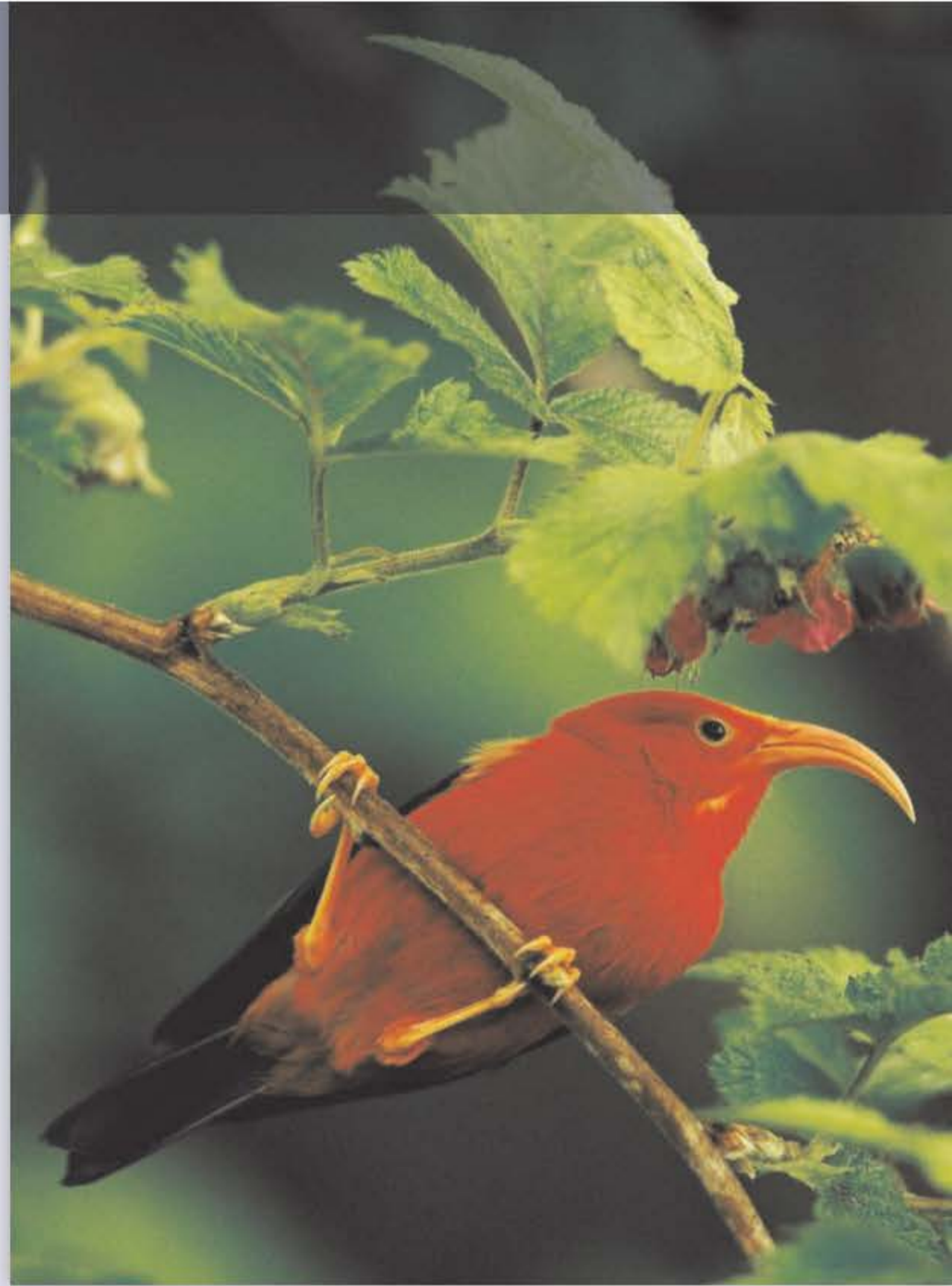


CHAPITRE 22

L'origine des espèces

Aperçu du chapitre

- 22.1 La nature des espèces et le concept d'espèce biologique
- 22.2 Sélection naturelle et isolement reproducteur
- 22.3 Le rôle de la dérive génétique et de la sélection naturelle dans la spéciation
- 22.4 La géographie de la spéciation
- 22.5 Radiation adaptative et diversité biologique
- 22.6 Le rythme de l'évolution
- 22.7 Spéciation et extinction au fil du temps



Introduction

Bien que Darwin ait intitulé son livre *L'origine des espèces*, en fait il n'a jamais discuté ce qu'il appelait le « mystère des mystères » ; comment une espèce donne naissance à une autre. Son plaidoyer concernait l'évolution par sélection naturelle ; comment une espèce évolue au cours du temps pour s'adapter aux changements de son environnement. D'importance fondamentale pour la biologie de l'évolution, le processus d'adaptation n'explique cependant pas comment une espèce peut en générer une autre, un processus appelé spéciation. Comme nous le verrons, l'adaptation peut être impliquée dans le processus de spéciation, mais elle n'est pas indispensable.

Avant que nous ne puissions discuter comment une espèce peut en donner une autre, nous avons besoin de comprendre ce qu'est exactement une espèce. Même si la définition d'une espèce est d'importance fondamentale en biologie de l'évolution, ce problème n'a pas encore été complètement résolu et reste un thème qui suscite des recherches et des débats considérables.

22.1 La nature des espèces et le concept d'espèce biologique

Objectifs

1. Distinguer le concept biologique d'espèce du concept écologique d'espèce.
2. Définir les deux types de mécanismes d'isolement reproducteur.
3. Décrire la relation entre les mécanismes de l'isolement reproducteur avec le concept biologique de l'espèce.

Tout concept d'une espèce doit prendre en compte deux phénomènes : la distinction d'espèces qui se développent ensemble en un même endroit, et la connexion entre différentes populations appartenant à la même espèce.

Des espèces sympatriques occupent le même endroit mais restent distinctes

Placez une mangeoire pour oiseaux sur votre balcon ou à l'arrière de votre maison et vous allez attirer une grande variété d'oiseaux (surtout si vous y mettez différentes sortes de nourriture). Dans le Midwest des États-Unis, par exemple, vous pourriez voir régulièrement un cardinal, un geai bleu, un pic mineur, un roselin familier et même un colibri en été.

Après plusieurs jours d'observation attentive, vous serez à même de distinguer facilement ces différentes espèces. En effet, ces espèces qui occupent le même territoire (dites **sympatriques**) sont des entités distinctes qui sont phénotypiquement différentes, utilisent différentes parties de l'habitat et ont un comportement particulier. Cette observation s'avère en général exacte non seulement pour les oiseaux, mais aussi pour la plupart des autres types d'organismes.

Occasionnellement, deux espèces vivant ensemble paraissent identiques. Dans la plupart des cas, cependant, notre incapacité à les distinguer est due au fait que nous recourons uniquement à notre sens principal, la vue. Lorsqu'on compare les appels d'accouplement ou les produits chimiques sécrétés par ces espèces, en général de grandes différences apparaissent. En d'autres mots, si nous avons du mal à les distinguer, les animaux entre eux n'ont pas cette difficulté.

Des populations d'une espèce montrent une variation géographique

Au sein d'une seule espèce, les individus de populations qui occupent des territoires différents peuvent être plus ou moins distincts l'un de l'autre. Dans les zones où ces populations s'approchent l'une de l'autre, des individus montrent souvent des combinaisons de caractères propres à chacune des populations (figure 22.1). En d'autres mots, même si des populations séparées géographiquement paraissent distinctes, elles sont en général connectées par la présence de populations qui ont des caractéristiques intermédiaires.

Le concept biologique d'espèce se focalise sur la capacité d'échanger des gènes

Qu'est-ce qui pourrait expliquer la distinction entre espèces sympatriques et des populations géographiquement séparées mais appartenant

à la même espèce ? Une explication évidente est que des gènes ne peuvent être échangés qu'entre membres d'une même espèce. Si des espèces sympatriques pouvaient se communiquer leurs gènes, on s'attendrait à la perte rapide des caractères distinctifs puisque les patrimoines génétiques (c.-à-d. tous les allèles présents dans une espèce) de ces différentes espèces deviendraient homogènes. Ainsi, l'incapacité des espèces sympatriques d'échanger des gènes leur permet de rester distinctes. À l'inverse, la capacité de populations géographiquement séparées, mais appartenant à la même espèce, de partager des gènes par le processus du flux génique peut garder ces populations intégrées comme membres de la même espèce.

Sur base de ces idées, le biologiste de l'évolution, Ernst Mayr, a introduit le **concept biologique d'espèce**, qui définit l'*espèce* comme : « ...un groupe de populations naturelles au sein duquel les individus peuvent, réellement ou potentiellement, échanger du matériel génétique, toute espèce étant séparée des autres par isolement reproducteur. »

En d'autres mots, le concept d'espèce biologique définit une espèce comme un groupe de populations dont les membres s'accouplent et produisent une descendance fertile, ou le feraient s'ils venaient à se rencontrer. Inversement, les populations dont les membres ne se croisent pas ou ne peuvent produire une descendance fertile sont dites **isolées sur le plan de la reproduction** et, donc membres d'espèces différentes.

Quelle est la cause de cet isolement reproducteur ? Si des organismes ne peuvent échanger leurs gènes ou ne peuvent produire une descendance fertile, ils appartiennent clairement à des espèces différentes. Cependant, certaines populations considérées comme des espèces séparées peuvent s'accoupler et produire une progéniture fertile, mais elles ne le font pas ordinairement dans les conditions naturelles. On les considère comme isolées sur le plan reproducteur puisqu'en général elles ne sont à même d'échanger leurs gènes.

Le tableau 22.1 reprend les étapes qui comportent des barrières pouvant empêcher une reproduction féconde. De tels obstacles sont dits **mécanismes d'isolement reproducteur** puisqu'ils préviennent les échanges génétiques entre espèces. Nous présenterons certains exemples en commençant par ceux qui empêchent la formation de zygotes ; ils sont appelés **mécanismes prézygotiques d'isolement**. Les

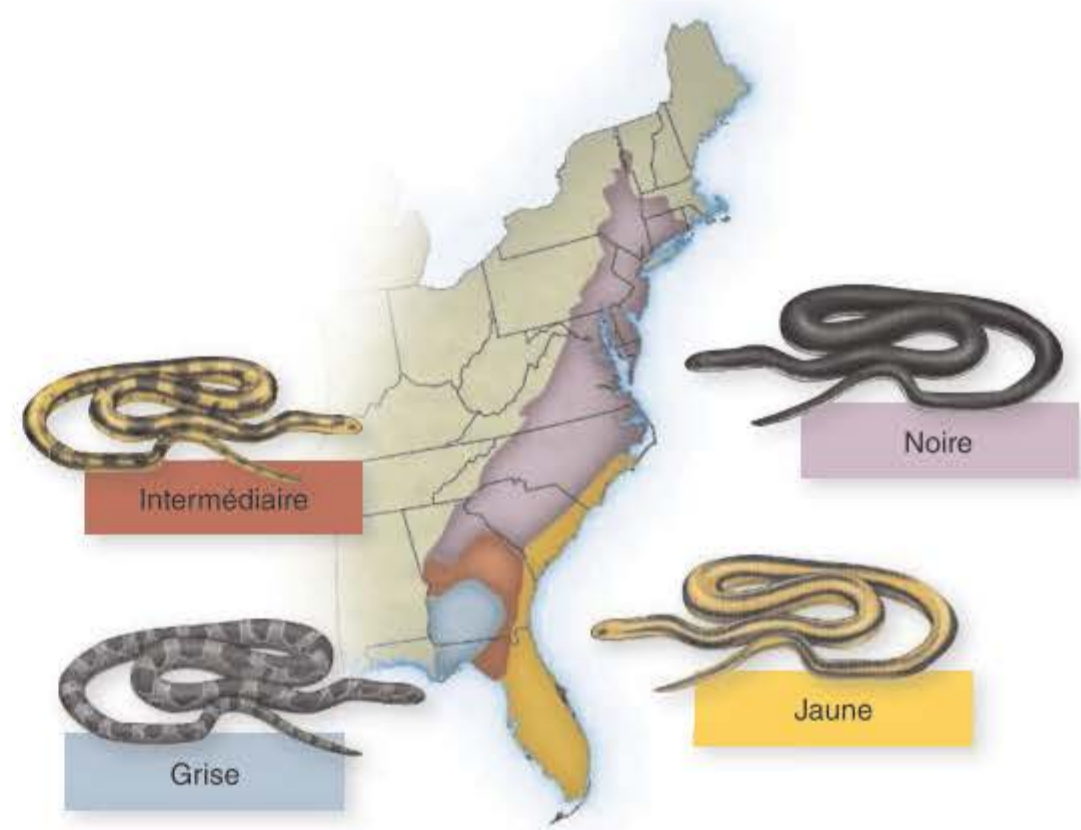


Figure 22.1 Variation géographique chez *Lampropeltis triangulum* (couleuvre tachetée). Bien que les sous-espèces paraissent phénotypiquement assez distinctes, elles restent connectées par des populations dont le phénotype est intermédiaire.

TABLEAU 22.1 Mécanismes d'isolement reproducteur	
Mécanisme	Description
MÉCANISMES D'ISOLEMENT PRÉZYGOTIQUE	
Isolement écologique	 <p>Les espèces vivent dans la même zone, mais elles occupent différents habitats et se rencontrent rarement.</p>
Isolement comportemental	 <p>Les espèces diffèrent par leur parade nuptiale.</p>
Isolement temporel	 <p>Les espèces se reproduisent au cours de saisons différentes ou à des moments différents de la journée.</p>
Isolement mécanique	 <p>Des différences structurales entre espèces empêchent l'accouplement.</p>
Prévention de la fusion des gamètes	 <p>Les gamètes d'une espèce sont peu compatibles avec les gamètes d'une autre espèce ou avec le tractus reproductif de l'autre espèce.</p>
MÉCANISMES D'ISOLEMENT POSTZYGOTIQUE	
Hybrides non viables ou stériles	 <p>Les embryons hybrides ne se développent pas correctement ; les adultes hybrides ne survivent pas dans la nature, sont stériles ou peu féconds.</p>

Les mécanismes postzygotiques d'isolement préviennent le fonctionnement approprié des zygotes après leur formation.

Des mécanismes prézygotiques d'isolement préviennent la formation d'un zygote

Les mécanismes qui préviennent la formation d'un zygote comprennent l'isolement écologique ou environnemental, l'isolement comportemental, l'isolement temporel, l'isolement mécanique et la prévention de la fusion des gamètes.

Isolement écologique

Même si deux espèces vivent sur le même territoire, elles peuvent occuper des parties différentes de cet environnement et ainsi ne pas s'hybrider parce qu'elles ne se rencontrent pas. Par exemple, en Inde, les territoires des lions et des tigres se sont superposés jusqu'il y a environ 150 ans, mais on n'a pas rapporté l'existence d'hybrides naturels. Les lions vivaient surtout dans la savane et chassaient en groupe, alors que les tigres, créatures plutôt solitaires, occupaient la forêt (figure 22.2). À cause de ces différences écologiques et comportementales, les lions et les tigres se rencontraient rarement, même si leurs territoires se superposaient sur des milliers de kilomètres carrés.

Dans un autre exemple, les territoires de deux crapauds, *Bufo woodhousei* et *B. americanus*, se chevauchent en partie. Bien que ces deux espèces puissent produire des hybrides viables, elles ne se reproduisent pas entre elles parce qu'elles n'utilisent pas les mêmes parties de l'habitat pour leur reproduction. Alors que *B. woodhousei* préfère se reproduire dans les rivières, *B. americanus* choisit les flaques d'eau de pluie.

Des situations semblables s'observent pour les plantes. Deux espèces de chênes poussent en Californie : *Quercus lobata* (valley oak ou chêne de vallée) et *Q. dumosa* (scrub oak ou chêne nain). Le chêne de vallée, un arbre élégant à feuillage caduc qui peut atteindre 35 mètres de haut, pousse dans les sols fertiles des prairies en pente douce et au fond des vallées. Par contre, le chêne nain est un arbrisseau toujours vert, ne mesurant que 1 à 3 mètres, qui forment souvent un sous-bois dense connu sous le nom de chaparral. Le chêne nain pousse sur les fortes pentes dans des sols peu fertiles. Des hybrides entre ces deux chênes différents existent et sont fertiles, mais ils sont rares. Les habitats nettement distincts des parents limitent les contacts, et il n'existe pas d'habitat intermédiaire où les hybrides pourraient prospérer.

