



VOS OUTILS INTERACTIFS



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

▲ **Figure 24.1** Comment cet oiseau (*Phalacrocorax harrisi*) qui ne vole pas en est-il venu à vivre sur les îles Galápagos ?

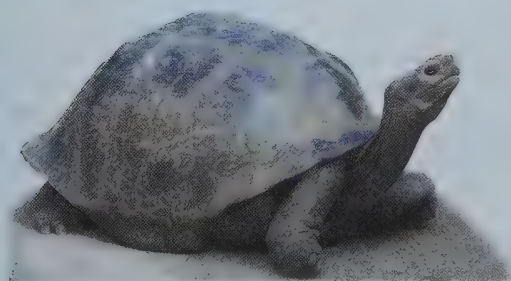
CONCEPTS CLÉS

- 24.1** Le concept biologique de l'espèce s'appuie sur l'isolement reproducteur
- 24.2** La spéciation peut avoir lieu en présence ou en l'absence d'isolement géographique
- 24.3** Les zones hybrides révèlent les facteurs responsables de l'isolement reproducteur
- 24.4** La spéciation peut se produire rapidement ou lentement et peut résulter de changements dans un, deux ou plusieurs gènes

Le «mystère des mystères»

Quand il s'est rendu aux îles Galápagos, Darwin a constaté que ces îles volcaniques abritaient des plantes et des animaux inconnus ailleurs (**figure 24.1**). Plus tard, il a compris que l'apparition de ces espèces était relativement récente. Après avoir visité l'archipel, Darwin a écrit dans son journal : « Dans le temps et dans l'espace, il semble que nous approchions d'un fait grandiose, du mystère des mystères : l'apparition de nouveaux êtres sur la Terre. »

Le «mystère des mystères» qui captivait Darwin est la **spéciation**, c'est-à-dire le processus par lequel une espèce se ramifie pour donner deux ou plusieurs espèces. La spéciation a fasciné Darwin (et de nombreux autres biologistes depuis) parce qu'elle a engendré la formidable diversité de la vie, produisant à répétition de nouvelles espèces différentes de celles qui existaient déjà. Plus tard, Darwin a compris que la spéciation contribuait aussi à expliquer les ressemblances entre les espèces (l'unité du vivant). Lorsqu'une espèce se subdivise, les descendants des différentes branches présentent de nombreuses caractéristiques communes puisqu'elles dérivent d'un ancêtre commun, l'espèce parentale. Sur le plan des séquences d'ADN, par exemple, des ressemblances indiquent que le cormoran aptère des Galápagos de la figure 24.1 (*Phalacrocorax harrisi*), incapable de voler, est étroitement apparenté aux cormorans volants habitant les Amériques. Ce lien laisse penser que le cormoran aptère descend d'une lointaine espèce de cormorans qui a volé du continent vers les Galápagos.



◀ La tortue géante des Galápagos : une autre espèce unique à ces îles.

La notion de spéciation fournit également un pont conceptuel entre les domaines de la microévolution et de la macroévolution. La **microévolution** s'intéresse à l'ensemble des changements qui se produisent dans les fréquences alléliques d'une population avec le temps, tandis que la **macroévolution** étudie l'évolution à un niveau supérieur à celui de l'espèce (comme le **clade**, qui est un ensemble d'espèces, de familles, d'ordres, etc., qui regroupe tous les descendants d'un ancêtre évolutif commun). Ainsi, l'émergence de nouveaux groupes d'organismes, comme les mammifères ou les plantes à fleurs, résultant d'une série de phénomènes de spéciation, est un exemple de changement relevant de la macroévolution. Nous avons examiné les mécanismes de la microévolution au chapitre 23 et nous nous pencherons sur la macroévolution au chapitre 25. Dans le présent chapitre, nous explorerons le « pont » qui les relie, soit les mécanismes par lesquels une nouvelle espèce naît des espèces existantes. Mais clarifions d'abord ce que nous entendons exactement par « espèce ».



(a) **Similarité entre des espèces différentes.** La sturnelle des prés (*Sturnella magna*, à gauche) et la sturnelle de l'Ouest (*S. neglecta*, à droite) ont une forme et des couleurs semblables. Elles constituent pourtant deux espèces distinctes, car leur chant et leurs comportements sont suffisamment différents pour que les femelles d'une espèce ne soient pas incitées à la reproduction par les mâles de l'autre espèce s'ils se rencontraient dans la nature.

CONCEPT 24.1

Le concept biologique de l'espèce s'appuie sur l'isolement reproducteur

Le terme *espèce* vient du mot latin *species*, qui signifie « type » ou « apparence ». On distingue les catégories de végétaux ou d'animaux (les chiens et les chats, par exemple) d'après les différences que révèle leur apparence. Cependant, est-il réaliste de penser qu'on peut classer les organismes dans ces unités distinctes que nous appelons *espèces*? Pour répondre à cette question, les biologistes doivent comparer non seulement les caractéristiques morphologiques (forme du corps) de divers groupes d'organismes, mais aussi les différences moins évidentes touchant la physiologie, la biochimie et les séquences d'ADN. Ces comparaisons confirment généralement que les espèces morphologiquement différentes forment effectivement des groupes distincts qui présentent de nombreuses différences autres que morphologiques.

Le concept biologique de l'espèce

La première définition de l'espèce utilisée dans ce manuel est le **concept biologique de l'espèce**. Selon ce concept, une **espèce** est une population ou un groupe de populations dont les membres peuvent se reproduire les uns avec les autres dans la nature et engendrer une descendance viable et féconde; ils sont, par contre, le plus souvent dans l'impossibilité d'avoir une telle descendance avec les individus d'autres populations. Par conséquent, les membres d'une espèce biologique sont unis par leur compatibilité reproductive potentielle (**figure 24.2**). Ainsi, tous les humains appartiennent à la même espèce: il est peu probable qu'une femme d'affaires de l'Amérique du Nord et un fermier de Mongolie se rencontrent, mais si cela arrive et qu'ils s'accouplent, ils pourront avoir des bébés viables qui deviendront des adultes féconds. En revanche, les humains et les chimpanzés sont des espèces biologiquement distinctes, même s'ils peuvent vivre dans une même



(b) **Diversité au sein d'une même espèce.** Bien qu'ils présentent une très grande variété de traits, les humains appartiennent tous à la même espèce biologique (*Homo sapiens*): ils sont interféconds.

▲ **Figure 24.2** La définition biologique de l'espèce repose sur le potentiel d'interfécondité et non sur la ressemblance physique.

région, parce que de nombreux facteurs les empêchent de se féconder et de produire une descendance viable et fertile.

Comment se fait-il qu'une espèce arrive à préserver son patrimoine génétique et que ses membres présentent plus de ressemblances entre eux qu'avec les membres des autres espèces? Rappelez-vous le mécanisme évolutif du *flux génétique*, c'est-à-dire l'échange d'allèles entre des populations (voir le concept 23.3). Typiquement, le flux génétique concerne les diverses populations d'une même espèce; cet échange continu d'allèles tend à préserver leur patrimoine génétique commun.

Mais comme nous allons le voir dans le présent chapitre, l'absence de flux génétique ou sa diminution joue un rôle clé dans la formation de nouvelles espèces.

L'isolement reproducteur

Comme les espèces biologiques se distinguent par leur incompatibilité reproductrice, le concept biologique de l'espèce s'appuie sur l'**isolement reproducteur**, c'est-à-dire sur l'existence de facteurs biologiques (barrières) qui empêchent les membres de deux espèces de produire des hybrides viables et féconds. De telles barrières bloquent le flux génétique entre les espèces et limitent la formation d'**hybrides**, c'est-à-dire de descendants issus d'un accouplement entre deux espèces. Le blocage de tout échange génétique entre les espèces ne découle pas d'une barrière unique, mais d'une combinaison de diverses barrières.

S'il est clair que la mouche domestique (*Musca domestica*) ne peut s'accoupler avec la grenouille léopard du Nord (*Rana pipiens*) ou la grande fougère (*Pteridium aquilinum*), les barrières reproductives entre des espèces plus étroitement apparentées sont moins évidentes. Comme l'illustre la **figure 24.3**, ces barrières peuvent être prézygotiques ou postzygotiques, selon qu'elles contribuent à l'isolement reproducteur avant ou après la fécondation. Les **barrières prézygotiques** (« avant le zygote ») rendent impossible la fécondation de plusieurs façons. Elles peuvent empêcher les membres d'espèces différentes de tenter de s'accoupler, faire échouer une tentative d'accouplement avant qu'elle réussisse, ou encore bloquer la fécondation si l'accouplement a eu lieu. Si un spermatozoïde franchit une barrière prézygotique et féconde un ovule d'une autre espèce, diverses **barrières postzygotiques** (« après le zygote ») empêchent généralement le zygote hybride de devenir un adulte viable et fécond (isolement reproducteur postzygotique). Ainsi, les hybrides peuvent avoir un taux de survie plus faible par suite d'erreurs survenues lors du développement embryonnaire ; ils peuvent également souffrir de problèmes postnataux qui les rendent infertiles ou incapables de vivre assez longtemps pour avoir le temps de se reproduire.

Les limites du concept biologique de l'espèce

L'un des points forts du concept biologique de l'espèce est qu'il attire l'attention sur une des façons dont la spéciation peut se produire, c'est-à-dire par la progression de l'isolement reproducteur. Cependant, le nombre d'espèces auquel ce concept s'applique utilement est limité. Par exemple, il n'existe aucune façon d'évaluer l'isolement reproducteur des fossiles. Le concept d'espèce biologique ne s'applique pas non plus aux organismes qui font toujours ou principalement appel à la reproduction asexuée, comme les procaryotes. (Nous verrons au concept 27.2 que de nombreux procaryotes s'échangent des gènes sans que ces transferts fassent partie de leur processus reproducteur.) De plus, dans le concept d'espèce biologique, c'est l'absence de flux génétique qui caractérise les espèces. Cependant, de nombreuses paires d'espèces sont morphologiquement et écologiquement distinctes malgré la présence d'un flux génétique entre elles. On en a un bon exemple avec deux espèces d'ours du genre *Ursus* : le grizzli (*U. arctos*) et l'ours blanc (*U. maritimus*), qui produisent des hybrides : les *grolars* (**figure 24.4**). Ce flux génétique n'empêche pas la sélection naturelle de maintenir une

séparation entre ces deux espèces. À cause des limites inhérentes à ce concept, il est parfois nécessaire de faire appel à d'autres définitions de l'espèce.

Les autres concepts de l'espèce

Le concept biologique de l'espèce fait ressortir les processus qui *séparent* les espèces différentes en fonction des obstacles à la reproduction. D'autres concepts soulignent plutôt les processus qui *unissent* les individus d'une même espèce. Par exemple, le **concept morphologique de l'espèce** caractérise une espèce par la forme de son corps, par sa taille et par d'autres caractéristiques structurales. Ce concept a des avantages : il s'applique tant aux organismes sexués qu'asexués, et il peut être utile même si on ne connaît pas l'ampleur du flux génétique. En pratique, les scientifiques distinguent la plupart du temps les espèces à partir de critères morphologiques. Un des inconvénients de ce concept réside toutefois dans la subjectivité de sa définition de l'espèce : les chercheurs ne s'entendent pas toujours sur les caractéristiques structurales qui permettent de distinguer une espèce d'une autre.

