs peuvent diffuser, de part et d'autre, des chants d'espèces différentes. On constate que les femelles se dirigent dans la direction du chant de leur propre espèce. Elles ne procréent qu'avec un mâle qui le chante. (voir diaporama de TD)

#### ***Mulet et bardot.***

Le cheval (*Equus caballus*) et l'âne (*Equus asinus*) sont deux espèces domestiques proches. Le croisement entre ces deux espèces donne un hybride (mulet = croisement d'une jument et d'un baudet ; bardot = croisement d'une ânesse et d'un étalon) stérile. (voir diaporama de TD)

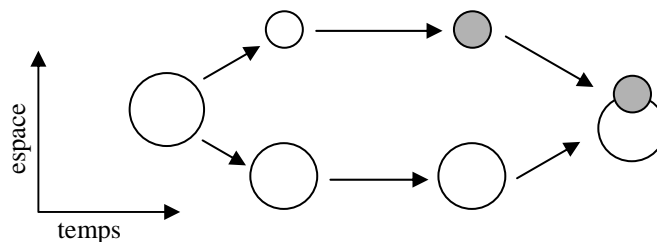
## Les modalités de la spéciation

La spéciation est le processus par lequel une espèce mère se scinde en plusieurs espèces filles.  
 « L'évènement capital dans l'origine d'une espèce nouvelle est son isolement reproductif. [...] Dès lors, la constitution d'une nouvelle espèce restera une énigme si nous ne comprenons pas comment s'installe, entre celle-ci et l'espèce ancestrale, une barrière de procréation » (Mark Ridley).

On peut imaginer plusieurs processus par lesquels, dans une espèce unique, c'est-à-dire une population d'individus interféconds, une variation génétique peut s'installer dans une partie de l'espèce et mener à l'isolement reproductif.

### spéciation allopatrique

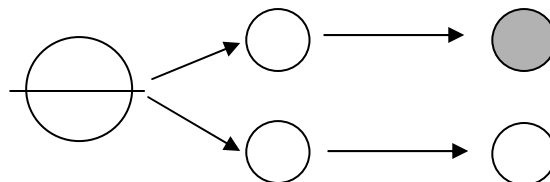
Selon la théorie de la spéciation allopatrique (*allopatrique = autre lieu*), le processus commence par la séparation géographique d'une partie des membres de l'espèce. Les deux populations ainsi géographiquement séparées subissent des modifications différentes dans leurs milieux distincts. Si la divergence est suffisante, jusqu'à la perte de l'interfécondité, les deux populations constitueront alors deux espèces distinctes, même si, ultérieurement, l'isolement géographique initial disparaît.



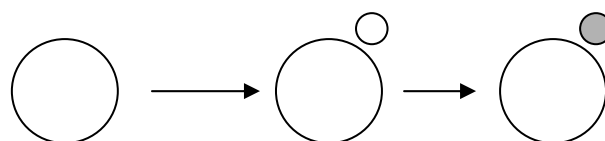
La spéciation allopatrique est cohérente en théorie, et repose sur les faits établis. Les espèces annulaires, par exemple, montrent que la variation géographique peut aller jusqu'à la spéciation.

La spéciation allopatrique peut s'effectuer selon deux modalités différentes.

Dans le premier modèle, une barrière physique vient diviser l'aire géographique d'une espèce de telle sorte que la population initiale soit subdivisée en deux parties à peu près égales. C'est ce que l'on appelle le modèle « en haltère », ou la *spéciation par subdivision*.

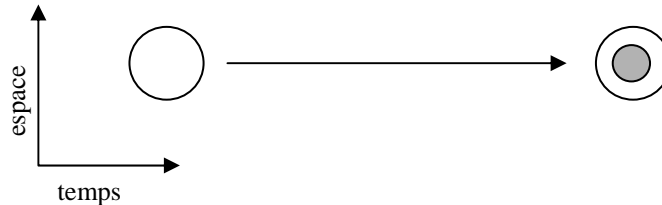


Dans le second modèle, c'est une petite sous-population, en marge de l'aire géographique de l'espèce, qui se trouve géographiquement isolée. Il s'agit de la *spéciation par isolat périphérique*.



### spéciation sympatrique

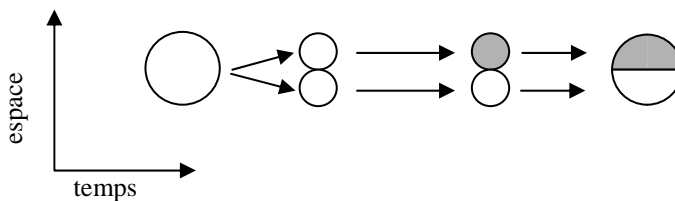
Selon la théorie sympatrique, un processus de divergence peut avoir lieu sans séparation géographique des deux populations. Tout d'abord, la sélection naturelle favorise l'évolution de deux formes à l'intérieur de l'aire de répartition d'une espèce. Si la pression de sélection est suffisante, deux formes distinctes peuvent diverger malgré le flux génique (par exemple *A. tenuis* sur les crassiers métallifères).



L'étude par Tauber & Tauber des deux espèces de chrysopes *Chrisopa carnea* et *C. downesi* en Amérique du Nord montre que ces deux espèces ont pu apparaître par spéciation sympatrique. (voir diaporama de TD)

### spéciation parapatrique

La spéciation parapatrique (ou semi-géographique) est une situation intermédiaire entre les spéciations allopatrique et sympatrique. Dans ce cas, la divergence a lieu entre des populations contiguës.



L'indication principale en faveur d'un tel modèle de spéciation est l'existence de zone d'hybridation entre deux espèces.

Si la spéciation allopatrique est reconnue comme un mode effectif et fréquent de spéciation, tous les biologistes ne sont pas d'accord pour admettre que la spéciation puisse également se faire selon un modèle sympatrique. La question est de savoir si toutes, ou presque, les spéciations sont allopatriques, ou seulement certaines d'entre elles.