Isolement comportemental

Le chapitre 54 décrit la parade nuptiale souvent très ordonnée pratiquée par divers groupes d'animaux. Les espèces apparentées comme celles des oiseaux diffèrent souvent dans la manière de faire la cour, ce qui contribue à les maintenir distinctes dans la nature même si elles habitent les mêmes endroits (figure 22.3). Les espèces sympatriques évitent l'accouplement avec des membres d'une autre espèce de diverses manières : tous les modes de communication imaginables paraissent être utilisés par certaines espèces. Des différences dans les signaux visuels, comme nous venons de le voir, sont fréquentes. Cependant, d'autres types d'ani-



Figure 22.2 Les lions et les tigres sont écologiquement isolés.

En Inde, les territoires occupés par les lions et les tigres se superposent. Cependant, ces animaux ne s'hybrident pas dans la nature parce qu'ils occupent diverses parties de l'habitat. Les lions vivent dans la savane tandis que les tigres, animaux solitaires, vivent dans la forêt. Des hybrides, comme ce tigrion (ou tiglon), ont été produits en captivité, mais l'hybridation ne s'observe pas dans la nature.



Figure 22.3 Des différences dans la parade nuptiale peuvent isoler des espèces d'oiseaux apparentées. Ces fous à pattes bleues des Galápagos choisissent leur partenaire après une parade nuptiale très élaborée. Ce mâle lève la patte selon un rituel qui met en valeur la couleur bleue de ses pattes. Chez deux autres espèces apparentées des Galápagos, ce comportement est très différent.

maux se basent davantage sur d'autres modes de communication. De nombreuses espèces, comme les grenouilles, les oiseaux et divers insectes, utilisent des cris particuliers pour attirer les partenaires. On présume que ces appels diffèrent pour les espèces sympatriques. De même, les « chants » des chrysopes sont produits lorsqu'elles frottent leur abdomen contre la surface sur laquelle elles se trouvent, et les espèces sympatriques produisent des variétés de vibrations différentes (figure 22.4).

D'autres espèces se basent sur la détection de signaux chimiques, appelés **phéromones**. L'usage de phéromones par les phalènes a été particulièrement bien étudié. Lorsqu'elles sont prêtes à la reproduction, les phalènes femelles émettent une phéromone que les mâles détectent à grande distance. Les espèces sympatriques diffèrent par la phéromone qu'elles produisent : soit elles utilisent des produits chimiques différents, soit elles utilisent les mêmes substances, mais en proportions différentes. Des études en laboratoire indiquent que les mâles sont remarquablement aptes à distinguer les phéromones de leur propre espèce de celles qui sont libérées par d'autres espèces ou même de produits synthétiques semblables, mais non identiques, à ceux de leur propre espèce.

Certaines espèces utilisent même l'électroréception. Des poissons électriques d'Afrique et d'Asie du sud ont des organes spécialisés dans leur queue qui produisent des décharges électriques et des électrorécepteurs sur leur peau qui détectent les charges électriques. Ces décharges servent aux interactions sociales ; des expériences sur place indiquent que les mâles peuvent distinguer les signaux produits par leur propre espèce de ceux émis par d'autres, probablement sur base du rythme des impulsions électriques.

Isolement temporel

Lactuca graminifolia et *L. canadensis*, deux espèces de laitues sauvages, poussent ensemble le long des routes dans tout le sud-est des États-Unis. Expérimentalement à partir de ces deux espèces, on produit facilement des hybrides parfaitement fertiles, mais dans la nature, de tels hybrides sont rares parce que *L. graminifolia* fleurit tôt au printemps alors que *L. canadensis* fleurit en été. Lorsque leur période de floraison se superpose, comme cela survient parfois, les deux espèces produisent des hybrides, qui peuvent devenir localement abondants.

De nombreuses espèces d'amphibiens étroitement apparentés se reproduisent en des saisons différentes, ce qui prévient l'hybridation

interspécifique. Par exemple, cinq espèces de grenouilles du genre *Rana* vivent ensemble dans une large zone de l'est des États-Unis, mais les hybrides sont rares puisque le moment optimal de reproduction diffère d'une espèce à l'autre.

Isolement mécanique

Des différences structurales empêchent les accouplements entre certaines espèces animales apparentées. À part un caractère aussi évident que la taille, la structure des organes copulateurs du mâle ou de la femelle peut être une cause d'incompatibilité. Chez beaucoup d'insectes et d'autres groupes d'arthropodes, les organes sexuels, particulièrement ceux du mâle, sont si divers qu'ils sont utilisés comme base principale pour distinguer les insectes.

De même, les fleurs d'espèces végétales apparentées diffèrent souvent de manière significative dans leurs proportions et leurs structures. Certaines de ces différences limitent le transfert de pollen d'une espèce à l'autre. Par exemple, les abeilles peuvent transporter le pollen d'une espèce en le fixant à une certaine portion de leur corps ; si cette zone ne vient pas en contact avec les structures réceptives des fleurs d'une autre espèce de plante, le pollen ne sera pas transféré.

Prévention de la fusion des gamètes

Chez les animaux qui libèrent leurs gamètes directement dans l'eau, les ovules et les spermatozoïdes produits par des espèces différentes peuvent ne pas s'attirer. De nombreux animaux terrestres sont incapables de s'hybrider du fait que les spermatozoïdes d'une espèce fonctionnent mal dans le tractus reproducteur d'une autre, empêchant toute fécondation. Dans le cas des plantes, la croissance des tubes polliniques peut être empêchée chez les hybrides de différentes espèces. Tant chez les animaux que chez les végétaux, de tels mécanismes d'isolement préviennent l'union des gamètes, même après la réussite de l'union sexuelle.

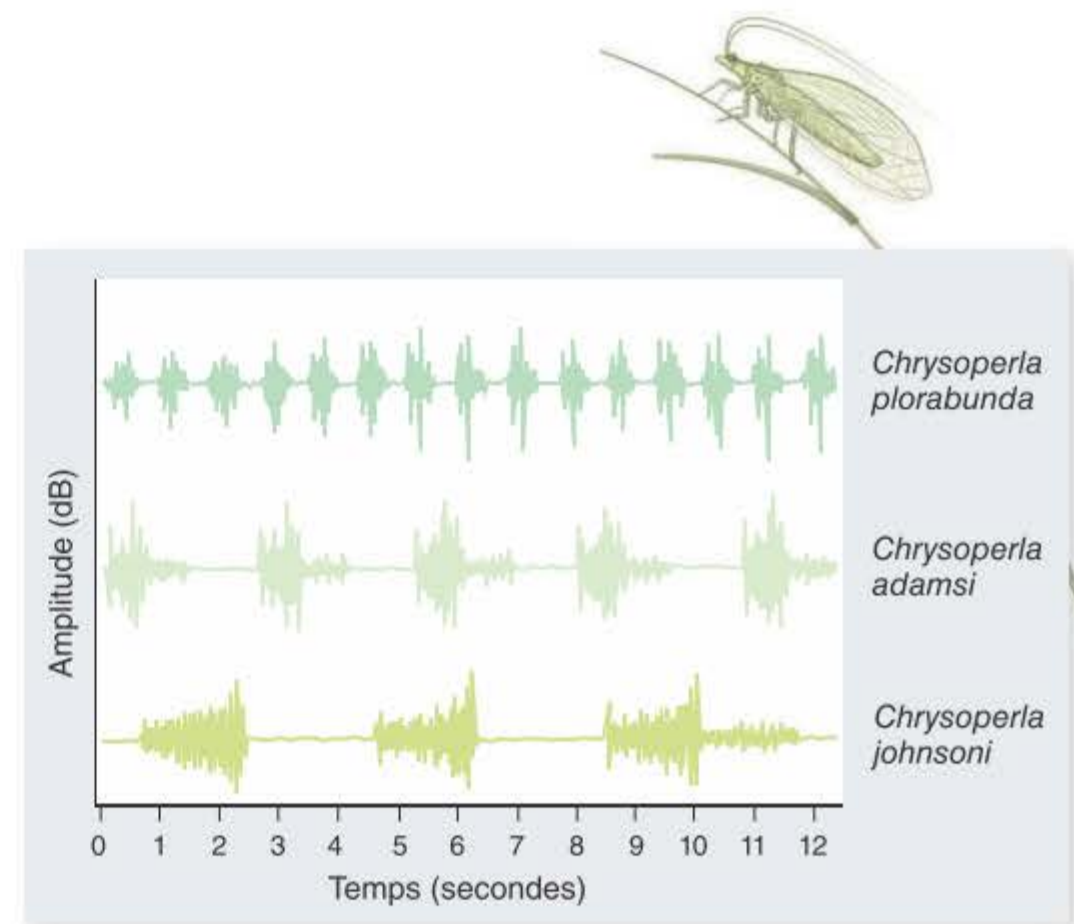


Figure 22.4 Différences dans les parades nuptiales des espèces sympatriques des chrysopes. Les chrysopes sont de petits insectes qui, pour attirer leur partenaire, recourent à des signaux acoustiques qu'ils produisent en faisant vibrer la surface sur laquelle ils se trouvent au moyen de leur abdomen. Comme ces enregistrements l'indiquent, les sons produits par des espèces sympatriques diffèrent nettement. Les femelles, qui détectent les appels transmis par des surfaces solides comme les branches, sont capables de distinguer les appels d'espèces différentes, mais ne répondent qu'à l'appel propre à l'espèce.

Les mécanismes postzygotiques d'isolement préviennent le développement normal en adultes reproducteurs

Tous les facteurs dont nous avons discuté tendent à prévenir l'hybridation, mais si des accouplements hybrides surviennent et que les zygotes sont produits, de nombreux facteurs peuvent encore empêcher ceux-ci d'aboutir à des individus féconds et fonctionnant normalement.

Comme nous l'avons vu au chapitre 19, l'embryogenèse est un processus complexe chez toutes les espèces. Chez les hybrides, les compléments génétiques des deux espèces peuvent être si différents qu'ils ne peuvent fonctionner ensemble normalement au cours du développement embryonnaire. Par exemple, l'hybridation entre une chèvre et un mouton produit habituellement des embryons qui meurent à un stade précoce du développement.

Les grenouilles léopard (*Rana pipiens*) de l'est des États-Unis forment un groupe d'espèces similaires, que l'on a cru longtemps ne former qu'une seule espèce (figure 22.5). Cependant, un examen minutieux a révélé que malgré leur ressemblance, les croisements de ces différentes grenouilles étaient rarement féconds en raison de difficultés qui surviennent au cours du développement de l'œuf fécondé. De nombreux essais d'hybridation ont échoué même en laboratoire. Des exemples de ce type, dans lesquels des espèces semblables n'ont été identifiées que lors d'expériences d'hybridation, sont fréquents chez les plantes.

Même si les embryons hybrides survivent, ils peuvent ne pas se développer normalement. Si les hybrides sont plus faibles que les parents, dans la nature, ils seront presque certainement éliminés. Même s'ils sont vigoureux et forts, comme la mule, hybride né du croisement d'une jument et d'un âne, ils peuvent être stériles et donc incapables de contribuer à la descendance.

Les hybrides peuvent être stériles à cause du développement anormal des organes sexuels, à cause d'un appariement incorrect durant la méiose entre les chromosomes provenant des parents respectifs ou à cause de diverses autres anomalies. Dans le cas de la mule, par exemple, les espèces parentales ont des nombres différents de chromosomes et, en conséquence, les chromosomes de la mule ne peuvent s'aligner de manière adéquate durant la méiose, rendant l'animal stérile.

Le concept biologique d'espèce n'explique pas toutes les observations

Le concept d'espèce biologique a contribué efficacement à la compréhension de l'existence des diverses espèces dans la nature. Néanmoins, il ne prend pas en compte toutes les observations, ce qui a conduit certains biologistes à proposer d'autres définitions de l'espèce.

Une critique porte sur la nature de l'isolement reproducteur réel auquel toutes les espèces sont soumises. Par définition, selon le concept d'espèce biologique, les espèces ne peuvent se croiser ni produire une progéniture féconde. Cependant, récemment, les biologistes ont détecté, beaucoup plus que l'on ne l'avait réalisé, des hybrides entre populations coexistant apparemment comme des entités biologiques distinctes.

Les botanistes ont toujours su que les hybridations peuvent survenir fréquemment entre espèces végétales. Par exemple, plus de 50 % des espèces végétales californiennes reprises dans une seule étude étaient mal définies sur base de leur isolement génétique. Une telle coexistence sans isolement génétique peut être de longue durée : des fossiles montrent que le peuplier baumier (ou balsamifère) et le peuplier del-



Figure 22.5 Isolement postzygotique chez les grenouilles

léopard. Ces quatre espèces se ressemblent étroitement par leurs caractères externes. Leur statut d'espèces séparées fut d'abord suspecté lorsque les embryons des hybrides produits en laboratoire par quelques couples de ces espèces se sont avérés déficients. Des recherches ultérieures ont montré que les appels des quatre espèces différaient nettement, indiquant ainsi que ces espèces étaient soumises à des mécanismes pré- et postzygotiques d'isolement.

toïde (ou liard) ont été phénotypiquement distincts pendant 12 millions d'années, mais au cours de ce temps, ils ont produit régulièrement des hybrides. C'est pourquoi, de nombreux botanistes ont longtemps considéré que la notion d'espèce biologique ne concernait que les animaux.

Il est devenu de plus en plus évident que l'hybridation n'est pas non plus aussi rare qu'on le croyait chez les animaux. Ces dernières années, de nombreux cas ont été relevés. Une revue récente rapportait que parmi les 10.000 espèces mondiales d'oiseaux, près de 10 % s'étaient spontanément hybridées.

Les pinsons (géospizes) des Galápagos fournissent un exemple particulièrement bien étudié. Trois espèces de l'île Daphne Major, le pinson terrestre moyen, le pinson des cactus et le petit pinson terrestre, sont morphologiquement très différents, et occupent des niches écologiques différentes. Les études de Peter et Rosemary Grant de ces 30 dernières années ont montré qu'en moyenne 2 % des pinsons terrestres moyens et 1 % des pinsons terrestres des cactus s'accouplaient avec une autre espèce chaque année. De plus, la progéniture hybride ne paraissait pas désavantagée en termes de survie et de reproduction. Bien que l'importance de cet échange génétique ne soit pas négligeable, et que l'on s'attende à ce que ces espèces fusionnent pour former une population diversifiée sur le plan génétique, elles gardent, malgré tout, leurs caractères distinctifs.

Il ne faut pas conclure que l'hybridation est rampante dans tout le monde animal. La plupart des espèces d'oiseaux ne s'hybrident pas, et très peu probablement le font de manière significative. Il n'en reste pas moins qu'il y a suffisamment de cas d'hybridation pour jeter le doute sur l'idée que l'isolement reproducteur est la seule force maintenant l'intégrité de l'espèce.

Sélection naturelle et maintien des différences entre espèces

Selon une autre hypothèse, c'est la sélection naturelle qui maintiendrait les distinctions entre espèces, l'idée étant que chaque espèce s'est adaptée à sa niche naturelle. La sélection stabilisante, décrite au chapitre 20, maintient alors les adaptations de l'espèce, l'hybridation exerçant peu d'effet puisque la sélection naturelle purge rapidement le patrimoine génétique des allèles introduits par d'autres espèces.

Cependant, comme nous l'avons vu au chapitre 20, l'interaction entre le flux génique et la sélection naturelle peut avoir des conséquences diverses. Dans certains cas, une forte sélection peut noyer tous les effets du flux génique. C'est ainsi que la sélection naturelle peut maintenir les différences entre espèces face au flux génique. Mais dans d'autres situations, le flux génique est tel qu'il empêche la sélection naturelle d'éliminer de la population des allèles moins performants ; dans ce cas le concept d'espèce biologique serait applicable.

Autres faiblesses du concept biologique d'espèce

D'autres critiques ont été émises à propos du concept biologique d'espèce. Par exemple, il peut être difficile de l'appliquer à des populations qui ne se rencontrent pas dans la nature. Puisque ces individus n'entrent pas en contact, il est impossible de savoir si des métissages peuvent survenir naturellement.

On peut bien sûr vérifier expérimentalement s'ils peuvent produire des hybrides fertiles, mais cette information est insuffisante puisque de nombreuses espèces qui coexistent sans s'accoupler dans la nature s'hybrident facilement dans les conditions artificielles du laboratoire. En conséquence, juger si de telles populations constituent des espèces différentes devient finalement arbitraire. De plus, le concept est plus restreint que le nom ne le suggère. De nombreux organismes sont asexués et se reproduisent sans fécondation ; l'isolement reproducteur ne signifie donc rien pour ces organismes.

Pour ces raisons, on a proposé une foule d'autres critères pour définir l'espèce. Beaucoup sont propres à un type particulier d'organismes, et aucun n'est applicable universellement. En vérité, il n'y a peut-être pas une explication unique au maintien de l'identité d'une espèce. Étant donné l'incroyable diversité des végétaux, des animaux et des micro-organismes dans tous les aspects de leur biologie, il n'est peut-être pas étonnant que des processus distincts opèrent dans des organismes différents.