Le **concept écologique de l'espèce** définit une espèce sous l'angle de sa niche écologique : il prend en compte la somme des interactions des membres de l'espèce avec les composantes biotiques et abiotiques de leur environnement (voir le concept 54.1). Ainsi, deux espèces de chênes peuvent différer par leur taille ou leur tolérance à la sécheresse, mais se reproduire entre elles à l'occasion. Comme ils occupent deux niches écologiques différentes, ces chênes seraient considérés comme deux espèces distinctes, même s'ils sont apparentés par un certain flux génétique. Contrairement au concept biologique de l'espèce, le concept écologique s'applique aussi bien aux espèces sexuées qu'asexuées. De plus, il souligne le rôle de la sélection naturelle divergente dans la façon dont les organismes s'adaptent à divers environnements.

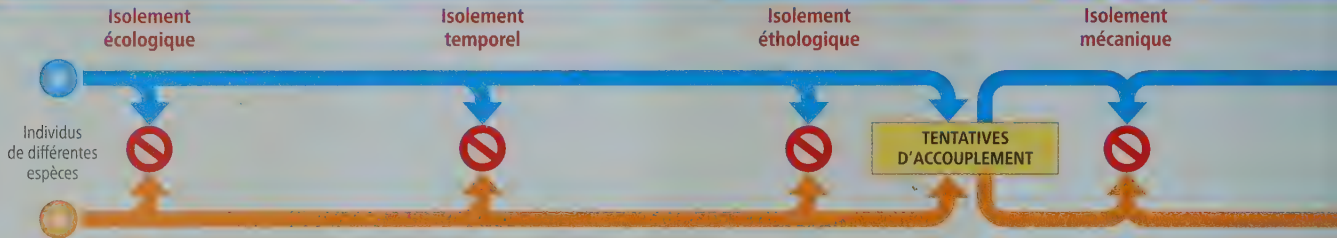
En plus des définitions de l'espèce que nous venons d'examiner, il en existe une vingtaine d'autres. L'utilité de chaque définition dépend de la situation abordée et des questions posées. Le concept biologique de l'espèce, qui s'appuie sur les barrières reproductives, est particulièrement utile pour étudier la spéciation.

RETOUR SUR LE CONCEPT 24.1

1. (a) Quel concept (ou quels concepts) de l'espèce s'applique(nt) tant aux espèces asexuées qu'aux espèces sexuées ? (b) Quel concept (ou quels concepts) contribue(nt) à décrire des espèces sur le terrain de la façon la plus utile ? Expliquez votre réponse.
2. **ET SI ?** ► Supposons que deux espèces d'oiseaux vivent dans une même forêt et ne s'accouplent pas entre elles. L'une des deux espèces se nourrit et s'accouple dans le haut des arbres, tandis que l'autre se nourrit et s'accouple au sol. Cependant, en captivité, l'une et l'autre peuvent s'accoupler et produire des descendants viables et féconds. Quel type de barrière reproductrice est le plus susceptible de maintenir ces espèces séparées (voir la figure 24.3) ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

Les barrières prézygotiques empêchent l'accouplement ou la fécondation (si l'accouplement a eu lieu).



Deux espèces vivant dans des habitats différents compris dans une même région peuvent ne jamais se rencontrer ou encore se rencontrer rarement, même si elles ne sont pas isolées par des barrières qui sautent aux yeux, comme une chaîne de montagnes.

Exemple: Ces deux espèces de mouches du genre *Rhagoletis* vivent dans la même région, mais la mouche de la pomme (*R. pomonella*) s'accouple sur le fruit de l'aubépine ou sur la pomme et s'en nourrit (a), tandis que sa proche parente, la mouche du bleuets (*R. mendax*), ne s'accouple et ne pond ses œufs que sur les bleuets (b).

Des espèces qui se reproduisent à des heures, à des semaines, à des saisons ou à des années différentes ne peuvent unir leurs gamètes.

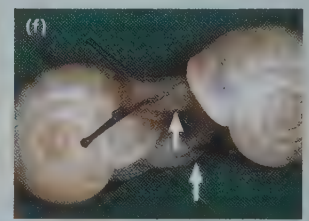
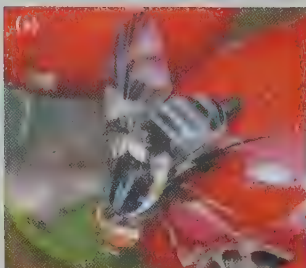
Exemple: En Amérique du Nord, les aires de distribution géographique de deux espèces de moutettes tachetées se chevauchent; cependant, la moutette tachetée orientale (*Spilogale putorius*) (c) se reproduit vers la fin de l'hiver, alors que la moutette tachetée occidentale (*S. gracilis*) (d) le fait vers la fin de l'été.

Les comportements de parade nuptiale qui attirent les partenaires sexuels, de même que les autres comportements uniques à une espèce, sont des barrières reproductives efficaces, même entre espèces étroitement apparentées. De tels rituels comportementaux permettent aux partenaires sexuels de se reconnaître et de repérer des partenaires potentiels de leur espèce.

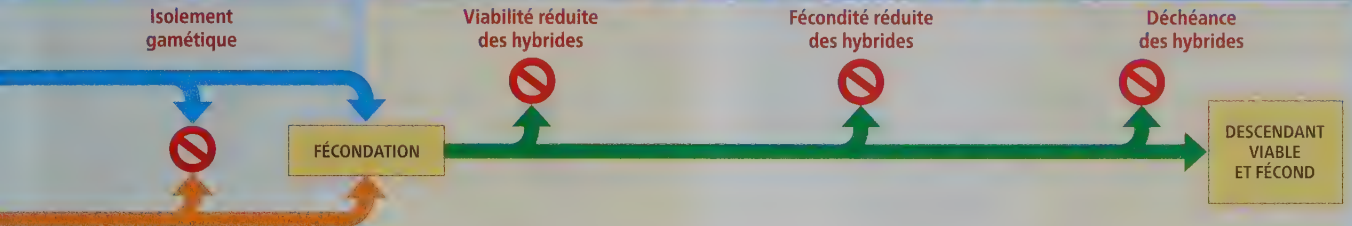
Exemple: Les fous à pieds bleus (*Sula nebouxi*), qui vivent aux Galápagos, s'accouplent seulement après une parade nuptiale unique à leur espèce. Au cours de cette parade, le mâle lève les pieds bien haut pour en exposer le ton bleu vif à la vue des femelles (e).

Il y a tentative d'accouplement, mais celui-ci échoue en raison de différences morphologiques.

Exemple: Les coquilles hélicoïdales des deux espèces d'escargots du genre *Bradybaena* s'enroulent dans des sens différents: l'une est dextre et tourne dans le sens des aiguilles d'une montre (f) (à droite), l'autre est sénestre et tourne en sens inverse (f) (à gauche). Comme les ouvertures génitales des escargots sont situées sur le côté du corps (indiquées par des flèches), celles-ci ne peuvent s'aligner, empêchant tout accouplement.



Les barrières postzygotiques empêchent un zygote hybride de devenir un adulte viable et fécond.



Les spermatozoïdes d'une espèce donnée sont généralement incapables de féconder les ovules d'une autre espèce. Divers mécanismes sont à l'origine de cet échec. Par exemple, les spermatozoïdes peuvent être incapables de survivre dans le système génital féminin d'une autre espèce, ou des mécanismes biochimiques peuvent les empêcher de perforer la membrane entourant l'ovule de l'autre espèce.

Exemple: L'isolement gamétique sépare certaines espèces aquatiques étroitement apparentées, comme les oursins (**g**). Les spermatozoïdes et les ovules des oursins sont libérés dans l'eau environnante, où ils fusionnent et forment des zygotes. Les gamètes d'espèces différentes, comme ceux des oursins rouges et des oursins violets qu'on voit ici, peuvent difficilement fusionner parce que les protéines à la surface des ovules et des spermatozoïdes se lient difficilement les unes aux autres.



Les gènes d'espèces parentales différentes peuvent interagir et empêcher le développement de l'hybride ou sa survie dans son environnement.

Exemple: Certaines sous-espèces de salamandres du genre *Ensatina* vivent dans les mêmes régions et habitats où elles peuvent s'accoupler occasionnellement. Mais la plupart des descendants hybrides n'arrivent pas à se développer complètement, et ceux qui y parviennent sont chétifs (**h**).



Même s'ils sont vigoureux, les hybrides peuvent être stériles. Il arrive que deux espèces se croisent et engendrent des descendants hybrides robustes. Chez l'hybride, si les deux espèces parentales n'ont pas le même nombre de chromosomes ou si leurs chromosomes n'ont pas la même structure, la méiose ne produit pas de gamètes normaux. Comme les hybrides stériles sont incapables de produire des descendants lorsqu'ils s'accouplent avec l'une ou l'autre de leurs lignées parentales, la libre circulation des gènes des deux espèces est impossible.

Exemple: L'hybride issu du croisement d'un âne (**i**) et d'une jument (**j**) est le mulet ou la mule (**k**), un animal robuste, mais stérile, tout comme le bardot (non représenté ici), issu du croisement d'une ânesse et d'un cheval.



Certains hybrides de la première génération sont viables et féconds. Toutefois, lorsqu'ils s'accouplent entre eux ou avec l'une des espèces parentales, leur progéniture est frêle ou stérile.

Exemple: Certaines lignées de riz commun ont accumulé des allèles récessifs mutants à deux locus au cours de leur divergence d'un ancêtre commun. Les hybrides issus de ces lignées sont vigoureux et féconds (**l**) (à gauche et à droite), mais les individus de la génération suivante portent un trop grand nombre de ces allèles récessifs; ils naissent petits et stériles (**l**) (au centre). Même si elles ne sont pas encore considérées comme des espèces distinctes, ces lignées de riz ont déjà commencé à être séparées par des barrières postzygotiques.





◀ Grizzli (*U. arctos*).
▼ Ours blanc (*U. maritimus*).

◀ Hybride (grolar).

▲ **Figure 24.4** L'hybridation de deux espèces du genre *Ursus*.

▼ **Figure 24.5** Les deux principaux modes de spéciation.



(a) Spéciation allopatrique:
une population forme une nouvelle espèce à la suite d'un isolement géographique qui l'a séparée de la population mère.

(b) Spéciation sympatrique:
une petite population forme une nouvelle espèce, bien qu'elle ne soit pas isolée géographiquement.

de la figure 24.1 : ses lointains ancêtres volants du continent ont colonisé les Galápagos, et leurs descendants ont évolué différemment d'eux.

Le processus de la spéciation allopatrique

Quelle ampleur doit avoir une barrière géographique pour favoriser une spéciation allopatrique ? Tout dépend de la capacité de déplacement des organismes. Les oiseaux, les cougars (*Felis concolor*) et les coyotes (*Canis latrans*) peuvent franchir des collines, des fleuves et des canyons, tout comme le pollen ou les graines de plantes à fleurs transportés par le vent. En revanche, pour de petits rongeurs, un canyon profond ou un vaste fleuve devient une barrière infranchissable.

Une fois produite la séparation géographique, les patrimoines génétiques peuvent diverger. Diverses mutations apparaissent, et la sélection naturelle comme la dérive génétique peuvent modifier les fréquences alléliques de diverses manières. L'isolement reproducteur peut devenir un effet secondaire progressif de la divergence génétique qui résulte de la sélection ou d'une dérive génétique.

La **figure 24.6** illustre ce processus. Sur l'île d'Andros dans les Bahamas, des populations du poisson-moustique (*Gambusia hubbsi*) ont colonisé une série d'étangs qui ont ensuite été isolés les uns des autres. Les analyses génétiques indiquent qu'il y a peu ou pas de flux génétique entre les étangs. L'environnement y est très similaire, à ceci près que certains hébergent de nombreux prédateurs du *G. hubbsi* et d'autres pas. Dans les étangs où vivent des prédateurs, la sélection a favorisé chez ces poissons-moustiques une configuration corporelle qui leur permet de brèves pointes de vitesse (figure 24.6), alors que dans les étangs sans prédateurs elle a favorisé une configuration corporelle qui améliore la capacité de nager durant de longues périodes. Comment ces pressions sélectives différentes ont-elles influé sur l'évolution des barrières reproductives ? Pour répondre à cette question, des chercheurs ont réuni des poissons-moustiques des deux types d'étangs. Ils ont ainsi pu constater que les femelles préféraient s'accoupler avec des mâles dont la configuration corporelle est identique à la

La spéciation peut avoir lieu en présence ou en l'absence d'isolement géographique

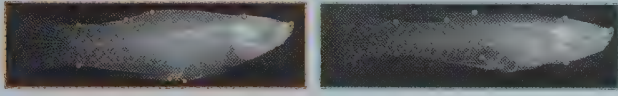
Maintenant que nous avons traité de la notion d'espèce, revenons au processus par lequel une nouvelle espèce se forme à partir d'espèces existantes. Pour décrire ce processus, nous nous concentrerons sur les conditions géographiques qui font que le flux génétique entre deux ou plusieurs populations d'espèces existantes s'interrompt. Nous distinguerons la spéciation allopatrique, dans laquelle les populations sont géographiquement isolées, et la spéciation sympatrique, dans laquelle les populations ne le sont pas (**figure 24.5**).

La spéciation allopatrique («autre patrie»)

Dans la **spéciation allopatrique** (du grec *allos*, «autre», et du latin *patria*, «patrie»), le flux génétique est réduit ou interrompu lorsqu'une population se divise en sous-populations isolées géographiquement. Ainsi, la baisse du niveau d'eau d'un lac peut engendrer l'apparition de plusieurs petits lacs qui abriteront des populations séparées (voir la figure 24.5a). De même, un fleuve peut changer de lit et diviser une population animale, alors incapable de passer d'une rive à l'autre. La spéciation allopatrique peut aussi se produire sans remodelage géologique. C'est ce qui arrive, par exemple, lorsque des individus colonisent une région éloignée et que leurs descendants s'isolent géographiquement de la population mère. C'est probablement la spéciation allopatrique qui explique l'existence du cormoran aptère

CONCEPT 24.2

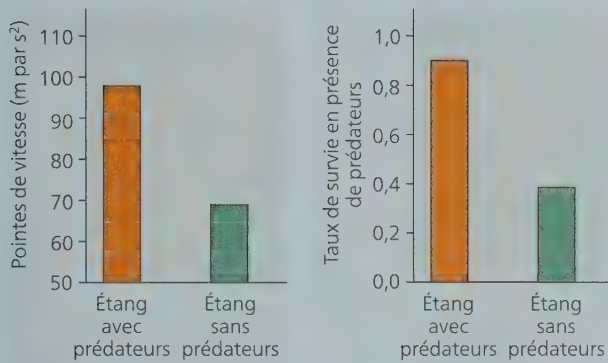
▼ **Figure 24.6** L'évolution des populations de poissons-moustiques. Des conformations corporelles différentes sont apparues chez les populations de poissons-moustiques vivant dans des étangs avec prédateurs et dans des étangs sans prédateurs. Ces différences concernent la vitesse à laquelle ces poissons échappent aux prédateurs ainsi que leur taux de survie en présence de prédateurs.



Dans les étangs où il y a des prédateurs, la tête du *G. hubbsi* est effilée et sa queue puissante lui permet de brèves pointes de vitesse.

Dans les étangs sans prédateurs, le *G. hubbsi* a une conformation corporelle différente qui améliore sa capacité de nager sans fatigue durant de longues périodes.

(a) Différences dans la conformation corporelle



(b) Différences dans les pointes de vitesse et le taux de survie

leur. Cette préférence établit une barrière reproductive entre les poissons-moustiques des étangs avec prédateurs et ceux des étangs sans prédateurs. Autrement dit, des barrières reproductives supplémentaires ont commencé à se dresser entre ces populations allopatriques comme un effet secondaire d'une sélection qui s'effectue en fonction de l'évitement des prédateurs.

Les preuves de l'existence de la spéciation allopatrique

De nombreuses études montrent qu'il peut y avoir spéciation chez des populations allopatriques. Par exemple, des analyses de laboratoire montrent que des barrières reproductives peuvent apparaître lorsqu'on isole expérimentalement des populations pour les soumettre à des conditions environnementales différentes (figure 24.7).

Des études sur le terrain indiquent que la spéciation allopatrique peut aussi s'effectuer dans la nature. Pensons aux 30 espèces de crevettes pistolets du genre *Alpheus* qui vivent près de l'isthme de Panama, le pont terrestre qui relie l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud (figure 24.8). Quinze de ces espèces vivent sur la façade Atlantique de l'isthme, et les quinze autres sur le rivage du Pacifique. Avant la formation de l'isthme, le flux génétique pouvait se produire entre les populations de crevettes pistolets de l'Atlantique et du Pacifique. Les espèces des deux côtés de l'isthme sont-elles le produit de la spéciation allopatrique? Les données morphologiques et génétiques regroupent ces crevettes en 15 paires d'espèces sœurs qui sont les plus proches parentes l'une de l'autre. Dans chacune de ces 15 paires, l'une des espèces

sœurs vit sur le côté Atlantique de l'isthme, et l'autre, sur le côté Pacifique. Il est donc fort probable que les deux espèces soient apparues par suite de l'isolement géographique. De plus, les analyses génétiques indiquent que les espèces du genre *Alpheus* sont apparues il y a entre 9 millions et 3 millions d'années, et que les espèces sœurs vivant dans les milieux marins les plus profonds ont été les premières à diverger. Ces datations coïncident avec les données géologiques, selon lesquelles la formation de l'isthme a commencé il y a 10 millions d'années et a bloqué la communication entre les deux océans il y a environ 3 millions d'années.

Le fait que les régions isolées ou séparées par des barrières géographiques comptent un plus grand nombre d'espèces que des régions similaires dépourvues d'obstacles témoigne également de l'importance de la spéciation allopatrique. Par exemple, les îles hawaïennes, très isolées géographiquement, abritent de nombreux animaux et végétaux uniques (nous reviendrons sur l'origine des espèces hawaïennes au concept 25.4). Les études sur le terrain montrent aussi que l'isolement reproducteur augmente généralement avec la distance géographique qui sépare deux populations, ce qui est compatible avec la spéciation allopatrique. Dans la rubrique **Habilités scientifiques**, vous aurez l'occasion d'analyser les résultats d'une étude de terrain qui portait sur l'isolement reproducteur chez des populations de salamandres géographiquement isolées.

Soulignons ici que, même si l'isolement géographique empêche les croisements entre des populations allopatriques, la séparation physique ne constitue pas une barrière biologique à la reproduction. Les barrières reproductives biologiques comme celles décrites à la figure 24.3 sont intrinsèques aux organismes. Par conséquent, ce sont les barrières biologiques qui peuvent empêcher le croisement lorsque des membres de différentes populations entrent en contact.

La spéciation sympatrique («même patrie»)

La **spéciation sympatrique** (du grec *syn*, «avec»), quant à elle, se produit dans le cas de populations vivant dans une même zone géographique (voir la figure 24.5b). Mais comment des barrières reproductives peuvent-elles se dresser entre des populations sympatriques si les membres restent en contact les uns avec les autres? Comme nous allons le voir, même si ce contact (et le flux génétique continu qui en résulte) rend la spéciation sympatrique moins fréquente que la spéciation allopatrique, la spéciation sympatrique peut se produire par suite de la réduction du flux génétique sous l'effet de différents facteurs comme la polyploidie, la sélection sexuelle et la différenciation des habitats. (Notez que ces mêmes facteurs peuvent aussi favoriser la spéciation allopatrique.)

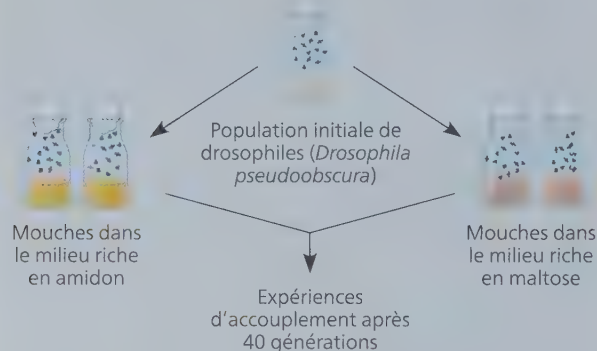
La polyploidie

Une espèce peut naître d'un accident durant la division cellulaire qui produit au moins un jeu complet de chromosomes (*n*) en surnombre, créant ainsi un état de **polyploidie**. La spéciation polyploïde se produit occasionnellement chez les espèces animales; on croit par exemple que la rainette versicolore (*Hyla versicolor*, voir la figure 23.16) est apparue de cette façon. Cependant, la polyploidie est beaucoup plus commune chez les espèces végétales. En fait, les botanistes estiment que plus de 80% des espèces végétales contemporaines descendent d'ancêtres formés par spéciation polyploïde.

La divergence des populations allopatriques de drosophiles peut-elle aboutir à l'isolement reproducteur ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ Si la sélection naturelle favorise l'isolement reproducteur chez les drosophiles, alors on devrait observer une tendance à l'isolement reproducteur entre populations de drosophiles sélectionnées sur plusieurs générations dans des milieux nutritifs différents. Les préférences d'accouplement devraient se manifester envers des partenaires provenant du même type de milieu, donc adaptés à la même source de nutriment.

■ **EXPÉRIENCE** ■ En laboratoire, une chercheuse a divisé un échantillon de drosophiles (*Drosophila pseudoobscura*) dans le but d'en élever plusieurs populations dans un milieu riche en amidon et d'autres dans un milieu riche en maltose. Un an et 40 générations plus tard, la sélection naturelle a favorisé les individus les mieux adaptés aux nutriments offerts. Les populations nourries à l'amidon se sont mises à digérer de plus en plus efficacement ce glucide, alors que les populations nourries au maltose ont montré de meilleures aptitudes à digérer celui-ci. La chercheuse a ensuite réuni, dans des cages d'accouplement, des mouches de populations identiques et des mouches provenant de populations différentes, et a mesuré la fréquence des accouplements. Toutes les mouches utilisées dans les tests de préférence d'accouplement ont été nourries à la farine de maïs pendant une génération.



■ **RÉSULTATS** ■ Les tableaux ci-dessous présentent les fréquences d'accouplement de populations de drosophiles élevées sur des milieux nutritifs différents. Lorsque les populations du milieu riche en amidon ont été mises en présence des populations du milieu riche en maltose,

les drosophiles avaient tendance à s'accoupler avec leurs semblables. Cependant, dans le groupe témoin (à droite), les mouches provenant de différentes populations du milieu riche en amidon s'accouplaient aussi souvent entre elles qu'avec les mouches de leur propre population.

Les chercheurs ont obtenu des résultats similaires pour des groupes témoins provenant de populations du milieu riche en maltose.

		Femelle		Femelle	
		Amidon	Maltose	Population amidon 1	Population amidon 2
Mâle	Amidon	22	9	18	15
	Maltose	8	20	12	15

Fréquences d'accouplement dans le groupe expérimental

Fréquences d'accouplement dans le groupe témoin

■ **CONCLUSION** ■ Dans le groupe expérimental, la forte préférence des «mouches à amidon» et des «mouches à maltose» pour l'accouplement avec leurs semblables indiquait qu'une barrière reproductrice était en train de se dresser entre ces populations de mouches. Même s'il n'était pas absolu (il y avait environ un tiers des accouplements entre «mouches à amidon» et «mouches à maltose»), après 40 générations, cet isolement reproducteur semblait s'accroître. Une telle barrière peut avoir entraîné des différences dans le rite nuptial – différences qui sont un effet secondaire des pressions sélectives qui se sont exercées sur ces populations allopatriques à mesure qu'elles s'adaptaient à des sources de nourriture différentes.