De plus, certains scientifiques se sont détournés des processus qui contrôlent l'intégrité des espèces et examinent plutôt l'histoire évolutive des populations. Ces concepts d'espèces généalogiques font actuellement l'objet d'un grand débat et seront approfondis au chapitre 23.

Questions d'apprentissage 22.1

Les espèces sont des populations d'organismes qui se distinguent d'autres espèces coexistantes et qui sont interconnectées géographiquement. Le concept d'espèce biologique définit dès lors une espèce sur base de la capacité des individus de se reproduire entre eux. Les mécanismes de l'isolement reproducteur préviennent les croisements productifs entre espèces. Le concept d'espèce écologique repose sur l'adaptation et la sélection naturelle comme une force de maintien de la séparation des espèces.

- Comment la capacité d'échanger des gènes peut-elle expliquer pourquoi des espèces sympatriques restent distinctes, alors que des populations d'une espèce géographiquement dispersée restent connectées ?
- Comment le concept d'espèce écologique explique-t-il ce phénomène ?

22.2 Sélection naturelle et isolement reproducteur

Objectifs

1. Définir le renforcement dans le contexte de l'isolement reproducteur.
2. Expliquer les conséquences possibles lorsque deux populations qui sont isolées partiellement sur le plan de la reproduction deviennent sympatriques.

Une des plus anciennes questions dans le domaine de l'évolution est : comment une espèce ancestrale peut-elle se différencier en deux espèces dérivées ? Si l'on définit une espèce sur base de l'isolement reproducteur, le processus de spéciation est identique à l'évolution des mécanismes d'isolement reproducteur.

La sélection peut renforcer des mécanismes d'isolement

La formation d'une espèce est un processus continu ; en conséquence, deux populations peuvent n'être que partiellement isolées sur le plan de la reproduction. Par exemple, en raison de différences écologiques et comportementales, des individus de deux populations peuvent avoir plus de chance de s'accoupler avec des membres de leur propre population, encore que des accouplements entre populations puissent encore survenir. Si l'accouplement survient et si la fertilisation produit un zygote, les barrières postzygotiques peuvent aussi être incomplètes : des difficultés de développement peuvent aboutir à une survie moindre des embryons ou à une fécondité réduite, mais certains individus peuvent survivre et se reproduire.

Comment un renforcement peut compléter le processus de spéciation

Ce qui arrive lorsque deux populations viennent en contact dépend dès lors du degré d'isolement auquel les mécanismes en cause ont déjà abouti. Si les mécanismes d'isolement n'ont pas évolué du tout, alors les deux populations se croiseront librement, et toutes les autres différences qui sont apparues entre elles devront disparaître au fil du temps, pendant que les échanges génétiques homogénéisent les populations. Inversement, si les populations sont isolées complètement sur le plan de la reproduction, alors aucun échange génétique ne surviendra et les deux populations resteront des espèces distinctes.

La situation intermédiaire dans laquelle l'isolement reproducteur a évolué quelque peu, mais est resté incomplet est peut-être la situation la plus intéressante. Si les hybrides sont partiellement stériles ou moins bien adaptés à leur habitat que leurs parents, ils seront défavorisés. C'est pourquoi l'évolution favorisera, dans les populations parentales, tous les allèles qui préviennent l'hybridation puisque les individus qui ont évité l'hybridation auront une descendance plus performante.

Le résultat sera l'amélioration continue des mécanismes prézygotiques d'isolement jusqu'à ce que les deux populations soient complètement isolées sur le plan de la reproduction. Ce processus est appelé **renforcement** parce que des mécanismes d'isolement initialement incomplets sont renforcés par la sélection naturelle jusqu'à ce qu'ils deviennent complètement effectifs.

Un exemple de renforcement est fourni par des fleurs sauvages appelées phlox (figure 22.6). La plupart de ces fleurs sont de couleur bleu

pâle, parfois avec une nuance de rose, et les phlox de Drummond, une jolie espèce qui pousse à profusion le long des autoroutes, ne fait pas exception. L'exception, on la trouve dans certaines parties du Texas, où cette espèce pousse en sympatrie avec une autre espèce, les phlox à fleur étoilée. Lorsque les deux espèces se trouvent ensemble, les phlox à fleur étoilée gardent leur couleur bleu pâle, mais le phlox de Drummond est rouge foncé.

Comment est apparue cette différence de couleur et pourquoi ? La couleur de ces fleurs est déterminée par deux pigments, rouge et bleu, produits par des gènes différents, ce qui donne la couleur bleu pâle, légèrement rosée, alors qu'un autre gène qui contrôle la quantité produite de tous les pigments conditionne l'intensité de la couleur. En sympatrie, un allèle qui cause une augmentation de la production de pigment a remplacé l'allèle normal. Ce changement devrait donc entraîner une production accrue des deux pigments, le rouge et le bleu, avec en conséquence une nuance beaucoup plus foncée de chaque couleur. Cependant, un nouvel allèle à un second gène a inactivé la production des pigments bleus, laissant le pigment rouge prédominer. Le résultat est la couleur rouge foncé des phlox de Drummond sympatriques.

Mais pourquoi ce changement est-il survenu ? L'explication se trouve dans l'interaction entre les deux espèces de phlox. Les fleurs sont capables de croisements, mais leur descendance a une fertilité très faible. C'est pourquoi, tout facteur qui diminue les croisements est favorisé par la sélection naturelle. Et c'est exactement l'effet de la couleur. Les deux espèces sont pollinisées par des papillons qui butinent de fleur en fleur. Or, chaque papillon a une préférence pour une couleur donnée. En conséquence, certains papillons ne visitent que les fleurs bleu pâle et d'autres uniquement les rouges foncées. Ainsi, le pollen d'une espèce ne fertilise pas les fleurs d'une autre espèce. Cet exemple illustre comment l'isole-

ment reproducteur résultant initialement d'une infertilité postzygotique a été renforcée par l'évolution d'un isolement avant la reproduction.

Comment le flux génique peut contrer la spéciation

Le renforcement n'est cependant pas inévitable. Quand des populations incomplètement isolées se rejoignent, le flux génique entre espèces commence immédiatement. Bien que les hybrides risquent d'être défavorisés, ils peuvent vivre et être féconds (s'ils n'avaient pas été viables ou s'ils avaient été stériles, l'espèce aurait déjà été complètement isolée sur le plan reproducteur) ; dès lors, lorsque ces hybrides se reproduisent avec des membres des deux populations, ils favorisent l'échange génique d'une population à l'autre. En conséquence, les deux populations tendront à perdre leurs différences génétiques. C'est ainsi qu'une compétition s'ensuit : l'isolement reproducteur peut-il être assuré avant que le flux génique n'abolisse les différences entre populations ? Les experts divergent quant à l'issue probable, mais beaucoup pensent que le renforcement est le résultat de loin le plus rare.

Questions d'apprentissage 22.2

La sélection naturelle peut favoriser l'évolution d'un isolement reproducteur prézygotique accru entre des populations sympatriques. Ce phénomène est appelé renforcement, et peut aboutir à des populations totalement isolées sur le plan de la reproduction. En revanche, cependant, les échanges génétiques entre populations peuvent atténuer les différences génétiques entre populations, empêchant ainsi la spéciation de se produire.

- Comment le degré initial d'isolement reproducteur pourrait-il affecter la probabilité qu'un renforcement surviendra lorsque deux populations deviendront sympatriques ?

22.3 Le rôle de la dérive génétique et de la sélection naturelle dans la spéciation

Objectifs

1. Décrire les effets d'une dérive génétique sur une population.
2. Expliquer comment une dérive génétique et la sélection naturelle peuvent conduire à la spéciation.

Quel rôle joue la sélection naturelle dans le processus de spéciation ? Certainement, le processus de renforcement est dirigé par la sélection naturelle, qui favorise l'évolution d'un isolement reproducteur complet. Mais, le renforcement peut ne pas être fréquent. Dans des situations autres que le renforcement, la sélection naturelle joue-t-elle un rôle dans l'évolution des mécanismes d'isolement reproducteur ?

Des changements aléatoires peuvent causer l'isolement reproducteur

Comme il en était question au chapitre 20, les populations peuvent diverger pour des raisons purement aléatoires. La dérive génétique dans de petites

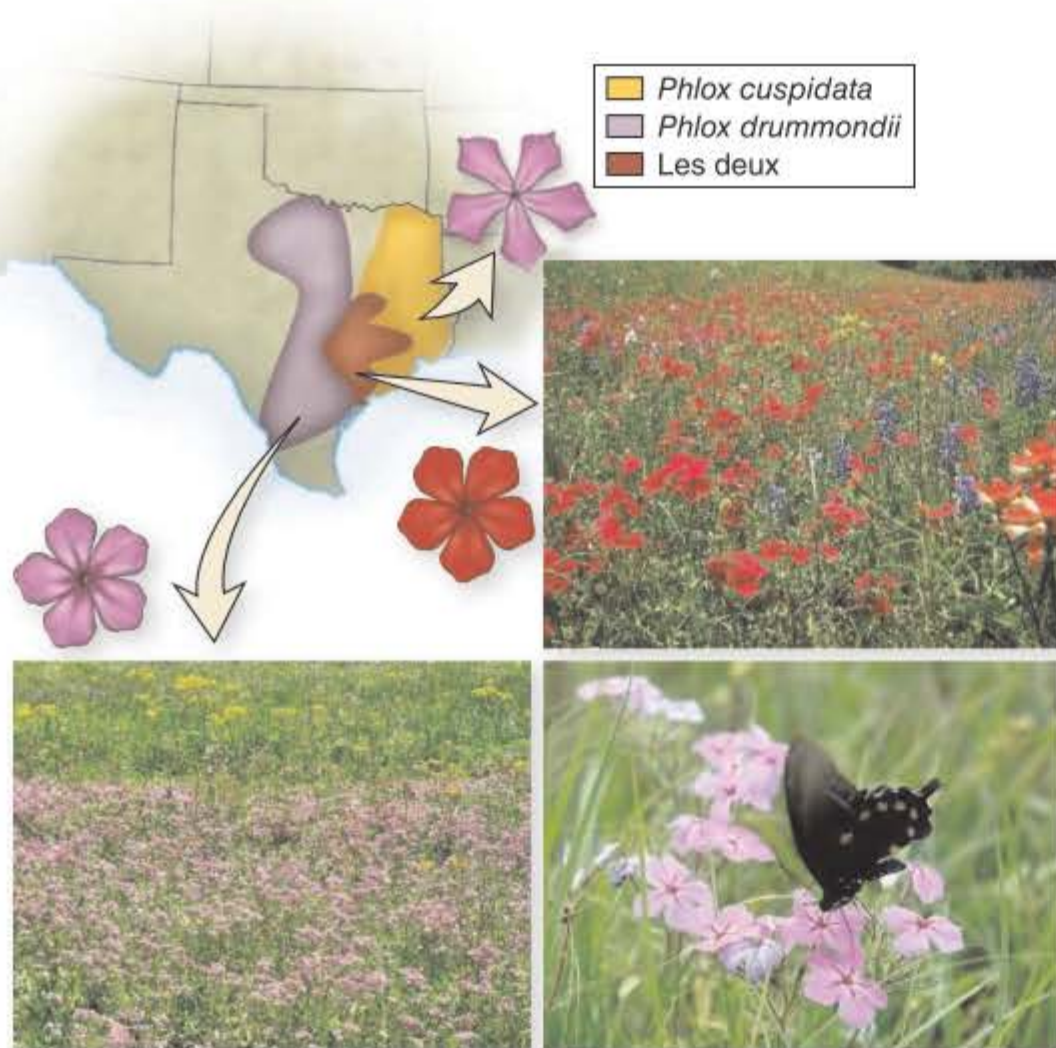


Figure 22.6 Renforcement illustré par les fleurs phlox. Le phlox de Drummond, *Phlox drummondii*, est bleu pâle avec une nuance de rose dans la plus grande partie de sa distribution géographique (en bas, à gauche). Cependant, là où cette espèce est sympatrique avec les phlox à fleur étoilée, *P. cuspidata* (en bas, à droite), ses fleurs sont de couleur rouge foncé, ce qui facilite pour les papillons la distinction entre les deux espèces.

populations, des effets fondateurs et des goulots de population peuvent mener à des changements de caractères qui causent l'isolement reproducteur.

Par exemple, dans les îles hawaïennes, des espèces étroitement apparentées de drosophiles diffèrent souvent fortement par leur parade nuptiale. La colonisation de nouvelles îles par ces mouches implique probablement un effet fondateur, par lequel une, ou quelques-unes, des mouches – peut-être seulement une seule femelle gravide – est emportée par des vents violents vers une autre île. Des changements dans la parade nuptiale entre les populations ancestrales et descendantes pourraient être le résultat de tels événements fondateurs.

Si elles disposent d'un temps suffisant, deux populations isolées divergeront en raison de la dérive génétique (rappelez-vous que même de grandes populations sont sujettes aux dérives, mais à un taux plus faible que les petites populations). Dans certains cas, cette divergence aléatoire peut affecter les caractères responsables de l'isolement reproducteur, et la spéciation se développera.

Une adaptation peut aboutir à une spéciation

Bien que des processus aléatoires puissent parfois être impliqués, dans de nombreux cas, la sélection naturelle joue probablement un rôle dans le processus de spéciation. En s'adaptant à diverses circonstances, les espèces accumulent probablement de nombreuses différences qui peuvent conduire à un isolement reproducteur. Par exemple, si une population de mouches s'adapte à des conditions humides et une autre à la sécheresse, la sélection naturelle favorisera diverses différences dans les traits physiologiques et sensoriels. Ces différences peuvent alors favoriser l'isolement écologique et comportemental. En conséquence, tout hybride né de ces deux populations sera mal adapté à chacun des deux habitats.

La sélection pourrait également agir directement sur le comportement reproducteur. Les lézards mâles *Anolis*, par exemple, courtisent les femelles en gonflant une expansion cutanée, appelée *fanon*, située sous la gorge (figure 22.7). L'aptitude d'un lézard d'apercevoir le fanon d'un congénère dépend non seulement de la couleur de l'organe en question, mais aussi de l'environnement dans lequel le lézard se déplace. Un fanon de couleur claire réfléchira mieux la lumière dans l'ombre de la forêt, alors que des couleurs plus sombres sont plus apparentes dans la luminosité des espaces ouverts. C'est pourquoi, lorsque ces lézards occupent de nouveaux habitats, la sélection naturelle favorisera un changement évolutif dans la couleur du fanon puisque les mâles dont les fanons ne peuvent être vus attireront moins de partenaires. Cependant, c'est aussi par la couleur de leur fanon que les lézards reconnaissent les membres de leur propre espèce. Dès lors, le changement adaptatif dans les signaux d'accouplement dans le nouvel environnement pourrait dès

lors avoir la conséquence accessoire de produire un isolement reproducteur à partir des populations vivant dans l'environnement ancestral.

Au cours d'expériences effectuées sur les drosophiles et d'autres organismes qui se reproduisent rapidement, des populations ont été isolées dans différentes enceintes de laboratoire, et l'on a suivi le développement de l'isolement reproducteur. Les résultats ont montré que la dérive génétique par elle-même pouvait aboutir à un certain degré d'isolement reproducteur, mais en général l'isolement reproducteur se développait plus rapidement lorsque les populations étaient forcées à s'adapter à des environnements particuliers comme la température ou le type de nourriture. Bien que, dans l'expérience, la sélection naturelle ne favorise pas directement certains traits parce qu'ils conduisent à un isolement reproducteur, l'effet accessoire de divergence adaptative est que les populations dans des environnements différents deviennent isolées au plan de la reproduction. Pour cette raison, certains biologistes pensent que parler de *mécanismes d'isolement* est inapproprié, car cela implique que les traits se soient développés spécifiquement dans le but d'isoler génétiquement une espèce, ce qui, dans la plupart des cas, à l'exception du renforcement, est probablement incorrect.

Questions d'apprentissage 22.3

La dérive génétique se réfère aux changements générés de manière aléatoire dans la constitution génétique d'une population. Des populations isolées finiront par diverger en raison de la dérive génétique. L'adaptation à des environnements différents peut aussi conduire à des populations qui deviennent isolées les unes des autres sur le plan de la reproduction.