Source des données: D. M. B. Dodd, Reproductive isolation as a consequence of adaptive divergence in *Drosophila pseudoobscura*, *Evolution* 43: 1308-1311 (1989).

ET SI ? ► Pourquoi a-t-on nourri à la farine de maïs toutes les drosophiles utilisées dans le test de fréquence d'accouplement (plutôt qu'à l'amidon ou au maltose) ?

On a observé deux formes distinctes de polyploïdie chez les populations végétales (et chez quelques populations animales). Un **autopolyploïde** (du grec *autos*, «soi-même») est un individu qui possède plus de deux ensembles de chromosomes provenant d'une même espèce. Chez les végétaux, par exemple, une perturbation de la division cellulaire peut faire doubler le nombre de chromosomes d'une cellule: celui-ci passe alors d'un nombre original ($2n$) à un nombre tétraploïde ($4n$) (figure 24.9).

Un organisme tétraploïde peut engendrer une descendance tétraploïde fertile par autopolinisation ou par accouplement avec un autre tétraploïde. De plus, les tétraploïdes se trouvent en

situation d'isolement reproducteur à l'égard des végétaux $2n$ de la population mère, en raison de la diminution de la fertilité de la descendance triploïde ($3n$) de telles unions. L'autopolyploïdie peut donc, en une seule génération, entraîner un isolement reproducteur sans la moindre séparation géographique.

La deuxième forme de polyploïdie se produit lorsque le croisement entre deux espèces différentes engendre un ou plusieurs descendants hybrides. Ces hybrides interspécifiques sont stériles, car les chromosomes des deux jeux dont ils ont hérité (un de chacun des parents) sont incapables de s'apparier pendant la méiose. Cependant, les hybrides stériles peuvent

Déterminer les variables dépendante et indépendante, faire un diagramme de dispersion et interpréter les données



■ LA DISTANCE GÉOGRAPHIQUE SÉPARANT DES POPULATIONS DE SALAMANDRES AUGMENTE-T-ELLE L'ISOLEMENT REPRODUCTEUR ? ■

La spéciation allopatrique commence lorsque des populations deviennent géographiquement isolées et que les individus de l'une de ces populations ne peuvent plus s'accoupler avec ceux d'une autre population, empêchant ainsi le flux génétique. Il serait donc logique de supposer que le degré d'isolement reproducteur croît à mesure qu'augmente la distance entre les populations. Pour vérifier cette hypothèse, des chercheurs ont étudié des populations de salamandres sombres des montagnes (*Desmognathus ochrophaeus*) qui vivaient dans des régions différentes du Sud des Appalaches.

■ MÉTHODE ■ Les chercheurs ont testé l'isolement reproducteur de plusieurs paires de populations de salamandres (chaque paire étant appelée A et B) en réunissant un mâle et une femelle, et en recherchant plus tard la présence de spermatozoïdes dans la femelle fécondée. Ils ont ainsi testé quatre combinaisons différentes pour chaque paire de populations A et B: deux salamandres de la même population (femelle A avec mâle A et femelle B avec mâle B) et deux salamandres de populations différentes (femelle A avec mâle B et femelle B avec mâle A).

■ RÉSULTATS ■ Les chercheurs ont utilisé un indice d'isolement reproducteur qui allait de 0 (aucun isolement) à 2 (isolement total). Pour chaque combinaison mâle-femelle, ils ont mesuré la proportion d'accouplements réussis comme suit: 100 % pour un accouplement réussi et 0 pour un accouplement non réussi. L'indice d'isolement reproducteur de deux populations est égal à la somme des proportions d'accouplements réussis des combinaisons issues de mêmes populations (AA + BB) moins la somme des proportions d'accouplements réussis des combinaisons issues de populations différentes (AB + BA).

Le tableau ci-dessous présente les données relatives à la distance et à l'isolement reproducteur de 27 couples de salamandres (données non ordonnées).

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

- Énoncez l'hypothèse des chercheurs et indiquez la variable dépendante et la variable indépendante de leur étude. Expliquez pourquoi les chercheurs ont utilisé quatre combinaisons de couples différentes pour chaque paire de populations étudiées.
- Calculez l'indice d'isolement reproducteur: (a) si tous les accouplements au sein d'une même population ont été réussis, mais qu'aucun des accouplements entre salamandres de populations différentes n'a été réussi; (b) si le taux de réussite des accouplements entre individus de populations différentes est aussi bon que celui des accouplements entre individus d'une même population.
- Construisez un diagramme de dispersion pour voir s'il s'en dégage une tendance qui indiquerait une relation entre les variables. Représentez la variable indépendante sur l'axe des x et la variable dépendante sur l'axe des y. (Pour plus d'information sur les diagrammes, voir l'appendice F.)
- Interprétez votre diagramme de deux façons: (a) décrivez la tendance qui s'en dégage et qui pourrait témoigner d'une relation entre les variables et (b) formulez une hypothèse sur la cause possible de cette relation.

Source des données: S. G. Tilley, A. Verrell et S. J. Arnold, Correspondence between sexual isolation and allozyme differentiation: A test in the salamander *Desmognathus ochrophaeus*, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 87: 2715-2719 (1990).

Distance géographique (km)	15	32	40	47	42	62	63	81	86	107	107	115	137	147
Indice d'isolement reproducteur	0,32	0,54	0,50	0,50	0,82	0,37	0,67	0,53	1,15	0,73	0,82	0,81	0,87	0,87
Distance (suite)	137	150	165	189	219	239	247	53	55	62	105	179	169	
Indice d'isolement (suite)	0,50	0,57	0,91	0,93	1,5	1,22	0,82	0,99	0,21	0,56	0,41	0,72	1,15	

parfois se multiplier d'une manière asexuée (ce que font nombre de végétaux). Dans les générations suivantes, divers mécanismes transforment des hybrides stériles en hybrides fertiles appelés **allopolyploïdes** (figure 24.10). Les allopolyploïdes sont interféconds, mais ils ne peuvent se reproduire avec les espèces parentales. Ils constituent donc une nouvelle espèce biologique.

Bien qu'il soit parfois difficile d'étudier la spéciation polyploïde sur le terrain, les scientifiques ont établi qu'au moins cinq nouvelles espèces végétales sont apparues par spéciation polyploïde depuis 1850. L'origine d'une nouvelle espèce de salsifis (du genre *Tragopogon*) sur la côte nord-ouest du Pacifique en est un exemple. Les premiers salsifis ont été introduits dans cette région au début des années 1900, lorsque les colons européens en ont apporté trois espèces dans leurs bagages: *T. pratensis*, *T. dubius* et *T. porrifolius*. De nos jours, ces trois espèces sont des

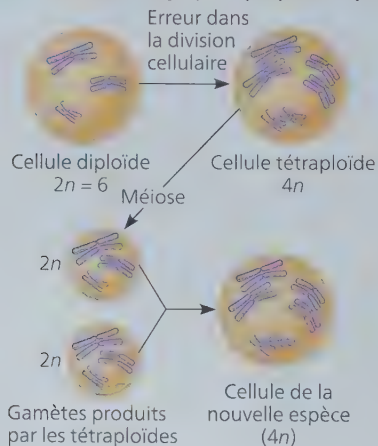
mauvaises herbes très communes dans les parcs de stationnement et autres lieux urbains à l'abandon. En 1950, on a découvert une nouvelle espèce de salsifis près de la frontière des États américains de l'Idaho et de Washington, qui vivait à proximité des trois espèces européennes. Les analyses génétiques ont révélé que cette nouvelle espèce, le *Tragopogon miscellus*, est un hybride de deux des trois espèces européennes (figure 24.11). La population de *T. miscellus* s'accroît principalement par la reproduction de ses propres membres, mais des épisodes d'hybridation entre les espèces d'origine européenne continuent d'y ajouter de nouveaux membres. Par la suite, les scientifiques ont découvert une nouvelle espèce de *Tragopogon*: *T. mirus* (cette fois un hybride de *T. dubius* et *T. porrifolius*). L'histoire de *Tragopogon* n'est qu'un des nombreux exemples de spéciation sympatrique abondamment étudiés dont les scientifiques ont pu observer la progression.

Bon nombre d'espèces végétales cultivées pour leur grande importance commerciale sont polyploïdes : c'est le cas, notamment, de l'avoine, du coton, de la pomme de terre, du tabac et du blé. Par exemple, le blé (*Triticum aestivum*), qui entre dans

▼ **Figure 24.8** La spéciation allopatrique chez les crevettes pistolets (*Alpheus*). Les crevettes qu'on voit ici ne sont que 2 des 15 paires d'espèces sœurs apparues à la suite de la formation de l'isthme de Panamá. Les caractères typographiques d'une même couleur indiquent deux espèces sœurs.

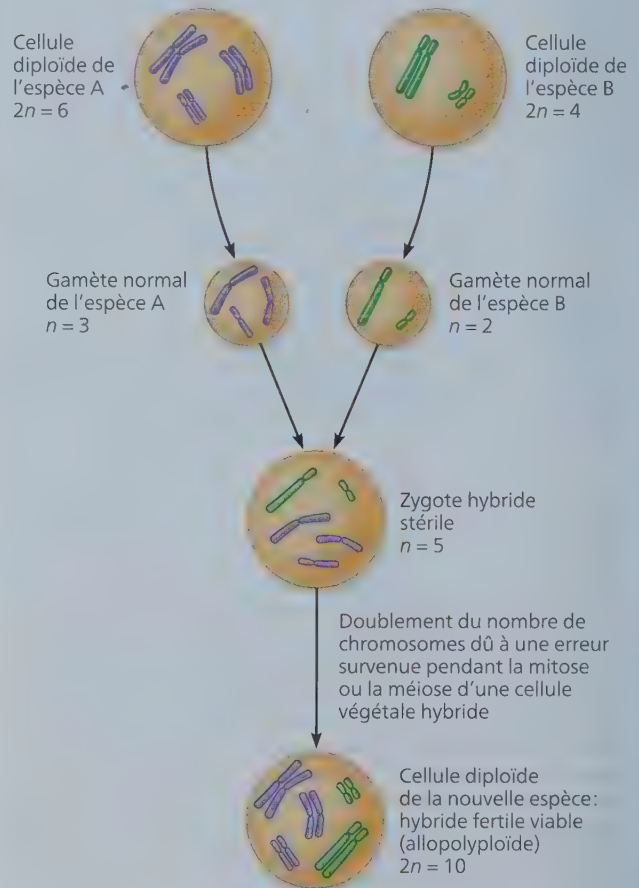


▼ **Figure 24.9** La spéciation sympatrique par autopolyploïdie.

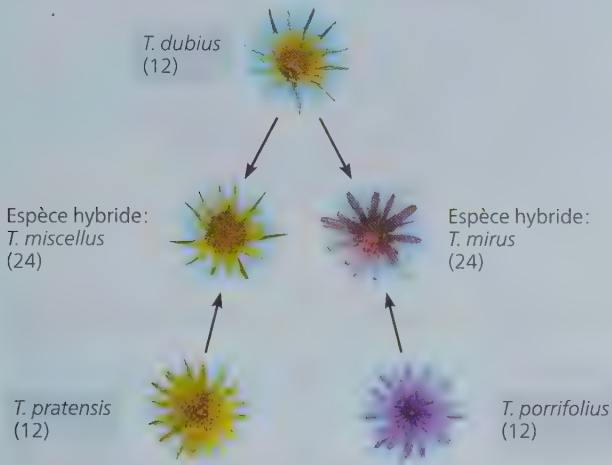


la composition du pain, est un allohexaploïde (6 jeux de chromosomes, 3 espèces différentes ayant fourni 2 jeux de 7 chromosomes chacune, pour un total de 42 chromosomes). Le premier des événements polyploïdes qui ont abouti à l'apparition du blé moderne, né spontanément voilà quelque 8 000 ans au Moyen-Orient, est probablement l'apparition d'un hybride issu d'un blé cultivé et d'une graminée indigène possédant chacun 14 chromosomes. Par la suite, l'hybride à 28 chromosomes se serait à son tour hybridé avec un troisième blé ayant aussi 14 chromosomes. Les généticiens croisent aujourd'hui beaucoup de nouvelles plantes diploïdes en laboratoire en les exposant à des produits chimiques, ce qui cause parfois des erreurs méiotiques et mitotiques (la colchicine, par exemple, empêche la séparation des chromosomes durant la division cellulaire). En se servant du processus de l'évolution, des chercheurs peuvent produire de nouveaux hybrides dotés des qualités désirées, comme un hybride pouvant combiner le rendement supérieur du blé et la résistance aux maladies du seigle (*Secale cereale*).

▼ **Figure 24.10** Le mécanisme de spéciation allopolyploïde chez certaines plantes. La plupart des hybrides interspécifiques sont généralement stériles, car leurs chromosomes ne sont pas homologues et ne peuvent s'apparier pendant la méiose. Cependant, ils sont capables de se reproduire de façon asexuée. Le schéma montre l'un des mécanismes susceptibles de produire des hybrides féconds (allopolyploïdes) qui forment une nouvelle espèce. Celle-ci compte un nombre de chromosomes diploïdes égal à la somme des chromosomes diploïdes des deux espèces parentales.



▼ **Figure 24.11** La spéciation allopolyploïde chez *Tragopogon*. Les carrés gris indiquent les trois espèces parentes. Le nombre diploïde de chromosomes de chaque espèce figure entre parenthèses.



La sélection sexuelle

Des données indiquent que la spéciation sympatrique peut aussi se réaliser par le biais de la sélection sexuelle. Des chercheurs ont en effet trouvé des indices sur la façon dont ce processus peut se produire chez les poissons cichlidés du lac Victoria, en Afrique de l'Est, l'un des hauts lieux de la spéciation animale. Ce plan d'eau a déjà hébergé plus de 600 espèces de cichlidés. Des données génétiques indiquent que ces espèces sont apparues au cours des 100 000 dernières années et qu'elles sont issues d'un petit nombre d'espèces colonisatrices venues d'autres lacs et rivières. Comment de si nombreuses espèces – plus que le double du nombre d'espèces de poissons qu'on trouve dans les eaux douces de toute l'Europe – ont-elles pu naître dans un seul lac ?

L'une des hypothèses veut que des sous-groupes des populations initiales de cichlidés se soient adaptés à des ressources alimentaires différentes, et que la divergence génétique qui en a résulté ait contribué à la spéciation dans le lac Victoria. Mais la sélection sexuelle – processus où, typiquement, les femelles choisissent les mâles selon leur apparence (voir le concept 23.4) – pourrait bien constituer un facteur important. C'est du moins ce que laissent croire les travaux entrepris par des chercheurs qui ont étudié deux espèces sympatriques apparentées de cichlidés dont la principale différence est la coloration du dos des reproducteurs mâles. Il est bleu chez l'espèce *Pundamilia pundamilia* et rouge chez l'espèce *P. nyererei* (figure 24.12). Les résultats donnent à penser que le choix des partenaires selon leur couleur peut être un mécanisme d'isolement reproducteur qui empêche les patrimoines génétiques des deux espèces de fusionner.

La différenciation des habitats

La spéciation sympatrique peut aussi se produire lorsqu'une sous-population exploite un habitat ou une ressource que la population mère n'utilise pas. Tel est le cas de la larve de la mouche de la pomme (*Rhagoletis pomonella*). À l'origine, ces larves avaient pour hôte les aubépines indigènes (*Crataegus*) (voir la figure 24.3), mais, il y a environ 200 ans, certaines populations ont commencé à se développer sur des pommiers introduits par

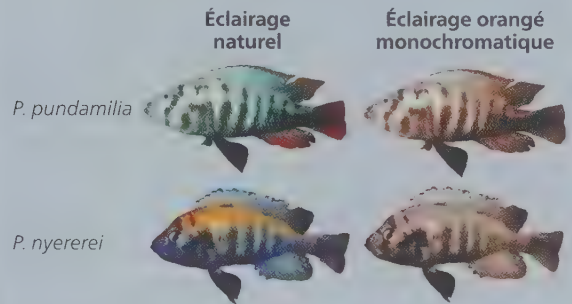
DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

INVESTIGATION

La sélection sexuelle chez les cichlidés mène-t-elle à l'isolement reproducteur ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ Si c'est la sélection sexuelle qui permet à deux espèces parentes de cichlidés de se côtoyer dans le même lac tout en maintenant un isolement reproducteur, alors le blocage de cette sélection permettra de briser l'isolement et favorisera la fécondation entre les deux espèces.

■ **EXPÉRIENCE** ■ Des chercheurs ont placé des mâles et des femelles de *Pundamilia pundamilia* et de *P. nyererei* ensemble dans deux aquariums, l'un éclairé par une lumière naturelle et l'autre par une lumière orangée monochromatique. Sous la lumière naturelle, les deux espèces ont des couleurs facilement distinguables ; sous la lumière orangée, elles semblent de la même couleur. Les chercheurs ont ensuite observé le choix des partenaires par les femelles des deux aquariums.



■ **RÉSULTATS** ■ Sous un éclairage normal, les femelles de chaque espèce s'accouplent uniquement avec les mâles de leur propre espèce. Par contre, sous un éclairage orangé monochromatique, les femelles ne sont pas en mesure de distinguer les mâles selon leur espèce et s'accouplent sans discrimination, produisant des hybrides viables et féconds.

■ **CONCLUSION** ■ Les chercheurs ont conclu que le choix des mâles en fonction de leur couleur est la principale barrière reproductrice qui maintient séparés les patrimoines génétiques de ces deux espèces. Comme ces espèces peuvent encore se croiser si on élimine la barrière éthologique prézygotique en laboratoire, la divergence génétique entre les espèces est probablement faible. Il semble donc que la spéciation en milieu naturel soit assez récente.

Source des données : O. Seehausen et J. J. M. van Alphen, The effect of male coloration on female mate choice in closely related Lake Victoria cichlids (*Haplochromis nyererei* complex), *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42: 1-8 (1998).

ET SI ? ► Supposez que les femelles des cichlidés vivent dans les eaux troubles d'un lac pollué et qu'elles sont donc incapables de distinguer clairement les couleurs. Dans cet habitat, comment les patrimoines génétiques de ces espèces pourraient-ils changer avec le temps ?

des colons européens. La mouche de la pomme s'accouple habituellement sur le fruit du pommier ou tout près, de sorte qu'il existe une barrière prézygotique (isolement de l'habitat) entre les populations qui se nourrissent de pommes et celles qui se nourrissent du fruit de l'aubépine. De plus, comme la pomme parvient à maturité plus rapidement que le fruit de l'aubépine, la sélection a favorisé les larves se développant rapidement parmi celles qui se nourrissent de pommes. Aujourd'hui, les populations qui se nourrissent de pommes sont isolées temporellement des populations de *R. pomonella* qui se nourrissent d'aubépines, ce qui constitue une seconde barrière prézygotique au flux génétique entre les deux populations. Les chercheurs ont également trouvé des allèles avantageant les mouches qui utilisent l'une des plantes hôtes, mais nuisant aux mouches qui utilisent l'autre plante hôte. Résultat : la sélection naturelle qui agit sur ces allèles dresse une barrière reproductive postzygotique qui limite encore le flux génétique. Bien que ces deux populations soient encore classées comme des sous-espèces (ou des races) plutôt que comme des espèces distinctes, la spéciation semble suivre son cours.

La spéciation allopatrique et la spéciation sympatrique : un résumé

Avant de poursuivre, résumons les processus qui participent à l'apparition de nouvelles espèces. L'isolement géographique limite fortement le flux génétique. Conséquemment, des barrières reproductives intrinsèques peuvent se dresser comme un effet secondaire des changements survenus dans la population isolée. Divers processus peuvent être à l'origine de tels changements génétiques, notamment la sélection naturelle dans des conditions environnementales différentes, la dérive génétique et la sélection sexuelle. Une fois formées, les barrières reproductives intrinsèques qui apparaissent dans des populations allopatriques peuvent empêcher les croisements avec la population mère, et ce, même après le rétablissement du contact entre ces populations.

En revanche, pour qu'une spéciation sympatrique se produise, il faut qu'un mécanisme d'isolement reproducteur émerge et isole une sous-population du reste de la population de la même zone. Plus rare que la spéciation allopatrique, la spéciation sympatrique peut se produire par suite d'une absence de circulation du flux génétique. Cet arrêt peut résulter de la polyploidie, un état caractérisé par la présence de jeux de chromosomes en surnombre. La spéciation sympatrique peut aussi résulter de la sélection sexuelle. Enfin, elle peut aussi être le produit de l'isolement reproducteur d'un sous-ensemble de la population, en raison de la sélection naturelle résultant d'un passage à un nouvel habitat ou à une nouvelle ressource alimentaire inexploités par la population mère.

Après avoir passé en revue le contexte géographique dans lequel naît une espèce, examinons de plus près ce qui peut arriver lorsque des espèces nouvelles ou en formation entrent en contact.

RETOUR SUR LE CONCEPT 24.2

1. Résumez les principales différences entre la spéciation allopatrique et la spéciation sympatrique. Quel type de spéciation est le plus courant et pourquoi ?

2. Décrivez deux mécanismes capables de réduire le flux génétique dans les populations sympatriques et de rendre la spéciation sympatrique plus susceptible de se produire.
3. **ET SI ?** ► La spéciation allopatrique est-elle plus probable sur une île à proximité du continent ou sur une île de la même taille, mais plus éloignée du continent ? Expliquez votre réponse.
4. **FAITES DES LIENS** ► Révisez le processus de la méiose décrit à la figure 13.8, puis expliquez comment une erreur au cours de la méiose peut mener à la polyploidie.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 24.3

Les zones hybrides révèlent les facteurs responsables de l'isolement reproducteur