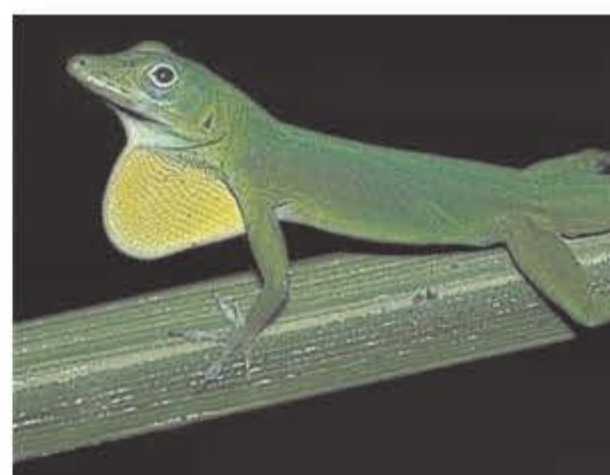
- Comment l'évolution de l'isolement reproducteur dans des populations s'adaptant à différents environnements diffère-t-elle du processus de renforcement ?

22.4 La géographie de la spéciation

Objectifs

1. Comparer et opposer les spéciations sympatriques et allopatriques.
2. Expliquer les conditions requises pour qu'une spéciation sympatrique se produise.

Figure 22.7 Fanons gulaires de différentes espèces de lézards *Anolis* des Caraïbes. Les mâles utilisent leur fanon pour attirer les femelles et protéger leur territoire. Les espèces qui coexistent diffèrent presque toujours par leurs fanons, ce qui permet aux membres d'une espèce de se reconnaître. Des fanons plus sombres, comme ceux des deux espèces de gauche, sont plus faciles à repérer dans les habitats ouverts, tandis que les fanons qui ont une coloration plus claire, comme ceux des deux espèces de droite, sont plus visibles dans des environnements ombragés.



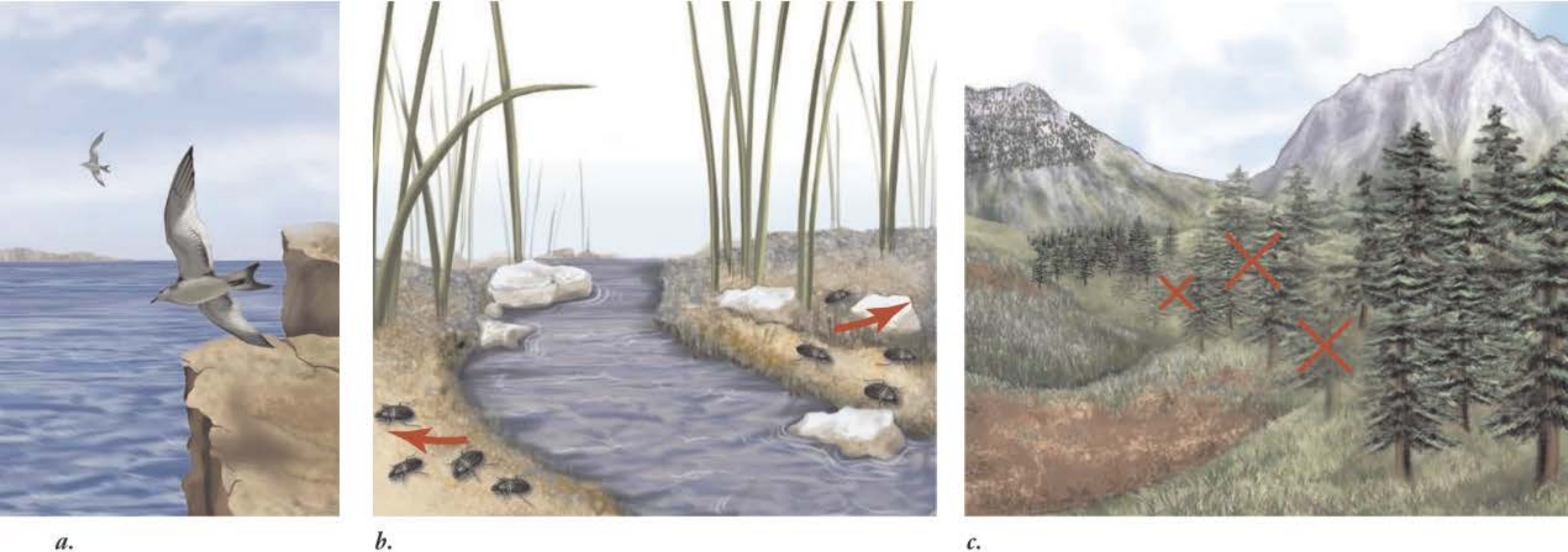


Figure 22.8 Diverses causes peuvent expliquer l'isolement géographique de populations. *a.* La colonisation de régions distantes par un ou quelques individus peut établir des populations dans une zone éloignée. *b.* Des obstacles aux déplacements peuvent diviser une population ancestrale en deux populations isolées. *c.* L'extinction de populations intermédiaires peut laisser les populations restantes isolées l'une de l'autre.

La spéciation est un processus qui se déroule en deux phases. D'abord, des populations identiques doivent diverger ; ensuite, l'isolement reproducteur doit évoluer pour maintenir ces différences. La difficulté rencontrée par ce processus est, comme nous l'avons vu, l'effet du flux génique qui rend les populations homogènes de manière continue en effaçant les différences dues à la dérive génétique ou à la sélection naturelle. Cependant, le flux génique ne survient qu'entre les populations qui sont en contact, et les populations peuvent être séparées pour diverses raisons (figure 22.8). C'est pourquoi les biologistes de l'évolution reconnaissent depuis longtemps que la spéciation a beaucoup plus de chance de se développer dans des populations géographiquement isolées.

Une spéciation allopatrique se produit lorsque des populations sont géographiquement isolées

Ernst Mayr fut le premier biologiste à démontrer que les populations séparées géographiquement, ou **allopatriques**, avaient beaucoup plus de chance de se différencier et de constituer ainsi de nouvelles espèces. Rassemblant les données d'une grande variété d'organismes et de territoires, Mayr apporta de solides arguments en faveur de la spéciation allopatrique.

Le martin-chasseur de Papouasie, *Tanysiptera hydrocharis*, par exemple, varie très peu dans le vaste territoire de Nouvelle-Guinée, malgré la grande diversité de topographie et du climat. Au contraire, les populations isolées sur les îles voisines diffèrent fortement les unes des autres ainsi que de la population du territoire principal (figure 22.9). Ainsi, l'isolement géographique semble avoir été une condition importante pour le développement de caractères distincts entre populations

De nombreux autres exemples indiquent que la spéciation peut se développer en allopatrie. Puisque l'on s'attend à ce que des populations isolées divergent avec le temps soit par dérive ou par sélection, ce résultat n'est pas surprenant. La question se pose plutôt en ces termes : l'isolement géographique est-il *requis* pour la spéciation ?

Une spéciation sympatrique se produit sans séparation géographique

Pendant des décennies, les biologistes ont débattu de la question de savoir si, dans un même site, une espèce pouvait se diviser en deux, sans

que les deux nouvelles espèces n'aient jamais été géographiquement séparées. On a suggéré qu'une telle spéciation sympatrique pourrait survenir soit brusquement soit au cours de multiples générations. Bien que la plupart des hypothèses proposées jusqu'à présent soient très controversées, un type de spéciation sympatrique instantanée est connu comme survenant fréquemment, en conséquence de la polyploïdie.

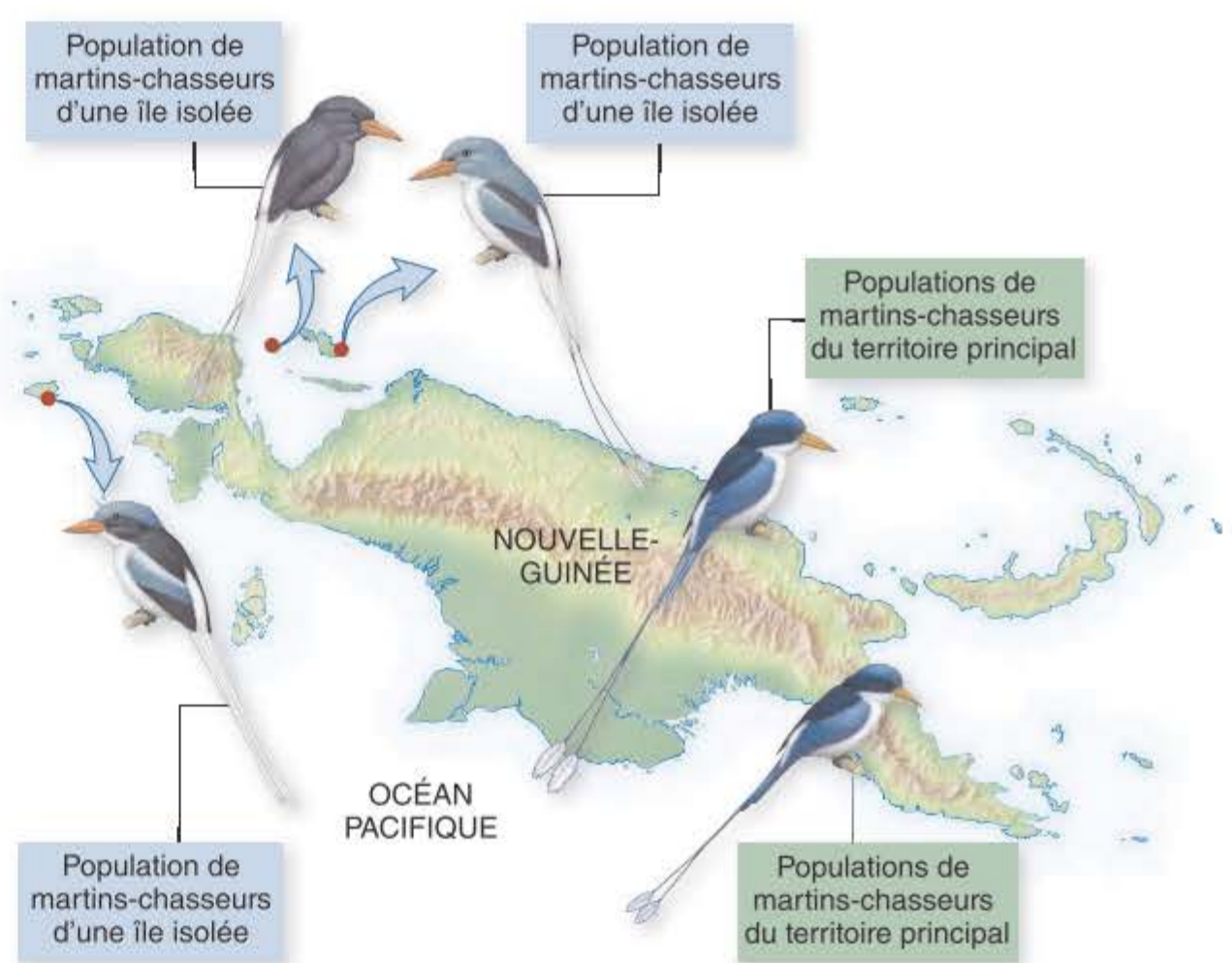


Figure 22.9 Différenciation phénotypique chez le martin-chasseur papou (*Tanysiptera hydrocharis*) de Nouvelle-Guinée. Les populations sur des îles isolées (à gauche) se distinguent par la forme et la longueur des plumes de la queue, la coloration du plumage et la taille du bec, tandis que les martins-chasseurs du territoire principal (à droite) montrent peu de diversité.

Spéciation instantanée par polyploïdie

La spéciation sympatrique instantanée s'observe lorsqu'un individu qui vient de naître est isolé sur le plan de la reproduction des autres membres de son espèce. Dans la plupart des cas, une mutation qui produirait un individu aussi différent des autres de son espèce aurait de nombreux effets pléiotropiques secondaires néfastes, et l'individu ne survivrait pas. Cependant, une exception est liée au processus de **polyploïdie**, qui est fréquent dans le règne végétal. Un individu polyploïde a plus de deux assortiments de chromosomes.

La polyploïdie peut survenir de deux manières. Dans l'**autopolyploïdie**, tous les chromosomes peuvent provenir d'une seule espèce. Cet événement peut être lié, par exemple, à une erreur méiotique qui aboutit à ce qu'un individu ait quatre séries de chromosomes. Ces individus, dits *tétraploïdes*, peuvent se féconder eux-mêmes ou se reproduire avec d'autres individus tétraploïdes, mais ne peuvent se reproduire et produire une descendance fertile avec des individus diploïdes normaux. La raison en est que les espèces tétraploïdes produisent des gamètes diploïdes qui génèrent une progéniture triploïde (trois assortiments chromosomiques) lorsqu'ils se combinent à des gamètes haploïdes provenant de diploïdes normaux. Les triploïdes sont stériles car le nombre impair de chromosomes empêche un appariement chromosomique correct au cours de la méiose.

Un type plus fréquent de spéciation polyploïde est l'**allopolyploïdie**, que l'on observe parfois en cas d'hybridation de deux espèces (figure 22.10). La progéniture, ayant une copie des chromosomes de chaque espèce, est en général stérile puisque les chromosomes ne s'apparient pas correctement au cours de la méiose. Cependant, de tels individus peuvent être sains et se reproduire de manière asexuée ; ils peuvent même devenir fertiles à la suite de divers événements. Par exemple, si les chromosomes d'un tel individu venaient à se dédoubler spontanément, comme nous venons de le voir, l'individu tétraploïde résultant aurait deux copies de chaque assortiment de chromosomes. En conséquence, l'appariement au cours de la méiose serait possible, chaque chromosome pouvant s'apparier avec son homologue. C'est pourquoi, de tels individus tétraploïdes capables de reproduction peuvent générer une nouvelle espèce.

On estime qu'environ la moitié des 260.000 espèces végétales est passée par un épisode polyploïde au cours de son histoire, en comprenant les plantes de grande importance économique, comme le blé, le coton, le tabac, la canne à sucre, les bananes et les pommes de terre. La spéciation par polyploïdie est aussi connue comme survenant chez divers animaux, y compris les insectes, les poissons et les salamandres, toutefois beaucoup plus rarement que dans le règne végétal.

Spéciation sympatrique par sélection diversifiante

Certains chercheurs croient que la spéciation sympatrique peut survenir au cours de générations multiples à la suite du processus de sélection diversifiante. Comme nous l'avons vu au chapitre 20, la sélection diversifiante peut mener à une population qui comporte des individus dotés de deux phénotypes différents.

On pourrait penser que, si la sélection était assez forte, ces deux phénotypes se transformeraient au cours de plusieurs générations en espèces différentes. Cependant, avant que les deux phénotypes ne deviennent des espèces différentes, ils devraient développer d'abord des mécanismes d'isolement reproducteur. Puisque les deux phénotypes ne sont pas isolés initialement sur le plan de la reproduction, les échanges génétiques entre individus auront tendance à empêcher les divergences génétiques qui apparaîtraient par choix d'accouplement ou d'autres

mécanismes d'isolement. C'est pourquoi, les deux phénotypes seraient maintenus au sein d'une seule population polymorphique. On comprend ainsi pourquoi la plupart des biologistes considèrent que la spéciation sympatrique de ce type est un événement rare.

Néanmoins, au cours des dernières années, plusieurs observations difficiles à interpréter autrement que par la spéciation sympatrique ont été rapportées. Par exemple, le lac en cratère Barombi Mbo au Cameroun est très peu étendu et est homogène sur le plan écologique, sans possibilité d'isolement à l'intérieur du lac. Il n'empêche que 11 espèces de poissons cichlidés, étroitement apparentées, vivent dans le lac ; toutes ces espèces sont plus proches entre elles sur le plan évolutif que de tout

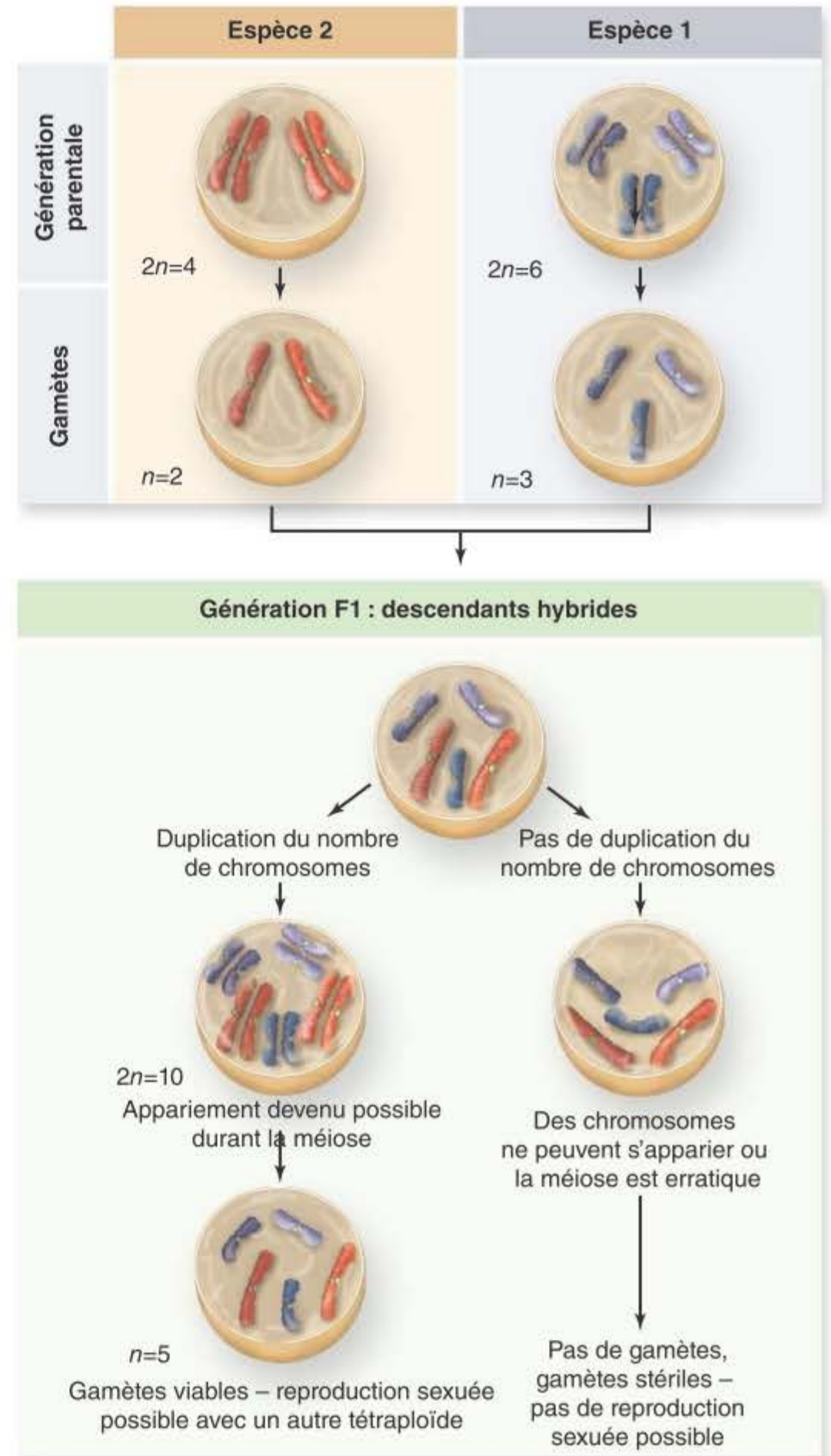


Figure 22.10 Spéciation par allopolyploïdie. Des descendants hybrides de parents ayant des nombres différents de chromosomes souvent ne peuvent pas se reproduire sexuellement. Parfois, le nombre de chromosomes chez de tels hybrides double pour produire un individu tétraploïde qui peut subir la méiose et se reproduire en donnant des individus semblables tétraploïdes.

autre espèce extérieure au cratère. L'explication la plus raisonnable est qu'une espèce ancestrale a colonisé le cratère et a donné naissance, en condition sympatrique et de manière répétitive, à différentes espèces.

Questions d'apprentissage 22.4

Une spéciation sympatrique se produit sans séparation géographique, tandis qu'une spéciation allopatrique survient dans des populations isolées géographiquement. La polyploïdie et la sélection diversifiante constituent deux moyens par lesquels une seule espèce peut subir une spéciation sympatrique.

- Comment une polyploïdie et une sélection diversifiante différentes comme moyens par lesquels une spéciation peut se produire

22.5 Radiation adaptative et diversité biologique

Objectifs

1. Décrire une radiation adaptative.
2. Énumérer les conditions qui peuvent conduire à une radiation adaptative.

Une des manifestations les plus visibles de l'évolution est l'existence d'ensembles d'espèces étroitement apparentées qui ont évolué récemment à partir d'un ancêtre commun par adaptation à différents habitats. De telles **radiations adaptatives** sont particulièrement fréquentes dans des situations dans lesquelles une espèce survient dans un environnement dépourvu d'autres espèces et doté de nombreuses ressources disponibles. Un exemple est la création de nouvelles îles à la suite d'une éruption volcanique comme les îles Galápagos ou hawaïennes.

Une radiation adaptative peut aussi se produire lorsqu'un nouveau caractère, appelé une **innovation déterminante**, apparaît au sein d'une espèce et lui permet d'utiliser des ressources ou d'autres caractéristiques de l'environnement qui étaient précédemment inaccessibles. Les exemples classiques d'innovation déterminante menant à une radiation adaptative sont le développement des poumons chez les poissons et des ailes chez les oiseaux et les insectes ; ces deux événements ont permis aux descendants de se diversifier et de s'adapter à de nombreux secteurs nouvellement disponibles de l'environnement.

Une radiation adaptative requiert à la fois une spéciation et une adaptation à différents habitats. Un modèle classique postule qu'une espèce colonise de multiples îles dans un archipel. Une spéciation se développe alors de manière allopatrique ; puis, les espèces nouvellement générées colonisent d'autres îles, produisant de multiples espèces pour chaque île (figure 22.11).

L'adaptation à de nouveaux habitats peut soit survenir durant la phase allopatrique alors que l'espèce répond à différents environnements sur des îles différentes, soit après que deux espèces soient devenues sympatriques. Dans ce dernier cas, cette adaptation peut être entraînée par le besoin de minimiser la compétition avec d'autres espèces pour les ressources disponibles. Des populations dans des îles diverses se

développent pour devenir des espèces différentes. Dans ce processus appelé **déplacement de caractères**, une sélection naturelle dans chaque espèce favorise les individus qui utilisent des ressources non utilisées par les autres espèces. Puisque ces individus auront une valeur adaptative plus grande, quels que soient les traits qui causent les différences dans l'utilisation des ressources, leur proportion augmentera (à la condition qu'une base génétique existe pour ces différences), et, au fil du temps, l'espèce divergera (figure 22.12).

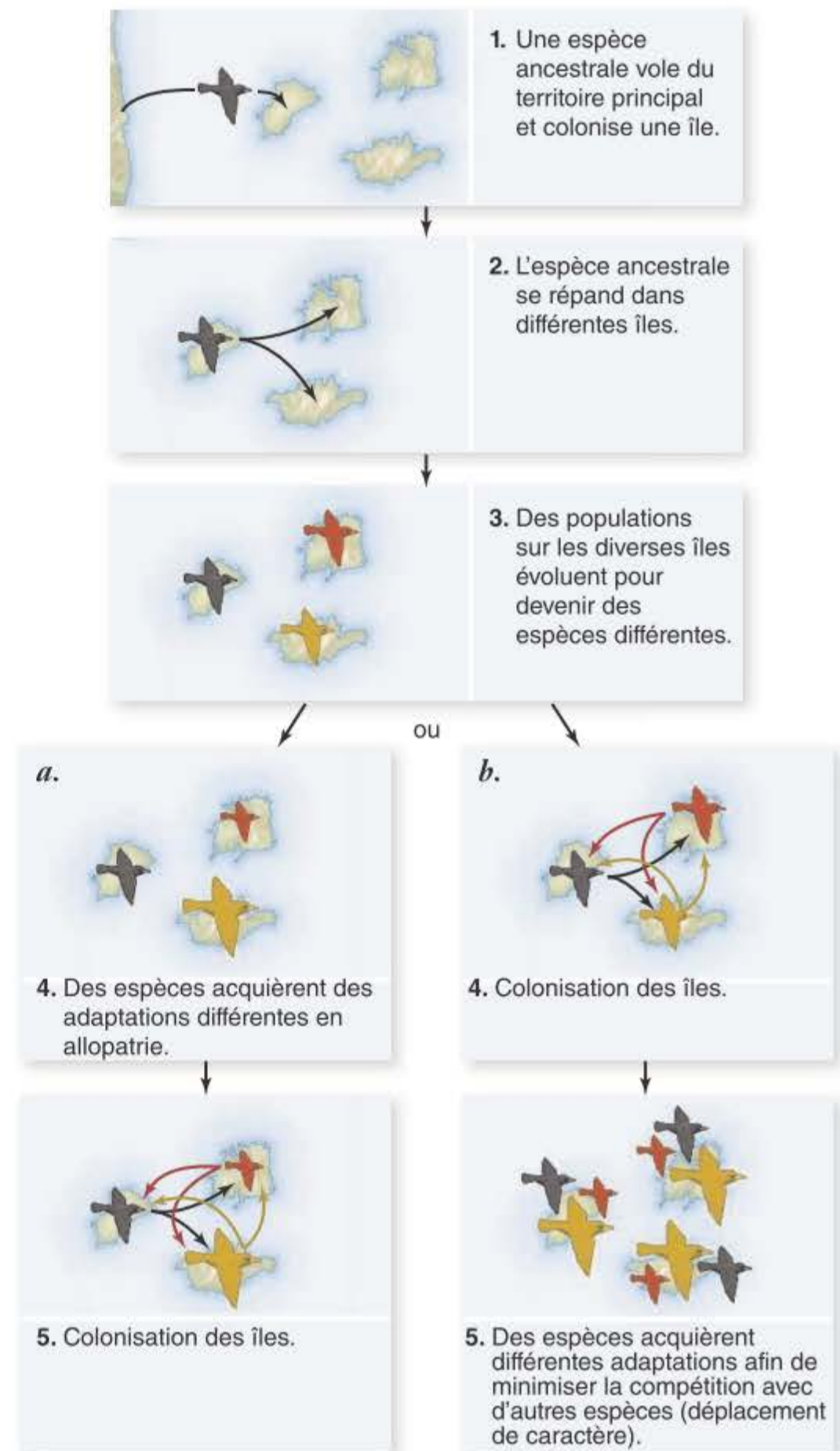


Figure 22.11 Modèle classique de radiation adaptative dans les archipels. (1.) Une espèce ancestrale colonise les îles d'un archipel. Ensuite, la population colonise d'autres îles (2.), après quoi les populations sur les différentes îles forment des espèces allopatriques (3.). Alors, certaines de ces nouvelles espèces colonisent d'autres îles, menant à des communautés locales de deux espèces ou plus. Des différences adaptatives peuvent apparaître soit lorsque des espèces sont en allopatrie en réponse à différentes conditions environnementales (a.) soit comme conséquence des interactions écologiques entre espèces (b.) par le processus de déplacement de caractère.

Un exemple de déplacement de caractères est celui des épinoches à trois épines, des petits poissons vivant dans les lacs tempérés de l'hémisphère nord. En Colombie-Britannique, de nombreux lacs se sont formés au cours des 12 000 dernières années, lorsque les glaciers ont fondu à la fin de la dernière ère glaciaire. Certains de ces lacs situés près de l'océan ont été envahis par des populations marines d'épinoches. Ces poissons, qui occupent les divers habitats du lac, sont devenus, avec l'évolution, différents de leurs ancêtres marins. Si différents que, dans les lacs dans lesquels une seconde colonisation a eu lieu, les deux populations d'épinoches ont évolué vers un haut degré d'isolement reproducteur. En conséquence, la sélection naturelle a conduit à la différenciation des deux populations, ce qui réduisait la compétition pour la nourriture. Une épinouche adaptée à la vie en eau libre a acquis un corps plus hydrodynamique pour plus de rapidité et des structures branchiales plus efficaces pour filtrer le zooplancton qui se développe en eau libre. En revanche, dans l'autre population adaptée à la recherche de nourriture près des bords et au fond du lac, le corps est devenu plus grand et plus robuste, alors que la forme de la bouche s'adaptait à l'ingestion de plus grands invertébrés du fond du lac (figure 22.13). Semblable déplacement de caractère a eu lieu dans sept répétitions de colonisation des lacs.

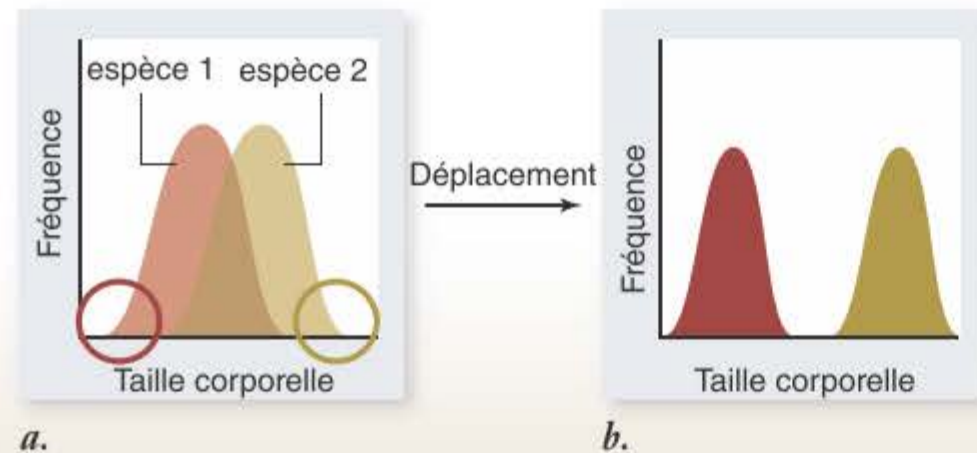
RÉFLEXION SCIENTIFIQUE

Question : la compétition pour les ressources cause-t-elle un déplacement de caractère ?

Hypothèse : une compétition avec une espèce semblable causera une sélection naturelle afin de favoriser une divergence évolutive.

Expérience : placer une espèce de poisson dans un bassin avec une autre espèce semblable et mesurer la forme de sélection. Comme contrôle, placer une population de la même espèce dans un bassin sans la seconde espèce. Notez que la quantité de nourriture que ces poissons mangent est proportionnelle à la taille du poisson.

Résultat : dans le bassin contenant les deux espèces, une sélection directionnelle favorise les individus qui arborent des phénotypes les plus dissemblables de l'autre espèce, et qui diffèrent ainsi le plus dans l'utilisation des ressources. Une sélection directionnelle ne survient pas dans la population contrôle.



Interprétation : vous attendriez-vous à ce qu'un déplacement de caractère survienne si les ressources étaient illimitées ?

Figure 22.12 Déplacement de caractère. *a.* Deux espèces sont similaires au départ et dès lors se chevauchent largement dans l'utilisation des ressources, comme cela peut arriver si les deux espèces sont semblables en taille (chez de nombreuses espèces, la taille du corps et la quantité d'aliments sont étroitement liées). Les individus de chaque espèce qui sont les plus différents de l'autre espèce (cercles) seront favorisés par la sélection naturelle, parce qu'ils n'auront pas à rivaliser avec l'autre espèce. Par exemple, les plus petits individus d'une espèce et les plus grands de l'autre n'entrent pas en concurrence avec l'autre espèce pour la nourriture et seront donc favorisés. *b.* En conséquence, les espèces divergeront dans l'utilisation des ressources et minimiseront la compétition entre les espèces.

Une autre possibilité est que la radiation adaptative survienne à la suite d'événements répétés de spéciation sympatrique, produisant une série d'espèces adaptées aux différents habitats. Comme nous l'avons vu dans la section 22.4, de tels scénarios font l'objet de vifs débats.

Dans les sections qui suivent, nous donnons quatre exemples de radiation adaptative.

Question Comment le scénario de radiation adaptative diffère-t-il en cas de spéciation allopatrique? Quelle est la relation entre le déplacement de caractère et une spéciation sympatrique?

Les plantes et animaux hawaïens exploitent un habitat riche et diversifié

Plus de 1000 espèces de mouches du genre *Drosophila* vivent dans les îles hawaïennes. De nouvelles espèces sont encore découvertes à Hawaii, bien que la destruction rapide de la végétation naturelle rende les recherches plus difficiles. En plus de leur grand nombre, les espèces de drosophiles hawaïennes sont remarquables par leur diversité étonnante tant dans leurs caractères morphologiques que comportementaux (figure 22.14). Évidemment, lorsque leurs ancêtres ont atteint ces îles, ils rencontrèrent de nombreux habitats « vides » que d'autres espèces d'insectes et d'autres animaux occupaient ailleurs. C'est pourquoi, les espèces de drosophiles se sont adaptées à une grande variété de modes de vie. Certaines vivent en prédateurs, en parasites ou en herbivores. D'autres se nourrissent de feuilles en décomposition ou du nectar de fleurs. Les larves de diverses espèces vivent dans des tiges pourrissantes, des fruits, des écorces, des feuilles ou des racines ; certaines se nourrissent de jus. On ne trouve nulle part ailleurs dans le monde une telle diversité d'espèces de drosophiles.