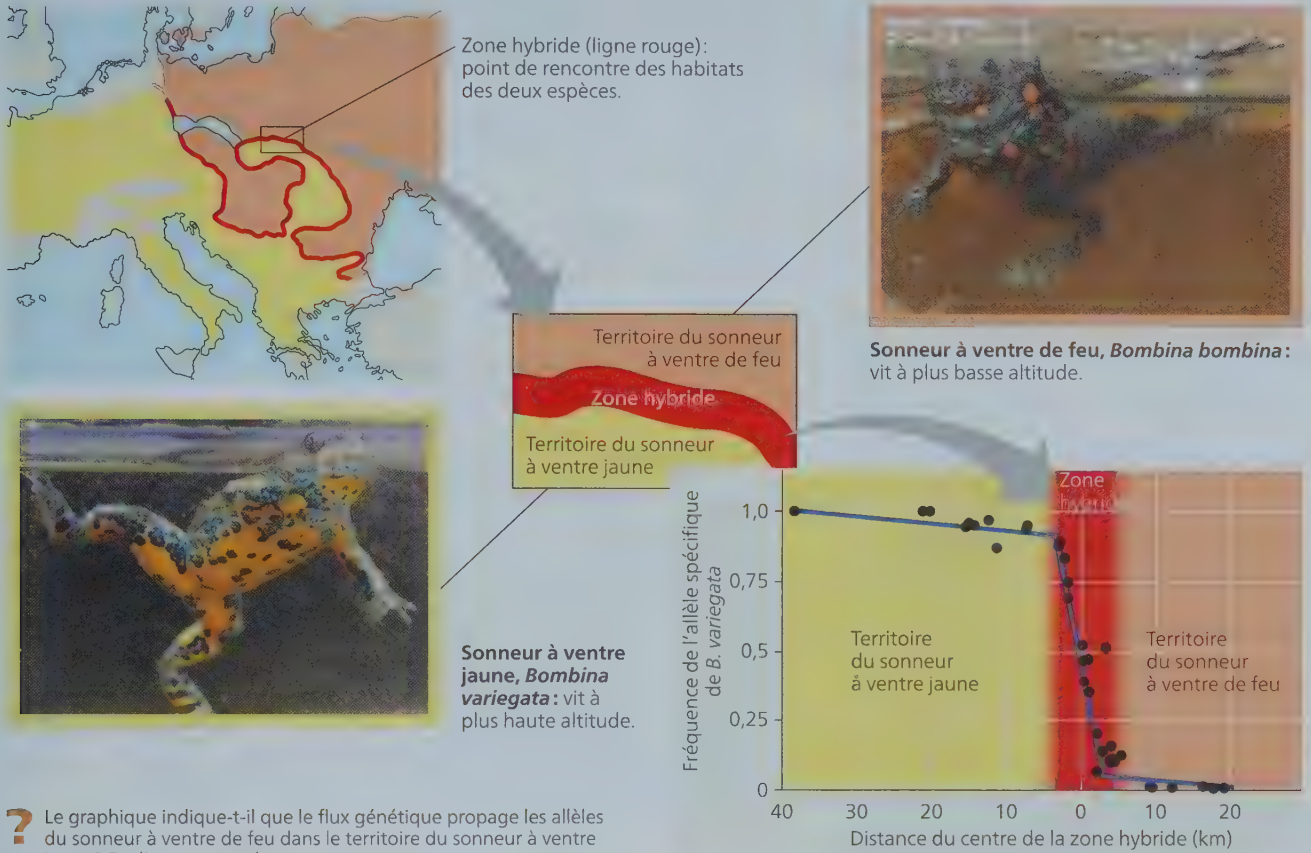
Qu'arrive-t-il lorsque des espèces dont les barrières reproductives sont incomplètes entrent en contact ? L'une des possibilités est la formation d'une **zone hybride**, c'est-à-dire une zone où les membres d'espèces différentes se rencontrent, s'accouplent et produisent au moins un descendant hybride. Dans cette section, nous étudierons les zones hybrides et ce qu'elles révèlent sur les facteurs qui entraînent l'isolement reproducteur.

La configuration spatiale des zones hybrides

Certaines zones hybrides prennent la forme de bandes étroites, comme celle que montre la **figure 24.13** relativement à deux espèces de crapauds : le sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*) et le sonneur à ventre de feu (*B. bombina*). Cette zone hybride, représentée par la ligne rouge sur la carte, s'étend sur 4 000 km, tout en ne faisant que 10 km de largeur sur presque toute sa longueur. La zone hybride se trouve là où se chevauchent l'habitat en plus haute altitude du sonneur à ventre jaune et les plaines qui servent d'habitat au sonneur à ventre de feu. Typiquement, dans une « tranche » de la zone hybride, la fréquence de l'allèle propre au sonneur à ventre jaune passe de près de 100% du côté où l'on ne trouve que des sonneurs à ventre jaune à 50% environ dans la portion centrale de la zone, et à près de 0% du côté où ne sont présents que les sonneurs à ventre de feu.

Comment expliquer cette répartition des fréquences alléliques d'un côté à l'autre d'une zone hybride ? On peut avancer qu'un obstacle contrecarre le flux génétique – sinon, les allèles d'une espèce parentale seraient aussi fréquents dans le patrimoine génétique de l'autre espèce parentale. Dans le cas présent, les barrières géographiques ne sont pas en cause et les sonneurs peuvent traverser la zone hybride sans difficulté. L'explication tient plutôt au taux plus élevé de mortalité embryonnaire et à l'existence de diverses anomalies morphologiques dont souffrent les sonneurs hybrides, notamment des côtes fusionnées au niveau de la colonne vertébrale et la présence de pièces buccales déformées chez les têtards. Comme les taux de survie et de reproduction des hybrides sont faibles, ceux qui s'accouplent avec les membres des espèces parentales produisent peu de descendants viables. Ces hybrides interviennent donc rarement dans le transfert des allèles d'une espèce à l'autre. Hors de la zone hybride, la sélection naturelle dans les environnements

▼ **Figure 24.13** La zone hybride étroite des crapauds *Bombina* en Europe. Le graphique montre la répartition de la fréquence des allèles spécifiques d'une espèce dans une section de la zone hybride près de Cracovie, en Pologne (moyenne calculée à partir de six locus). Une valeur de 1,0 indique que tous les individus sont des sonneurs à ventre jaune; une valeur de 0,0 indique que tous les individus sont des sonneurs à ventre de feu; et les valeurs intermédiaires indiquent que certains individus sont des hybrides.



? Le graphique indique-t-il que le flux génétique propage les allèles du sonneur à ventre de feu dans le territoire du sonneur à ventre jaune? Expliquez votre réponse.

différents où vivent les espèces parentales peut aussi faire obstacle au flux génétique.

Dans d'autres zones hybrides, la répartition spatiale des allèles est plus compliquée. Ces territoires sont éparpillés et isolés les uns des autres; ils ressembleraient davantage au motif complexe des taches de la robe d'un dalmatien qu'à la bande continue de la figure 24.13. Mais que leur configuration spatiale soit simple ou complexe, les zones hybrides se forment lorsque deux espèces dont les barrières reproductives sont incomplètes entrent en contact. Une fois formée, comment une zone hybride change-t-elle au fil du temps?

Les zones hybrides et les changements environnementaux

Un changement des conditions environnementales peut se répercuter sur une zone hybride et entraîner le déplacement de cette zone ou la formation d'une nouvelle zone à proximité.

Par exemple, les mésanges à tête noire (*Poecile atricapillus*) et les mésanges de Caroline (*P. carolinensis*) s'accouplent entre elles dans une zone hybride étroite qui s'étend du New Jersey au Kansas. Or, des études récentes ont montré que cette zone

s'est déplacée vers le nord depuis que le climat a commencé à se réchauffer. Dans un autre exemple, une suite d'hivers chauds survenus avant 2003 a fait en sorte que le territoire du petit polatouche (un écureuil volant, *Glaucomys volans*) s'est déplacé vers le nord jusqu'au territoire du grand polatouche (*G. sabrinus*). Auparavant, les territoires de ces deux espèces ne se chevauchaient pas. Les analyses génétiques montrent que les polatouches ont commencé à produire des hybrides lorsque leurs territoires respectifs sont entrés en contact, formant une nouvelle zone hybride induite par les changements climatiques.

Enfin, mentionnons qu'une zone hybride peut être une source de nouvelles variations génétiques qui améliorent la capacité d'une des deux espèces parentes (ou des deux) à s'adapter aux changements climatiques. En effet, un allèle présent chez une seule des deux espèces parentales peut être transféré aux descendants, d'abord aux individus hybrides et ensuite à l'autre espèce parente lorsque des hybrides se reproduisent avec des membres de la deuxième espèce parente. De récentes analyses génétiques ont montré que l'hybridation peut contribuer à une variation génétique nouvelle chez diverses espèces d'insectes, d'oiseaux et de végétaux. Dans la rubrique **Résolution de problème**, vous aurez d'ailleurs l'occasion d'en examiner

L'hybridation favorise-t-elle la résistance aux insecticides chez les moustiques vecteurs du paludisme ?

RÉSOLUTION DE PROBLÈME

Le paludisme (ou malaria) est une importante cause de morbidité et de mortalité dans nombre de pays. Bon an mal an, il infecte 200 millions de personnes et plus de 400 000 meurent de la maladie. Dans les années 1960, l'incidence du paludisme avait diminué grâce à l'utilisation d'insecticides qui éliminaient un moustique du genre *Anopheles* responsable de la transmission de cette maladie d'une personne à une autre. Malheureusement, ce moustique est en train de devenir résistant aux insecticides, de sorte que la maladie est désormais en recrudescence.



▲ L'emploi de moustiquaires traitées avec des insecticides a aidé à réduire les cas de paludisme dans beaucoup de pays, mais les populations de moustiques sont de plus en plus résistantes à ces insecticides.

Dans cet exercice, vous allez déterminer si des allèles qui codent pour la résistance aux insecticides ont été transférés entre des espèces d'*Anopheles* étroitement apparentées.

Votre méthode

Vous effectuerez votre recherche en vous appuyant sur des analyses d'ADN, qui permettent de détecter le transfert d'allèles codant pour la résistance aux insecticides, entre des espèces de moustiques étroitement apparentées. Pour déterminer si un transfert a eu lieu, vous analyserez les données obtenues concernant deux espèces de moustiques qui transmettent le parasite responsable du paludisme (*Anopheles gambiae* et *A. coluzzii*) ainsi que les données relatives à leurs hybrides (*A. gambiae* × *A. coluzzii*).

Vos données

La résistance au DDT et à d'autres insecticides chez *Anopheles* est associée au gène *kdr*, qui code pour un canal calcique. L'allèle *r* de ce gène confère une résistance aux insecticides, tandis que le génotype sauvage (+/+) n'est pas résistant. Des chercheurs ont séquencé le gène *kdr* à partir de moustiques capturés au Mali durant trois périodes : avant 2006 (2002 et 2004), en 2006 et après 2006 (2009 à 2012). Des moustiques *A. gambiae* et *A. coluzzii* ont été capturés durant chacune de ces périodes, mais pas leurs hybrides, qui n'ont été observés qu'en 2006, soit la première année d'utilisation des moustiquaires traitées avec des insecticides pour réduire la propagation de la maladie. Selon une explication plausible, l'utilisation des moustiquaires traitées aurait brièvement favorisé les individus hybrides, qui, en temps normal, sont défavorisés par la sélection.

Nombres de moustiques observés, par type de *kdr*

	+/+	+/r	r/r	Total
<i>A. gambiae</i>				
Avant 2006	3	5	2	10
En 2006	8	8	7	23
Après 2006	3	3	57	63
Hybrides				
En 2006	10	7	0	17
<i>A. coluzzii</i>				
Avant 2006	226	0	0	226
En 2006	70	7	0	77
Après 2006	79	127	94	300

Votre analyse

1. De quelle façon les fréquences des génotypes *kdr* ont-elles changé au fil du temps chez *A. gambiae*? Formulez une hypothèse qui rendrait compte de ces observations.
2. De quelle façon les fréquences des génotypes *kdr* ont-elles changé au fil du temps chez *A. coluzzii*? Formulez une hypothèse qui rendrait compte de ces observations.
3. Ces résultats indiquent-ils que l'hybridation peut favoriser le transfert d'allèles adaptatifs? Expliquez votre réponse.
4. Prédisez comment le transfert de l'allèle *r* aux populations d'*A. coluzzii* pourrait se répercuter sur le nombre de cas de paludisme.

un exemple. Il s'agit d'un cas où l'hybridation a permis le transfert des allèles de résistance aux insecticides entre les moustiques vecteurs du paludisme.

Les zones hybrides au fil du temps

Étudier une zone hybride, c'est comme observer une expérience sur la spéciation en milieu naturel. Les hybrides subiront-ils un isolement reproducteur par rapport à leurs espèces parentes et formeront-ils une nouvelle espèce, comme cela se produit par polyploïdie chez le salsifis dans le Nord-Ouest de la côte Pacifique? Sinon, la zone hybride peut faire face à trois autres possibilités assez fréquentes : le renforcement des barrières, la fusion des espèces ou la stabilité (figure 24.14). Voyons ce que les études de terrain nous apprennent sur ces trois éventualités.