Figure 22.13 Épinouche adaptée à différents habitats. Les poissons qui vivent en eau libre (*a.*) ont un corps plus hydrodynamique, tandis que ceux qui vivent à proximité du substrat (*b.*) sont plus grands, plus volumineux et ont une bouche mieux équipée pour attraper les invertébrés du fond du lac.

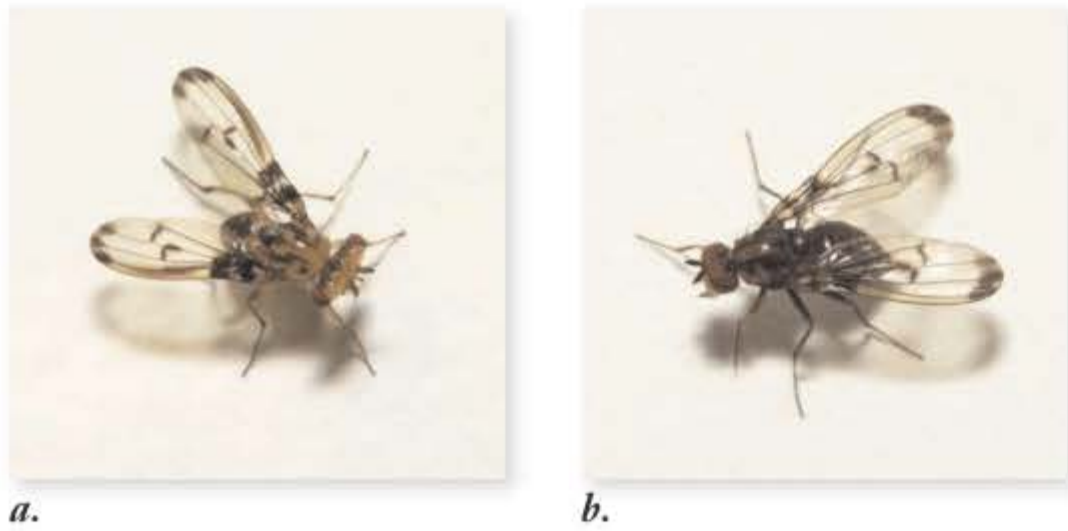


Figure 22.14 Drosophile hawaïenne. Les centaines d'espèces qui ont évolué sur les îles hawaïennes sont extrêmement diverses quant à leur apparence, alors qu'elles sont presque identiques sur le plan génétique.

a. Drosophila heteroneura. b. Drosophila silvestris.

La grande diversité des espèces hawaïennes est le résultat de l'histoire géologique de ces îles. De nouvelles îles sont continuellement sorties de la mer dans cette région. Elles semblent alors avoir été envahies successivement par divers groupes de drosophiles présents sur les îles plus anciennes. De nouvelles espèces ont ainsi pris naissance à la suite des colonisations des nouvelles îles.

De plus, l'archipel hawaïen est un de ceux qui comportent le plus de volcans actifs dans le monde. Dans ces îles, les flux périodiques de lave ont souvent créé des zones d'habitat délimitées par une « mer » de roches nues et appelées *kipukas*. Les populations de drosophiles isolées dans ces *kipukas* subissent souvent une spéciation. De cette manière, la spéciation active, combinée aux opportunités écologiques, a mené à une diversité incomparable d'insectes.

Une telle diversité d'espèces s'observe dans de nombreux autres groupes d'animaux et de plantes. Par exemple, les lobélies forment un groupe de 125 espèces, qui se sont différenciées pour produire des plantes de la taille de vignes, d'arbustes ou de grands arbres et qui vivent dans des habitats aussi divers que des falaises, des marécages en altitude, des forêts tropicales, des déserts et des régions côtières (figure 22.15).

Les espèces de pinsons de Darwin se sont adaptées à l'utilisation de types différents de nourriture

Nous avons déjà fait référence au chapitre 21 à la diversité des pinsons (géospizes) de Darwin qui vivent sur les îles Galápagos. Il est probable que leur ancêtre est arrivé dans ces îles avant d'autres oiseaux continentaux et que de nombreux types d'habitats habituellement occupés sur le continent étaient inoccupés sur ces îles.

Au fur et à mesure que les nouveaux arrivés occupaient des niches écologiques vides et adoptaient de nouveaux styles de vie, ils furent soumis à diverses formes de pressions sélectives. Dans ces circonstances, et sous l'effet de l'isolement géographique offert par les nombreuses îles de l'archipel, les pinsons ancestraux se sont différenciés rapidement en des populations diverses, certaines devenant des espèces distinctes. Celles-ci occupent maintenant sur les îles divers sites comparables aux habitats que des groupes distincts d'oiseaux occupent sur le continent voisin. Comme la figure 22.16 l'illustre, les 14 espèces se répartissent en quatre groupes.

1. Les pinsons terrestres. On distingue six espèces de géospizes terrestres. La plupart se nourrissent de graines. La taille de leur bec est proportionnelle à la taille des graines qu'ils mangent.



a.

b.



c.



d.

Figure 22.15 Les lobélies hawaïennes. (a) *Brighamia rockii*, une espèce poussant sur les falaises côtières de l'île de Molokai, Hawaii. (b) *Cyanea hamatiflora* a la forme d'un arbre de grande taille et pousse sur l'île de Maui, (c) *Cyanea koolauensis* est un petit arbre de l'île de Oahu et (d) *L. villosa* de l'île de Kauai est une espèce adaptée aux zones marécageuses.

Certains pinsons terrestres se nourrissent surtout de fleurs de cactus et de fruits, et sont dotés d'un bec plus long, plus large et plus pointu.

- 2. Les pinsons arboricoles.** Parmi les cinq espèces de géospizes insectivores et arboricoles, quatre ont un bec adapté à la capture des insectes. Le géospize pique-bois, est un oiseau étonnant ; son bec lui permet de transporter une brindille ou une épine de cactus qu'il utilise pour sonder les crevasses profondes à la recherche d'insectes.
- 3. Les pinsons arboricoles végétariens.** Cet oiseau utilise son bec massif pour arracher les bourgeons dont il se nourrit.
- 4. Les pinsons du genre *Certhidea*.** Ces oiseaux inhabituels jouent le même rôle écologique dans les bois des Galápagos que leurs congénères, également du genre *Certhidea*, jouent sur le continent, cherchant continuellement des insectes sur les feuilles et les branches. Ils ont un bec effilé comme celui d'une fauvette.

Récemment, les chercheurs ont examiné l'ADN des pinsons de Darwin afin d'étudier leur histoire évolutive. Ces résultats suggèrent que les branches les plus profondes de l'arbre évolutif des pinsons convergent vers le genre *Certhidea*, ce qui implique que ces oiseaux furent parmi les premiers à évoluer après la colonisation des îles. Toutes les espèces terrestres sont étroitement apparentées l'une à l'autre, comme le sont tous

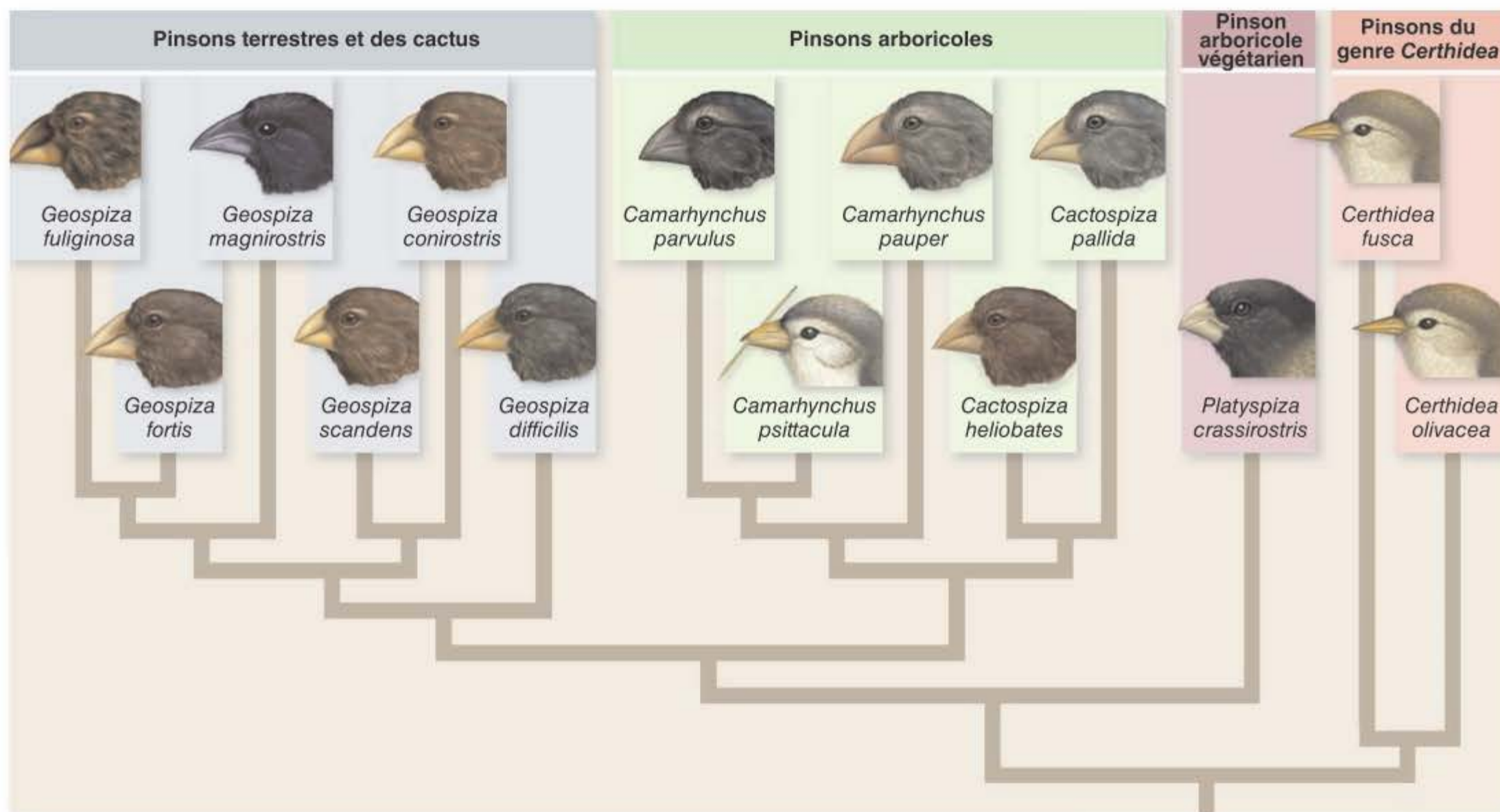


Figure 22.16 Arbre évolutif des pinsons de Darwin. Cet arbre évolutif, construit sur base de l'analyse des séquences d'ADN, suggère que les pinsons du genre *Certhidea* sont une ramification précoce. Les pinsons terrestres et arboricoles ont ensuite divergé, puis des espèces, au sein de chaque groupe, se sont spécialisées dans l'utilisation de ressources différentes. L'étude proposée ici montre, que les deux pinsons *Certhidea* ne sont pas des parents plus proches les uns des autres. *Certhidea fusca* est plus étroitement apparenté aux autres pinsons de Darwin qu'à *C. olivacea*.

les géospizes arboricoles. Néanmoins, dans chaque groupe, des espèces diffèrent par la taille du bec et d'autres attributs, ainsi que dans l'utilisation des ressources.

Des études sur le terrain, menées en conjonction avec celles décrites au chapitre 21, démontrent que les espèces terrestres sont en compétition pour les ressources ; les différences entre espèces sont probablement la conséquence d'un déplacement de caractère, des espèces semblables initialement ont divergé pour minimiser les pressions liées à la compétition.

Des études récentes ont commencé à révéler les bases génétiques et environnementales de la diversification des pinsons de Darwin. Les travaux à ce jour ont porté sur les becs des pinsons terrestres. La diversité des becs entre les espèces résulte des différences entre leur vitesse de croissance en hauteur, en largeur et en longueur. Les chercheurs ont identifié cinq gènes qui déterminent la croissance du bec : *Bmp4*, *CaM*, *TGFβIIr*, *β-caténine* et *Dkk3*. Les différentes combinaisons des gènes modifiés sont responsables des variations interspécifiques des becs des oiseaux adultes.

Les poissons cichlidés du lac Victoria se sont diversifiés très rapidement

Le lac Victoria est une immense étendue d'eau douce peu profonde, ayant la surface de la Suisse, et située dans le cœur de l'Afrique équatoriale orientale. Jusqu'il y a peu, le lac abritait une collection incroyablement diverse, plus de 450 espèces, de poissons cichlidés.

Radiation récente géologique

L'ensemble des espèces de cichlidés paraît avoir évolué récemment et très rapidement. En séquençant le gène du cytochrome *b* chez de nombreux poissons du lac, les chercheurs ont pu estimer que les premiers cichlidés, venant du Nil, avaient colonisé le lac Victoria il y a seulement 200.000 ans.

Ce sont les changements importants du niveau de l'eau qui auraient favorisé la spéciation. Lorsque le lac montait, il inondait de nouvelles zones et ouvrait ainsi de nouveaux habitats. De nombreuses espèces pourraient aussi avoir trouvé leur origine à la suite du dessèchement du lac, il y a 14.000 ans, ce qui isola les populations dans de petits lacs jusqu'à la remontée du niveau de l'eau.

Diversité des cichlidés

Les cichlidés sont de petits poissons ressemblant à des perches d'une taille de 5 à 25 centimètres de long, les mâles arborant une variété infinie de couleurs. La diversité écologique et morphologique de ces poissons est remarquable, particulièrement du fait de la brièveté de la période pendant laquelle ils ont évolué.

Nous pouvons nous faire une idée de l'étendue de la diversité en examinant comment ces différentes espèces se nourrissent. On distingue ceux qui se nourrissent de débris trouvés dans la boue (*mud biters*), d'algues (*algae scrapers*), de feuilles (*leaf chewers*), d'escargots (*snail crushers*), de zooplancton, d'insectes, de crevettes ou de poissons. Ceux qui décortiquent les escargots les attaquent en enfonçant leurs longues dents recourbées dans la chair du mollusque avant qu'il n'ait le temps de se

réfugier dans sa coquille. Certains s'en prennent aux écailles d'autres poissons. Il y a même des cichlidés, dits « pédophages », qui mangent les jeunes de leurs congénères.

Les cichlidés se caractérisent par un caractère remarquable qui peut avoir joué un rôle déterminant dans leur radiation évolutive. Ils ont dans la gorge une seconde série de mâchoires fonctionnelles ou dents pharyngées (figure 22.17). Cet accessoire est présent chez de nombreux autres poissons, mais il est fortement développé chez les cichlidés. La capacité de ces mâchoires de broyer et de triturer la nourriture aurait permis aux mâchoires buccales d'acquieser des fonctionnalités particulières et auraient ainsi facilité le développement de la diversité étonnante des rôles écologiques remplis par ces poissons.

Une extinction brutale au cours des dernières années

Récemment, la diversité des cichlidés a disparu en grande partie. Dans les années 50, la perche du Nil, un poisson de grande valeur commerciale, a été introduite sur la rive ougandaise du lac Victoria. Depuis lors, ce poisson à l'appétit féroce s'est répandu dans tout le lac en se nourrissant des cichlidés.

En 1990, de nombreuses espèces de cichlidés vivant en eau libre ont été éliminées, ainsi que d'autres vivant dans des régions rocheuses

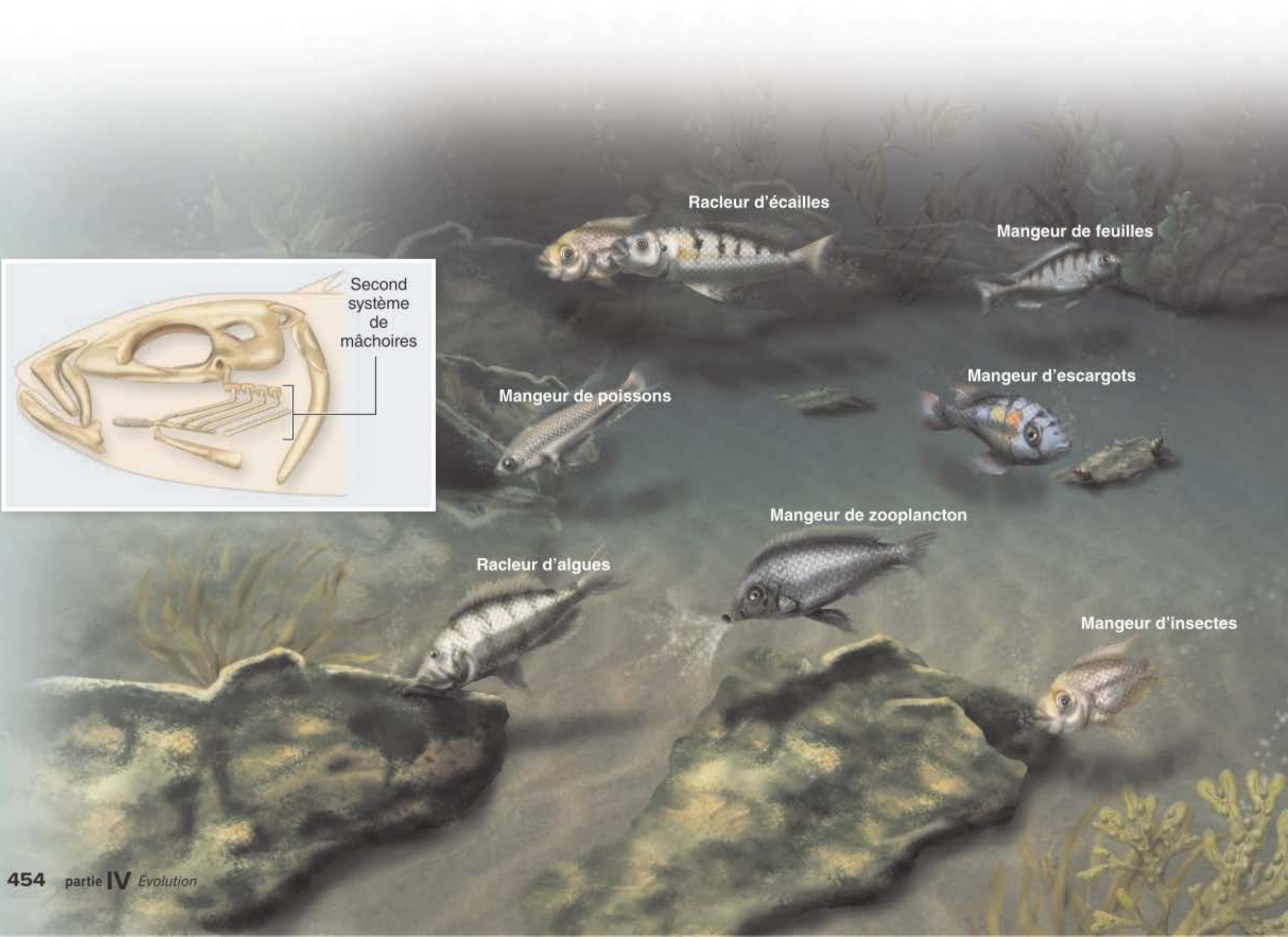
peu profondes. Plus de 70 % de toutes les espèces répertoriées de cichlidés ont disparu, ainsi que des nombres non précisés d'espèces qu'il restait à découvrir. Nous reviendrons sur l'histoire du Lac Victoria lorsque nous aborderons la biologie de la conservation au chapitre 59.

Questions d'apprentissage 22.5

Une radiation adaptative survient lorsqu'une espèce se diversifie, produisant des espèces descendantes qui sont adaptées à l'utilisation de plusieurs secteurs de l'environnement. Une radiation adaptative peut survenir sous des conditions d'isolement récurrent, qui augmente la vitesse à laquelle la spéciation se produit, et par l'occupation de zones comportant peu de compétiteurs et de nombreux types de ressources disponibles, comme les îles volcaniques. L'évolution d'une innovation importante peut aussi permettre une adaptation à des secteurs de l'environnement qui auparavant ne pouvaient être utilisés.

- *Au contraire du modèle de l'archipel, comment une radiation adaptative pourrait progresser dans un cas de spéciation sympatrique par sélection diversifiante ?*

Figure 22.17 Poissons cichlidés du lac Victoria. Ces poissons ont évolué afin de s'adapter à divers habitats. Le second système de mâchoires (dents pharyngées) localisé dans la gorge explique la souplesse évolutive de ces poissons; elle a permis que les mâchoires orales s'adaptent à de nombreux modes d'alimentation.



22.6 Le rythme de l'évolution

Objectifs

1. Définir la stase et la comparer à un changement évolutif graduel.
2. Expliquer les composants de l'hypothèse de l'équilibre ponctué.

Nous avons vu comment les espèces peuvent se former, mais nous n'avons pas encore examiné la relation entre la spéciation et le changement évolutif qui se produit au sein d'une espèce. Deux hypothèses, le gradualisme et l'équilibre ponctué, ont été avancées pour expliquer la relation.

Le gradualisme est l'accumulation de petits changements

Pendant plus d'un siècle après la publication de *L'origine des espèces*, l'opinion courante était que le changement évolutif était extrêmement lent. Un tel changement aurait été presque imperceptible d'une généra-

tion à l'autre, mais se serait développé par accumulation au cours de milliers et millions d'années. Ce point de vue est appelé **gradualisme** (figure 22.18a).

L'équilibre ponctué consiste en de longues périodes de stase suivies par un changement relativement rapide

On a aussi proposé que les espèces passent par de longues périodes de changement évolutif faible ou nul (appelées **stases**), ponctuées par des poussées de changements survenant durant de courts intervalles de temps géologique. Ce phénomène est appelé **équilibre ponctué** (figure 22.18b) ; certains ont soutenu l'idée que ces changements rapides survenaient uniquement au cours du processus de spéciation.

Nous avons vu aux chapitres 20 et 21 que lorsque la sélection naturelle est forte, les changements évolutifs peuvent survenir rapidement, aussi la partie « ponctuée » n'est pas controversée. Une question plus difficile concerne les longues périodes de stase (l'équilibre) : pourquoi les espèces restent-elles inchangées pendant des milliers, voire des millions d'années ?

Bien que plusieurs causes possibles aient été suggérées, la plupart des chercheurs pensent maintenant qu'une combinaison de sélection stabilisante et oscillante est responsable de la stase. Si l'environnement ne change pas au cours de longues périodes, ou si les changements environnementaux oscillent d'avant en arrière, la sélection peut favoriser la stase pendant de longues périodes. Un facteur favorisant cette stase est l'aptitude des espèces à changer de territoire ; pendant les périodes glaciaires, par exemple, lorsque le climat de la terre s'est refroidi, de nombreuses espèces se sont déplacées vers le sud, ce qui leur a permis de continuer à jouir d'un environnement qui leur convenait.

? **Question** Pourquoi des changements de territoires géographiques favorisent-ils une stase évolutive ?

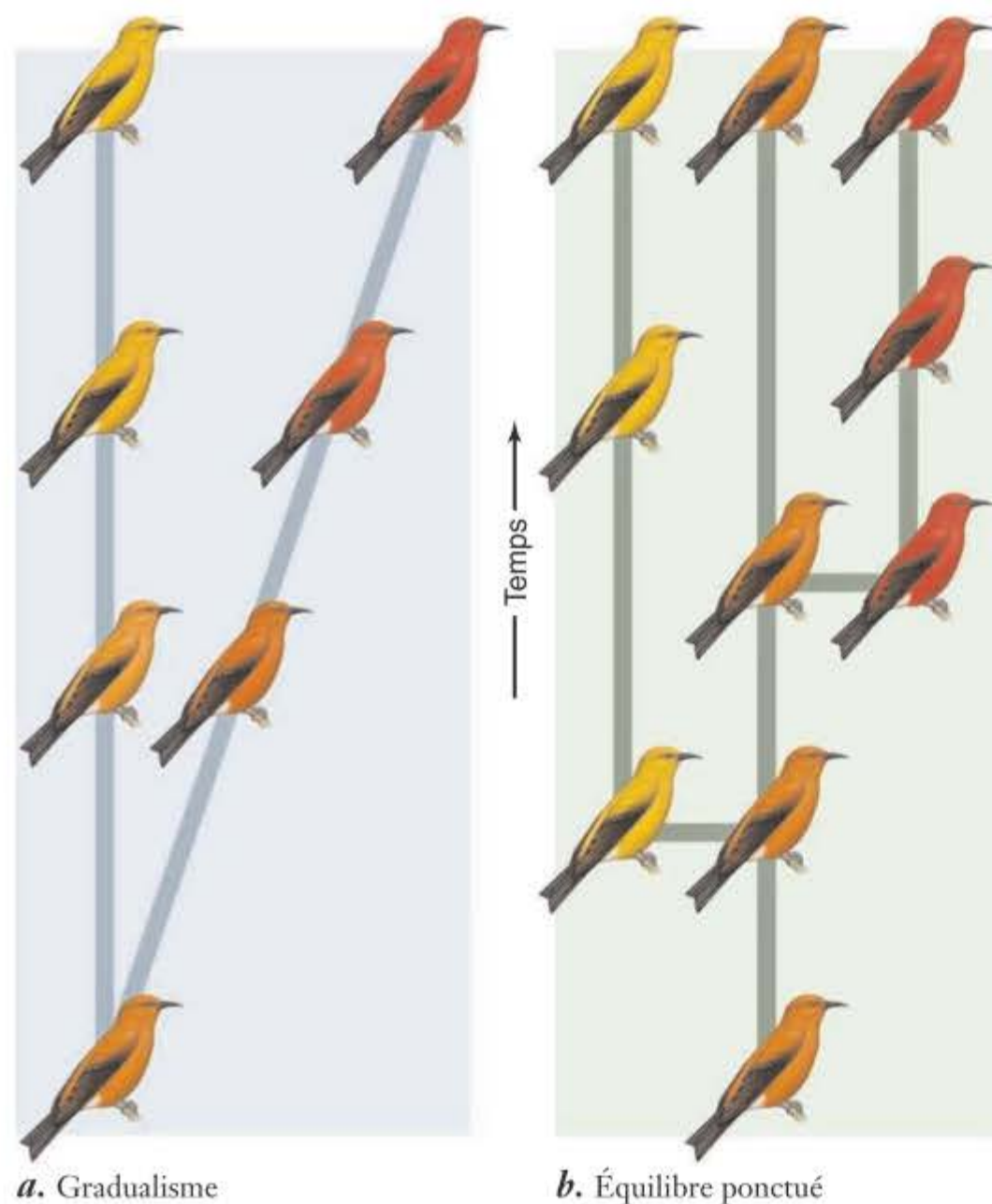


Figure 22.18 Deux conceptions de la macroévolution. *a.* Le gradualisme suggère que le changement évolutif se développe lentement au fil du temps et n'est pas lié à la spéciation, tandis que (*b.*) selon l'hypothèse de l'équilibre ponctué, le changement phénotypique se produit par poussées associées à la spéciation, séparées par de longues périodes de changement nul ou faible.

L'évolution peut inclure les deux types de changement

Certains groupes bien étudiés, comme les mammifères africains, ont évolué clairement de manière graduelle et non par bonds. D'autres groupes, comme les bryozoaires, semblent évoluer par contre en suivant un changement évolutif irrégulier suivant le modèle d'équilibre ponctué. En fait, le gradualisme et l'équilibre ponctué paraissent être les deux extrêmes d'un continuum. Bien que certains groupes semblent avoir évolué de manière graduelle et d'autres selon un mode ponctué, de nombreux autres groupes montrent des signes d'épisodes graduels et ponctués à différents moments de leur histoire évolutive.

L'idée que la spéciation est nécessairement liée un changement phénotypique n'a pas été confirmée. D'une part, il est maintenant clair que la spéciation peut avoir lieu sans changement phénotypique, par exemple, on ne peut pratiquement pas distinguer de nombreuses espèces de salamandres, étroitement apparentées. D'autre part, un changement phénotypique peut se produire à l'intérieur d'espèces en absence de spéciation.

Questions d'apprentissage 22.6

Le gradualisme est l'accumulation de changements presque imperceptibles qui aboutissent finalement à des différences importantes. Selon la proposition de l'équilibre ponctué, de longues périodes de stase seraient interrompues (ponctuées) par des périodes de changement rapide. Des arguments en faveur du gradualisme et de l'équilibre ponctué ont été trouvés dans différents groupes. Une stase peut résulter d'une sélection stabilisante ou oscillante.

- *Un changement évolutif pourrait-il être ponctué à un moment (c'est-à-dire rapide et épisodique), mais non lié à une spéciation ?*

Cinq extinctions massives sont survenues dans un lointain passé

Cinq extinctions massives ont été identifiées, la plus importante datant de la fin de la période permienne, il y a environ 250 millions d'années (figure 22.19). À ce moment, plus de la moitié de toutes les familles et jusqu'à 96 % de toutes les espèces auraient péri.

L'extinction la plus fameuse et la mieux étudiée, bien que moins drastique, a eu lieu à la fin du crétacé (il y a 65 millions d'années), au moment où les dinosaures et divers autres organismes ont été exterminés. Des découvertes récentes soutiennent l'hypothèse que cette extinction serait due à l'impact d'un énorme astéroïde ; il aurait causé l'incendie généralisé des forêts et obscurci le ciel pendant des mois par un vaste nuage de particules. La cause d'autres extinctions massives n'est pas connue. Certains scientifiques suggèrent que des astéroïdes pourraient avoir joué un rôle dans au moins certaines de ces extinctions ; d'autres hypothèses impliquent des changements climatiques globaux et d'autres causes.

Constat important ; au cours d'une extinction massive tous les groupes d'organismes ne sont pas affectés de manière égale. Par exemple, l'extinction de la fin du Crétacé a fait disparaître non seulement les dinosaures, mais aussi les reptiles marins et volants ainsi que les ammonites (un type de mollusques). La diversité des marsupiaux, des plantes à fleurs (angiospermes), des oiseaux et de certains types de planctons s'est fortement réduite. Au contraire, les tortues marines, les crocodiliens et les amphibiens semblent ne pas avoir été touchés. On ignore pourquoi certains groupes ont été affectés plus durement que d'autres, mais selon une hypothèse, les survivants furent ceux qui ont trouvé abri dans le sol ou dans l'eau et qui auraient réussi à se nourrir ou à réduire leurs besoins de nourriture aux températures froides, conséquences du blocage de la lumière solaire.

Une conséquence des extinctions massives est la disparition de groupes qui prédominaient, ce qui a changé le cours de l'évolution, fait incontestable pour l'extinction du Crétacé. Durant cette période, les mammifères placentaires constituaient un groupe mineur d'espèces qui, pour la plupart, ne dépassaient pas la taille d'un chat domestique. Lorsque les dinosaures, qui avaient dominé le monde durant plus de

22.7 Spéciation et extinction au fil du temps

Objectifs

1. *Décrire l'évolution de la diversité des espèces au fil du temps.*
2. *Définir ce que sont les extinctions massives et identifier les époques durant lesquelles elles sont survenues.*

La diversité a augmenté fortement depuis 600 millions d'années. Cependant, la tendance était loin d'être constante. Après une augmentation rapide, la diversité a atteint un plateau qui a duré près de 200 millions d'années, mais depuis lors elle a augmenté de manière continue. Puisque les changements dans le nombre d'espèces reflètent le taux d'apparition de nouvelles espèces compensé par le taux de disparition des espèces existantes, cette tendance révèle que, sur le long terme, la spéciation a en général dépassé l'extinction.

Cela n'a pas toujours été le cas. En particulier, plusieurs déclin abrupts, ou **extinctions massives**, sont venus interrompre la tendance générale, c'est-à-dire l'augmentation de la diversité des espèces.