Le renforcement ou la consolidation des barrières reproductives

Les hybrides sont souvent moins bien adaptés que les membres des deux espèces parentales. Dans ce cas, on peut s'attendre à ce que la sélection naturelle renforce les barrières reproductives prézygotiques et réduise ainsi la formation d'hybrides moins aptes à survivre. Parce que ce processus consolide les barrières reproductives, on l'appelle **renforcement**. Logiquement, s'il y a renforcement, les barrières reproductives devraient être plus étanches entre populations sympatriques qu'entre populations allopatriques.

En guise d'exemple, voyons ce qui se passe chez deux espèces de gobemouches européens, le gobemouche noir (*Ficedula hypoleuca*) et le gobemouche à collier (*F. albicollis*). Dans les populations allopatriques de ces oiseaux, les mâles des deux espèces se ressemblent beaucoup, mais ils sont très différents dans les populations sympatriques. Lorsqu'elles choisissent parmi des

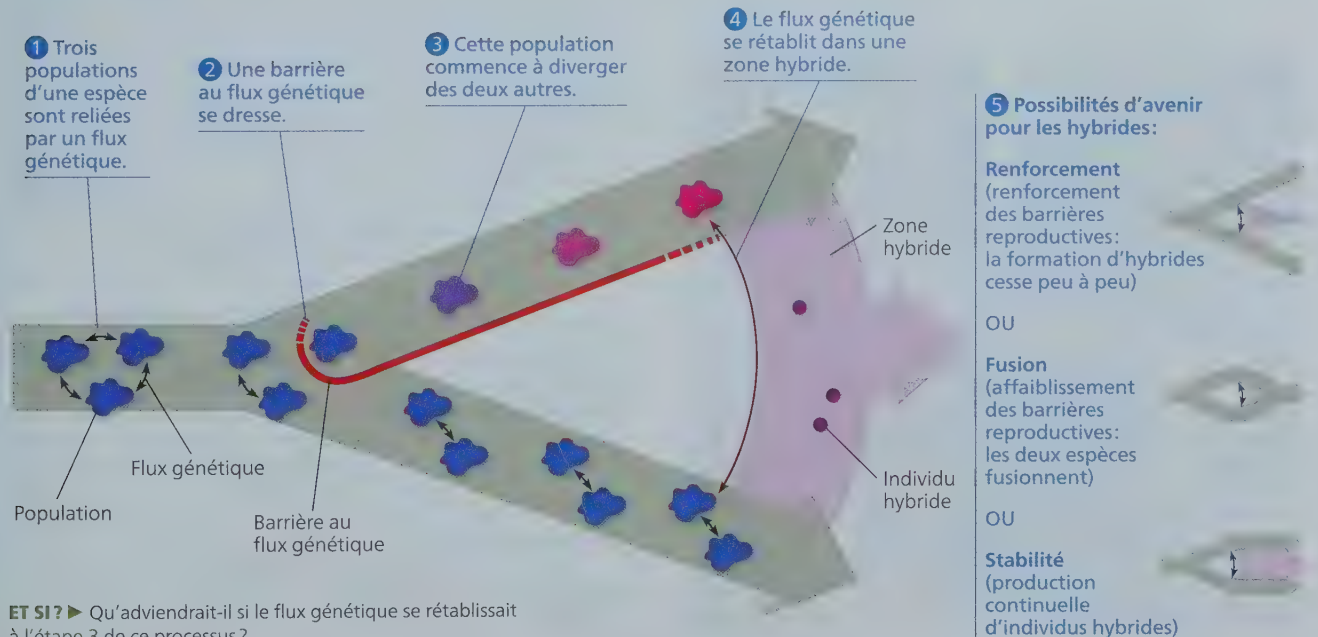
mâles de populations sympatriques, les gobemouches noirs femelles évitent les mâles de l'autre espèce, tout comme les gobemouches à collier femelles. Par contre, quand elles doivent choisir entre des mâles de populations allopatriques, elles se trompent souvent. S'il y a renforcement, les barrières reproductives semblent donc plus fortes chez les oiseaux des populations sympatriques que chez les oiseaux des populations allopatriques, comme on pouvait s'y attendre. Des résultats similaires ont été observés chez bon nombre d'organismes, notamment des poissons, des insectes, des végétaux et d'autres oiseaux. Mais, fait intéressant, le renforcement ne semble pas intervenir chez les crapauds *Bombina*, comme nous allons bientôt le voir.

La fusion ou l'affaiblissement des barrières reproductives

Les barrières reproductives sont parfois déjà faibles quand deux espèces entrent en contact dans une zone hybride, et le flux génétique peut alors être si important que ces barrières s'affaiblissent davantage, de sorte que les patrimoines génétiques des deux espèces se ressemblent de plus en plus. Ici, le processus de spéciation s'inverse, et les deux espèces en cours d'hybridation finissent par fusionner pour ne former qu'une seule espèce.

Par exemple, des données génétiques et morphologiques indiquent que la récente disparition du géospize psittacin (*Camarhynchus psittacula*) de l'île Floreana, aux Galápagos, est due à une importante hybridation avec une autre espèce de géospize de la même île. C'est peut-être ce qui est en train de se produire chez certains des cichlidés du lac Victoria. De nombreuses paires d'espèces de cichlidés écologiquement semblables vivent en isolement reproducteur parce que les femelles d'une espèce préfèrent s'accoupler avec des mâles d'une couleur donnée, tandis que les femelles de l'autre espèce préfèrent s'accoupler avec des mâles d'une autre couleur (voir la figure 24.12). Les résultats

▼ **Figure 24.14** La formation d'une zone hybride et ses devenir possibles. Les flèches colorées représentent le temps écoulé.



ET SI ? ► Qu'advierait-il si le flux génétique se rétablissait à l'étape 3 de ce processus?

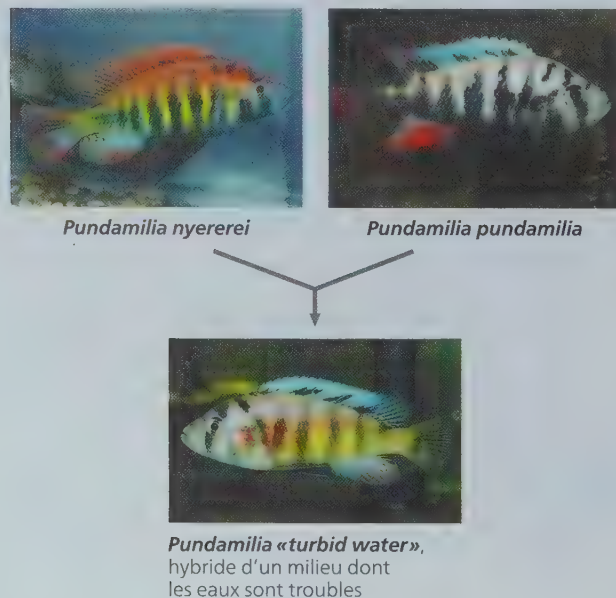
des études de terrain et en laboratoire indiquent que, dans les eaux brouillées par la pollution, les femelles ont plus de difficulté à distinguer par la couleur les mâles de leur propre espèce des mâles de l'espèce étroitement apparentée. Dans certains plans d'eau pollués, de nombreux hybrides ont vu le jour, ce qui a fini par entraîner la fusion des patrimoines génétiques des espèces parentales et, par conséquent, une diminution du nombre d'espèces (**figure 24.15**).

La stabilité ou la production continue d'individus hybrides

De nombreuses zones hybrides sont stables en ce sens que la production d'hybrides s'y poursuit à long terme. Dans certains cas, cette production continue s'explique par le fait que les hybrides survivent mieux ou se reproduisent en plus grand nombre que les membres des deux espèces parentales, du moins au cours de certaines années ou dans certains habitats. Mais on a aussi observé des zones hybrides stables dans des cas où la sélection s'exerçait à l'encontre des hybrides, ce qui constitue un résultat inattendu.

Par exemple, des hybrides continuent d'apparaître dans la zone hybride des crapauds *Bombina*, même s'ils sont fortement désavantagés. Une des explications possibles se rapporte à l'étroitesse de la zone hybride des *Bombina* (voir la figure 24.13). Des données indiquent que les membres des deux espèces parentales quittent leurs populations hors zone et migrent dans la zone hybride, entraînant la production continue d'hybrides. Si la zone hybride était plus large, ce phénomène serait moins susceptible de se produire, puisqu'au centre de la zone le flux génétique en provenance des populations parentales hors de la zone hybride serait faible.

▼ **Figure 24.15** La fusion ou l'effondrement des barrières reproductives. Au cours des dernières décennies, la turbidité croissante de l'eau du lac Victoria pourrait avoir affaibli les barrières reproductives qui séparaient *P. nyererei* et *P. pundamilia*. Dans les zones où les eaux sont troubles, les deux espèces se sont croisées considérablement, ce qui a entraîné la fusion de leurs patrimoines génétiques.



Ce qui se passe dans les zones hybrides va parfois dans le sens de nos prédictions (dans le cas des gobemouches européens et des cichlidés du lac Victoria) et parfois à leur encontre (dans le cas des *Bombina*). Mais que nos prédictions se confirment ou non, les phénomènes observés dans les zones hybrides nous éclairent sur la façon dont les barrières reproductives entre des espèces étroitement reliées évoluent avec le temps. Dans la dernière section de ce chapitre, nous allons voir comment les interactions entre des espèces en hybridation peuvent aussi nous donner un aperçu de la vitesse de la spéciation et de ses bases génétiques.

RETOUR SUR LE CONCEPT 24.3

1. Que sont les zones hybrides, et pourquoi peut-on les considérer comme des «laboratoires naturels» pour l'étude de la spéciation ?
2. **ET SI ?** ► Imaginez deux espèces qui ont divergé en raison d'un isolement géographique, et qui ont repris contact avant que l'isolement reproducteur soit complet. Qu'arriverait-il avec le temps si ces deux espèces s'accouplaient sans discrimination et que leurs descendants hybrides survivaient et se reproduisaient (a) moins que les descendants issus d'accouplements intraspécifiques ou (b) aussi bien que les descendants issus d'accouplements intraspécifiques ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 24.4

La spéciation peut se produire rapidement ou lentement et peut résulter de changements dans un, deux ou plusieurs gènes

Lorsqu'il a commencé à réfléchir sur le «mystère des mystères», la spéciation, Darwin s'est heurté à de nombreuses questions. Il a pu répondre à certaines d'entre elles lorsqu'il a compris que l'évolution par la sélection naturelle expliquait à la fois la diversité de la vie et les adaptations des organismes (voir le concept 22.2). Depuis cette époque, les biologistes ont continué de se poser des questions fondamentales sur la spéciation. Par exemple, combien faut-il de temps pour qu'une nouvelle espèce se forme ? Et combien de gènes changent lorsqu'une espèce se divise en deux ? Aujourd'hui, les scientifiques sont sur le point de répondre à ces interrogations.

Les données temporelles sur la spéciation

Les données sur le temps nécessaire à une nouvelle espèce pour se former nous proviennent des archives fossiles ainsi que d'études fondées sur des faits morphologiques (y compris de fossiles) ou sur des données moléculaires qui permettent d'évaluer la durée des phénomènes de spéciation chez tel ou tel groupe d'organismes.