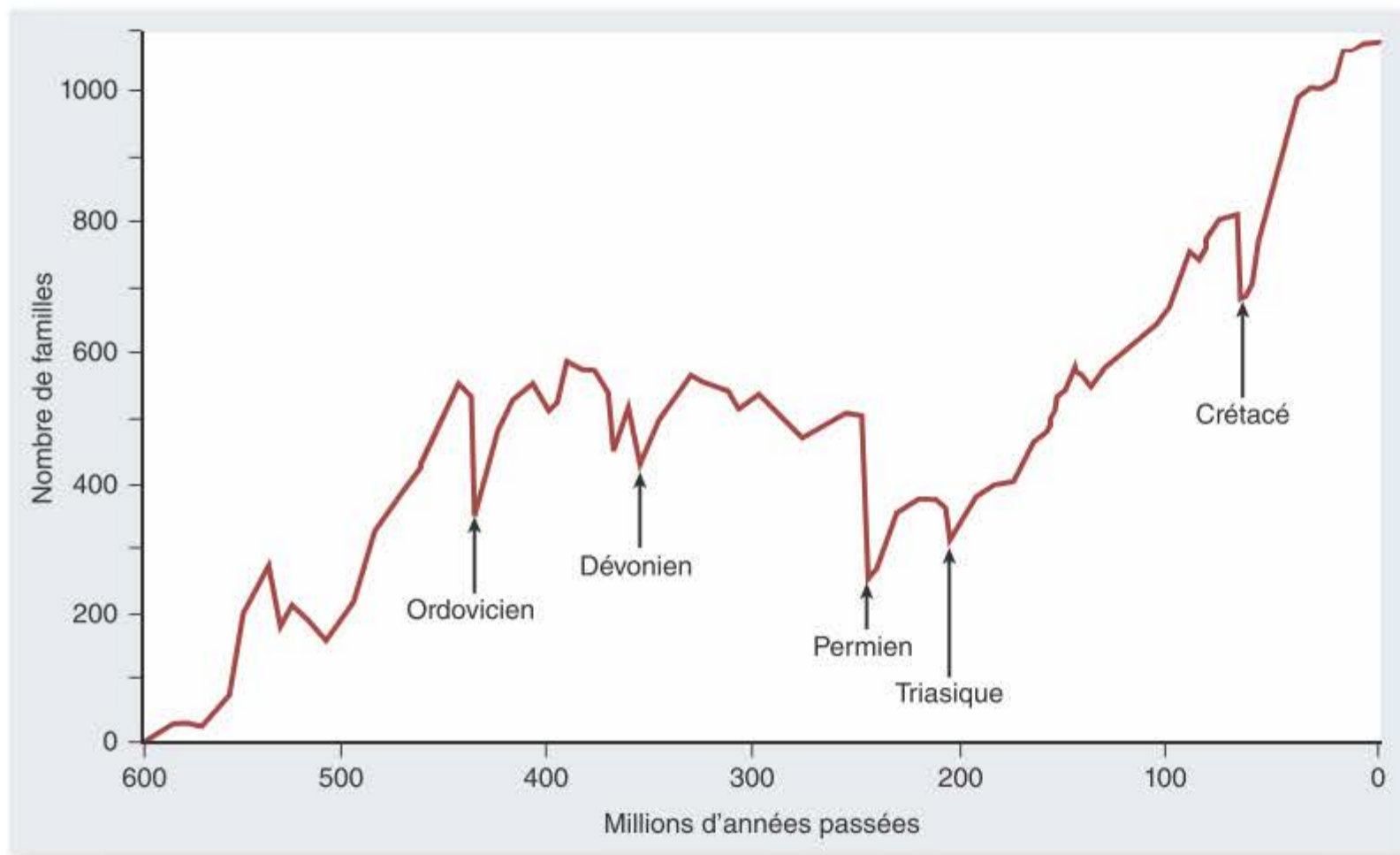


Figure 22.19

Biodiversité au cours du temps.

La diversité taxonomique des familles d'animaux marins a augmenté au cours du temps, bien que des chutes aient été observées. Les archives paléontologiques sont plus complètes pour les organismes marins puisqu'ils sont plus facilement fossilisés que les espèces terrestres. Les familles sont montrées plutôt que les espèces puisque de nombreuses espèces sont connues seulement à partir d'un seul spécimen, ce qui introduirait des erreurs dans le comptage du nombre d'espèces présentes à un point particulier. Les flèches indiquent les cinq principales extinctions massives.

100 millions d'années ont disparu, les mammifères placentaires ont connu une vaste expansion adaptative. Avec humiliation, on réalise que les humains pourraient n'avoir jamais existé si cet astéroïde n'avait pas heurté notre planète il y a 65 millions d'années.

Comme le monde qui nous entoure l'illustre, la diversité d'espèces rebondit après des extinctions massives, mais la récupération n'est pas rapide. L'examen des fossiles indique que la vitesse de spéciation n'augmente pas immédiatement après une extinction, mais prend 10 millions d'années pour atteindre son maximum. La cause de ce délai n'est pas connue. Une explication possible serait la lenteur de récupération des écosystèmes, des processus de spéciation et du commencement de la diversification adaptative. En conséquence, il faut 10 millions d'années, ou même beaucoup plus, pour que la diversité des espèces puisse atteindre son niveau antérieur.

Une sixième extinction est en cours

Actuellement, le nombre d'espèces dans le monde n'a jamais été aussi grand. Malheureusement, le nombre diminue à une vitesse alarmante à cause des activités humaines (voir chapitre 59).

Certains estiment que jusqu'à un quart de toutes les espèces aura bientôt disparu, un taux d'extinction qui ne serait pas survenu depuis

l'extinction massive du crétacé. De plus, le rebond dans la diversité des espèces pourrait même être plus lent que lors des événements d'extinction massive précédents. En effet, au lieu de libérer les sites écologiques et d'enrichir en énergie l'environnement comme lors des extinctions précédentes, celle-ci s'accompagne de la consommation d'une grande proportion des ressources mondiales par les activités humaines, laissant peu de ressources disponibles pour la radiation adaptative.

Questions d'apprentissage 22.7

Le nombre d'espèces a augmenté au fil du temps, mais pas à vitesse constante. Cinq extinctions ont massivement, bien que brièvement, réduit le nombre d'espèces. La diversité rebondit, mais la récupération n'est pas rapide, et les groupes reconstituant la diversité ne sont pas les mêmes que ceux qui existaient avant l'extinction. Malheureusement, les humains sont en train de causer une sixième extinction massive.

- *De quelle manière, l'extinction massive actuelle diffère-t-elle de celles qui sont survenues dans le passé ?*



Résumé

22.1 La nature des espèces et le concept d'espèce biologique

Des espèces sympatriques occupent le même endroit, mais restent distinctes.

On peut distinguer facilement la plupart des espèces sympatriques sur des bases phénotypiques et écologiques. D'autres peuvent généralement être identifiées par une étude attentive.

Des populations d'une espèce montrent une variation géographique.

Des populations qui diffèrent grandement par leur phénotype ou sur le plan écologique sont généralement reliées par des populations intermédiaires sur le plan géographique.

Le concept d'espèce biologique se focalise sur la capacité d'échanger des gènes.

Des espèces biologiques sont généralement définies comme des populations qui se croisent, ou ont le potentiel de le faire, et produisent une descendance fertile. Des mécanismes reproducteurs d'isolement empêchent l'échange génétique entre les espèces.

Des mécanismes prézygotiques d'isolement préviennent la formation d'un zygote.

Des mécanismes prézygotiques d'isolement empêchent un zygote viable d'être créé. Ces mécanismes comprennent un isolement écologique, comportemental, temporel ou mécanique.

Des mécanismes postzygotiques d'isolement préviennent le développement normal en adultes reproducteurs.

Des mécanismes postzygotiques d'isolement empêchent un zygote de se développer en un individu viable et fertile.

Le concept d'espèce biologique n'explique pas toutes les observations.

Le concept écologique des espèces, une autre explication, met l'accent sur le rôle de la sélection naturelle et les différences entre les espèces dans leurs exigences écologiques.

En réalité, aucun concept d'espèce ne peut expliquer toute la diversité de la vie.

22.2 Sélection naturelle et isolement reproducteur

La sélection peut renforcer les mécanismes d'isolement.

Les populations peuvent s'isoler complètement au plan reproducteur en allopatrie. Si des populations qui ont évolué vers un isolement partiel au plan reproducteur entrent en contact, la sélection naturelle peut conduire à un isolement reproducteur accru, un processus qui est appelé « renforcement ».

Par ailleurs, les échanges génétiques entre les populations peuvent conduire à une homogénéisation et prévenir ainsi une spéciation.

22.3 Le rôle de la dérive génétique et de la sélection naturelle dans la spéciation

Des changements aléatoires peuvent causer l'isolement reproducteur.

Dans de petites populations, la dérive génétique peut entraîner des populations à diverger ; les différences qui évoluent peuvent entraîner les populations à devenir isolées au plan reproducteur.

Une adaptation peut aboutir à une spéciation.

Une adaptation à des situations ou des environnements différents peut conduire incidemment à un isolement reproducteur. Au contraire du renforcement, ces différences ne sont pas directement favorisées par la sélection naturelle, car elles empêchent l'hybridation.

22.4 La géographie de la spéciation (figure 22.9)

Une spéciation allopatrique se produit lorsque les populations sont isolées géographiquement.

Allopatriques, ou géographiquement isolées, des populations sont beaucoup plus susceptibles d'évoluer vers des espèces distinctes, car aucun flux génique ne se produit entre eux. La plupart des spéciations surviennent probablement en allopatrie.

Une spéciation sympatrique se produit sans séparation géographique.

Une spéciation sympatrique peut survenir de deux façons. L'une est la polyploidie, ce qui crée instantanément une nouvelle espèce. Une sélection diversifiante peut également amener une espèce à se diviser en deux, mais les scientifiques discutent quant à la fréquence de tels événements.

22.5 Radiation adaptative et diversité biologique

Une radiation adaptative se produit quand une espèce se trouve dans un environnement nouveau ou soudainement modifié, avec de nombreuses ressources et peu d'espèces concurrentes (figure 22.11).

L'acquisition d'un nouveau caractère qui permet aux individus d'utiliser des parties jusque-là inaccessibles de l'environnement, dite « innovation majeure », peut également déclencher une radiation adaptative.

Les plantes et animaux hawaïens exploitent un habitat riche et diversifié.

Au moins 1000 espèces de drosophiles hawaïennes ont été identifiées. Plusieurs groupes de plantes se sont également diversifiés pour occuper de nombreux habitats.

Les espèces de pinsons de Darwin se sont adaptées à l'utilisation de types différents de nourriture.

Quatorze espèces appartenant à quatre genres ont évolué pour exploiter quatre habitats différents selon le type de nourriture.

Les poissons cichlidés du lac Victoria se sont diversifiés très rapidement.

Les cichlidés ont vécu une radiation rapide pour former 300 espèces, même si aujourd'hui plus de 70 % de ces espèces ont aujourd'hui disparu.

22.6 Le rythme de l'évolution

Le gradualisme est l'accumulation de petits changements.

Historiquement, les scientifiques ont estimé que la spéciation était survenue graduellement par l'accumulation d'infimes variations.

L'équilibre ponctué consiste en de longues périodes de stase suivies par un changement relativement rapide.

L'hypothèse de l'équilibre ponctué soutient que non seulement le changement est rapide et épisodique, mais qu'il est seulement associé au processus de spéciation.

L'évolution peut inclure les deux types de changement.

Les scientifiques conviennent généralement que le changement évolutif se produit selon un continuum, le gradualisme et le changement ponctué étant les extrêmes.

22.7 Spéciation et extinction au fil du temps

En général, le nombre d'espèces a augmenté au fil du temps (figure 22.19).

Cinq extinctions de masse sont survenues dans un passé lointain.

Des extinctions de masse ont conduit à une diminution spectaculaire de la diversité des espèces, qui prend des millions d'années pour récupérer. Cinq extinctions de masse sont survenues dans un passé lointain en raison de l'écrasement d'un astéroïde sur la Terre et d'un changement climatique global, parmi d'autres événements.

Une sixième extinction est en cours.

Les êtres humains sont en train, actuellement, de provoquer une sixième extinction massive.

Questions

COMPRÉHENSION

- Des mécanismes d'isolement prézygotique comprennent toutes les caractéristiques suivantes, sauf
 - stérilité des hybrides.
 - parades nuptiales.
 - séparation de l'habitat.
 - reproduction saisonnière.
- L'isolement reproducteur est
 - une conséquence de l'absence de croisement entre individus.
 - un type spécifique de mécanisme d'isolement postzygotique.
 - requis par le concept d'espèce biologique.
 - aucune de ces réponses.
- Les problèmes soulevés par le concept d'espèce biologique comprend le fait que
 - de nombreuses espèces se reproduisent de façon asexuée.
 - des mécanismes d'isolement postzygotique baissent la viabilité des hybrides.
 - des mécanismes d'isolement prézygotique sont extrêmement rares.
 - tous ces éléments.
- Spéciation allopatrique
 - est moins courante que la spéciation sympatrique.
 - implique un isolement géographique quelconque.
 - est le seul type de spéciation qui se produit dans les plantes.
 - requiert la polyploidie.
- Le gradualisme et l'équilibre ponctué sont
 - deux extrémités d'un continuum du rythme de changement évolutif au fil du temps.
 - des vues mutuellement exclusives du mode de déroulement de tous les changements évolutifs.
 - des mécanismes d'isolement reproducteur.
 - aucune de ces réponses.
- L'isolement prézygotique
 - implique toujours des mécanismes qui préviennent les croisements de membres d'espèces différentes.
 - inclut la mort d'un zygote peu après la fécondation.
 - ne survient que dans les plantes.
 - s'accroît en raison du renforcement.

7. Spéciation par allopolyploïdie
 - a. prend beaucoup de temps.
 - b. est fréquente chez les oiseaux.
 - c. conduit à un nombre réduit de chromosomes.
 - d. se produit après l'hybridation entre deux espèces.
8. Radiation adaptative
 - a. est le résultat de l'uranium enrichi utilisé dans les centrales électriques.
 - b. est l'évolution d'espèces étroitement apparentées adaptées à l'utilisation de différentes parties de l'environnement.
 - c. résulte d'une dérive génétique.
 - d. est le résultat d'une sélection stabilisante favorisant le maintien de caractères adaptatifs.
9. Des grenouilles léopards de différentes populations géographiques du complexe *Rana pipiens*
 - a. sont membres d'une même espèce, car elles se ressemblent beaucoup.
 - b. sont des espèces différentes chez qui l'on a montré des mécanismes d'isolement pré- et postzygotiques.
 - c. se croisent souvent pour produire des hybrides viables.
 - d. sont génétiquement identiques en raison d'un isolement reproducteur effectif.
10. Le déplacement de caractère
 - a. survient à la suite d'une compétition et de la sélection naturelle, favorisant la divergence dans l'usage des ressources.
 - b. survient à la suite d'une compétition et de la sélection naturelle, favorisant la convergence dans l'usage des ressources.
 - c. ne favorise pas la spéciation.
 - d. a réduit le taux de spéciation parmi les pinsons des Galapagos.
11. Durant l'histoire de la vie sur terre
 - a. il est survenu des extinctions massives.
 - b. la diversité des espèces a augmenté de manière régulière.
 - c. La diversité des espèces est restée relativement constante
 - d. Les taux d'extinction ont été complètement compensés par les taux de spéciation

APPLICATION

1. Si le renforcement est faible et si les hybrides ne sont pas complètement stériles
 - a. la divergence génétique entre les populations peu être surmontée par flux génique.
 - b. une spéciation survient dans 100 % du temps.
 - c. un flux de gènes entre les populations sera impossible.
 - d. la spéciation sera plus probable que si les hybrides avaient été complètement stériles.

2. La sélection naturelle peut
 - a. augmenter la probabilité de spéciation.
 - b. renforcer l'isolement reproducteur.
 - c. agir contre la survie et la reproduction des hybrides.
 - d. fait tout ce qui est dit.
3. L'hybridation entre des populations incomplètement isolées
 - a. conduit toujours à un renforcement en raison de l'infériorité des hybrides.
 - b. peut servir de mécanisme pour préserver les flux de gènes entre les populations, empêchant ainsi la spéciation.
 - c. ne survient que chez les plantes.
 - d. n'a aucune influence sur les taux de spéciation.
4. La sélection naturelle peut conduire à la spéciation
 - a. en causant plus la divergence de petites populations plus que celle de grandes populations.
 - b. parce que les changements évolutifs que deux populations acquièrent tout en s'adaptant aux différents habitats peut avoir pour effet de les isoler sur le plan reproducteur.
 - c. en favorisant le même changement évolutif dans plusieurs populations.
 - d. en favorisant des phénotypes intermédiaires.

RÉVISION

1. La sélection naturelle peut conduire à l'évolution des mécanismes d'isolement prézygotique, mais pas de mécanismes d'isolement postzygotique ? Expliquez.
2. S'il n'y a pas de définition universellement acceptée de l'espèce, à quoi sert ce terme ? Est-ce que l'idée et la nécessité d'un « concept d'espèce » disparaîtront dans le futur ?
3. Référez-vous à la figure 22.6. Au Texas, les phlox de Drummond sont de couleur rouge foncé là où elles poussent en présence des phlox à fleur étoilée, alors qu'ailleurs lorsqu'elles poussent de manière isolée elles sont bleu pâle légèrement rosée. Dans ce cas, il n'y a pas de compétition pour des ressources écologiques comme dans les autres cas décrits de caractère divergent. Pourquoi la couleur des phlox de Drummond a-t-elle évolué lorsque ces fleurs sont sympatriques avec les phlox à fleur étoilée ?
4. Référez-vous à la figure 22.16. *Geospiza fuliginosa* et *Geospiza fortis* sont en sympatrie sur au moins une île des Galapagos et en allopatrie sur plusieurs îles de l'archipel. Comparez vos attentes sur le degré de similitude morphologique des deux espèces dans ces deux contextes, compte tenu de l'hypothèse que la compétition pour la nourriture a joué un rôle important dans la radiation adaptative de ce groupe. Vos attentes seraient-elles les mêmes pour une paire d'espèces de pinsons qui ne sont pas aussi étroitement apparentés ? Expliquez.