Les archives fossiles

Les archives fossiles témoignent de nombreux cas où une nouvelle espèce apparaît soudainement dans une strate géologique, ne subit aucun changement dans plusieurs strates, puis

disparaît. Ainsi, des dizaines d'espèces d'invertébrés marins surgissent dans les archives fossiles avec de nouvelles morphologies, changent très peu ou pas du tout pendant des millions d'années, puis s'éteignent. Le terme **équilibres ponctués** désigne ces périodes de *stabilité* (ou stase) apparente *ponctuées* d'un changement morphologique soudain (**figure 24.16a**). D'autres espèces ne répondent pas au modèle des équilibres ponctués ; leur changement semble se produire graduellement sur de longues périodes de temps (**figure 24.16b**).

Que pourrions-nous apprendre sur les modèles de la spéciation ponctuelle et de la spéciation graduelle sur le temps qu'il faut à une nouvelle espèce pour se former ? Supposons qu'une espèce donnée existe durant 5 millions d'années et qu'elle subit la plupart de ses changements morphologiques au cours des 50 000 premières années de son existence, c'est-à-dire que son épisode de spéciation n'occupe que 1 % de sa durée. Comme on ne peut souvent pas distinguer une période aussi courte dans les strates fossilifères, l'espèce en question apparaît soudainement dans des roches d'un certain âge, puis ne subit que peu de changements, voire aucun, jusqu'au moment de son extinction. Même si une telle espèce peut être apparue plus lentement que ses fossiles semblent l'indiquer (il lui a fallu jusqu'à 50 000 ans dans cet exemple), un modèle ponctué indique que la spéciation s'est produite relativement rapidement. Pour une espèce dont les fossiles indiquent un changement plus graduel, nous ne pouvons pas non plus établir avec exactitude le moment de sa formation puisque les fossiles ne donnent aucune information sur l'isolement reproducteur.

La vitesse de la spéciation

La découverte de fossiles compatibles avec le modèle de la spéciation ponctuelle laisse penser que, une fois entamé, le processus de spéciation peut se terminer relativement rapidement – une hypothèse appuyée par des études de plus en plus nombreuses.

▼ Figure 24.16 Le rythme de la spéciation : deux modèles.

(a) **Modèle ponctué.** La nouvelle espèce change au moment où elle diverge de l'espèce parentale, puis reste pratiquement inchangée le reste de son existence.



(b) **Modèle graduel.** D'autres espèces divergent de façon plus graduelle et plus régulière.



Par exemple, le tournesol sauvage *Helianthus anomalus* semble avoir connu une spéciation rapide. Des données génétiques montrent que cette espèce est née de l'hybridation de deux autres espèces de tournesols, *H. annuus* et *H. petiolaris*. L'espèce hybride *H. anomalus* est écologiquement distincte et isolée sur le plan reproducteur des deux espèces parentales (**figure 24.17**). Contrairement à ce qui se passe dans la spéciation allopolyploïde, où le nombre de chromosomes change après l'hybridation, chez ces tournesols, les deux espèces parentales et l'hybride possèdent le même nombre de chromosomes ($2n = 34$). Quel est donc le mécanisme de la spéciation ? Pour répondre à cette question, les chercheurs ont imaginé une expérience imitant les phénomènes de la nature (**figure 24.18**). Les résultats de leur expérience indiquaient que la sélection naturelle pouvait causer des changements considérables en très peu de temps dans des populations hybrides, changements qui semblent avoir amené les hybrides à diverger de leurs espèces parentes sur le plan reproducteur et à former la nouvelle espèce, *H. anomalus*.

Les exemples du tournesol (*H. anomalus*), de la larve de la mouche de la pomme (*Rhagoletis pomonella*), des cichlidés du lac Victoria (*Pundamilia spp.*) et de la drosophile (*Drosophila pseudoobscura*) étudiés dans ce chapitre laissent penser qu'une fois la divergence amorcée, l'apparition d'une nouvelle espèce peut se faire rapidement. Mais quelle est la durée totale de toutes les étapes de la spéciation ? Cette durée est égale au temps écoulé avant que les populations d'une espèce nouvellement formée commencent à diverger *plus* le temps écoulé entre le début de la divergence et l'achèvement de la spéciation. En fait, la durée totale du processus de spéciation varie considérablement. Par exemple, dans une recherche basée sur des données portant sur 84 groupes de végétaux et d'animaux, la durée totale du processus de spéciation variait entre 4 000 ans (pour les cichlidés du lac Nabugabo, en Ouganda) et 40 millions d'années (chez certains coléoptères). Mais le processus s'étendait en moyenne sur 6,5 millions d'années et prenait rarement moins de 500 000 ans.

À partir de ces données, on peut penser qu'en moyenne, il peut s'écouler des millions d'années avant qu'une espèce végétale ou animale nouvellement formée donne elle-même naissance à une nouvelle espèce. Comme nous le verrons au concept 25.4, cette constatation n'est pas sans conséquence

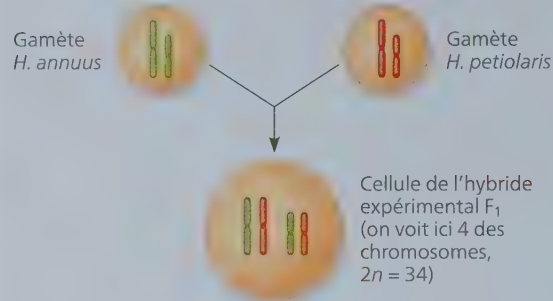
▼ Figure 24.17 Un tournesol hybride dans son habitat de dunes sèches. Le tournesol sauvage *Helianthus anomalus* montré ici est issu de l'hybridation de deux autres tournesols, *H. annuus* et *H. petiolaris*, qui vivent à proximité, mais dans des milieux plus humides.



Comment l'hybridation mène-t-elle à la spéciation chez les tournesols ?

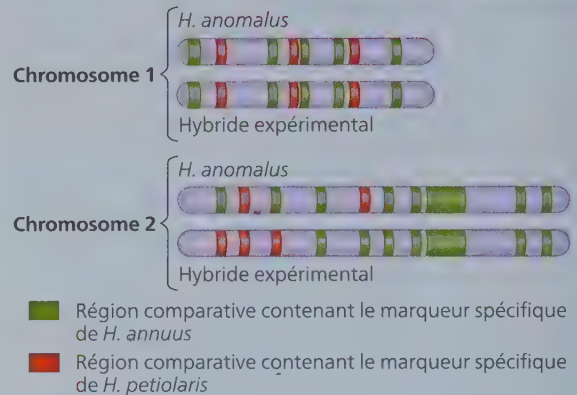
■ **HYPOTHÈSE** ■ Si l'hybridation de deux espèces peut mener à la formation d'une troisième espèce en quelques générations, on devrait observer les marqueurs génétiques de cette spéciation et une augmentation de la fertilité des hybrides dans les générations qui suivent l'hybridation.

■ **EXPÉRIENCE** ■ Le chercheur Loren Rieseberg et ses collègues ont croisé en laboratoire deux espèces de tournesols, *H. annuus* et *H. petiolaris*, afin de produire expérimentalement des hybrides (on ne voit ici que deux des chromosomes de chaque gamète, $n = 17$).



Notez que dans la première génération (F_1) chaque chromosome des hybrides expérimentaux contenait exclusivement l'ADN de l'une ou l'autre des espèces parentales. Les chercheurs ont ensuite vérifié si la génération F_1 et les générations suivantes d'hybrides expérimentaux étaient fertiles. Ils ont également utilisé des marqueurs génétiques propres à chaque espèce pour comparer les chromosomes des hybrides expérimentaux avec les chromosomes de l'hybride *H. anomalus* qu'on trouve dans la nature.

■ **RÉSULTATS** ■ Même si à peine 5 % des hybrides expérimentaux F_1 étaient fertiles, la fertilité des hybrides avait grimpé à 90 % après seulement quatre générations. Les chromosomes des hybrides de cette cinquième génération différaient de ceux de la génération F_1 (voir ci-dessus), mais étaient semblables à ceux des individus *H. anomalus* provenant de populations naturelles :



■ **CONCLUSION** ■ Avec le temps, les chromosomes de la population des hybrides expérimentaux sont devenus similaires à ceux des individus *H. anomalus* des populations naturelles. Ce constat laisse penser que l'augmentation de la fertilité observée chez les hybrides expérimentaux a pu se produire à mesure que la sélection éliminait des régions incompatibles de l'ADN des espèces parentales. Globalement, les chercheurs ont constaté que les premières étapes du processus de spéciation se sont produites rapidement et qu'il était possible de les reproduire expérimentalement.

Source des données: L. H. Rieseberg et coll., Role of gene interactions in hybrid speciation: Evidence from ancient and experimental hybrids, *Science* 272: 741-745 (1996).

ET SI ? ► Les conditions de laboratoire peuvent différer des conditions auxquelles sont exposées les plantes dans la nature. Serait-il possible que la fertilité accrue des hybrides expérimentaux résulte d'une sélection naturelle favorisant l'expression de caractères adaptés à la survie et à la reproduction dans des conditions de laboratoire ? Commentez cette autre possibilité d'interprétation des résultats de cette expérience.

au regard du temps qu'il a fallu à la Terre pour se remettre des épisodes d'extinctions massives. De plus, l'extrême variabilité du temps nécessaire pour que se forme une nouvelle espèce nous indique qu'il n'y a pas d'« horloge interne de spéciation » qui pousserait les organismes à produire une nouvelle espèce à intervalles réguliers. En fait, la spéciation ne s'amorce qu'après l'interruption du flux génétique entre des populations, vraisemblablement sous l'effet d'un changement des conditions environnementales ou par un phénomène imprévisible – un cataclysme, par exemple –, qui transporte quelques individus vers une nouvelle zone. De plus, une fois le flux génétique interrompu, les populations doivent diverger génétiquement jusqu'à l'isolement reproducteur, et ce, avant que d'autres phénomènes rétablissent le flux génétique et renversent le processus de spéciation en cours (voir la figure 24.15).

Étudier la génétique de la spéciation

Les études qui portent sur des spéciations en cours (comme dans les zones hybrides) peuvent révéler les caractères génétiques dont provient l'isolement reproducteur. En repérant les gènes qui régissent ces caractères, les scientifiques peuvent approfondir une des questions fondamentales de la biologie de l'évolution : combien de gènes contribuent à la formation d'une nouvelle espèce ?

Dans certains cas, l'évolution de l'isolement reproducteur s'explique par les effets d'un seul et unique gène. Ainsi, chez les escargots japonais du genre *Euhadra*, la modification d'un seul gène, celui qui régit le sens de l'enroulement de la coquille, produit une barrière reproductrice mécanique. En effet, les organes génitaux des escargots sont orientés latéralement, de telle manière que l'accouplement est impossible si leurs coquilles respectives

ne s'enroulent pas dans le même sens (la figure 24.3f en montre un exemple). De récentes analyses génétiques ont permis de mettre en évidence d'autres gènes capables à eux seuls de causer l'isolement reproducteur chez les drosophiles ou les souris.

La barrière reproductrice majeure qui existe entre deux espèces de mimules étroitement reliées, *Mimulus cardinalis* et *M. lewisii* (des plantes herbacées vivaces), semble aussi dépendre d'un nombre relativement réduit de gènes. Ces deux espèces sont isolées par plusieurs barrières reproductives prézygotiques et postzygotiques. Toutefois, l'une de ces barrières prézygotiques, le choix du pollinisateur, est responsable de la majeure partie de cet isolement : dans une zone hybride entre *M. cardinalis* et *M. lewisii*, on a constaté que près de 98 % des visites de pollinisateurs étaient réservées à une espèce ou à l'autre.

Les deux espèces de mimules sont visitées par divers pollinisateurs : les colibris préfèrent le *M. cardinalis* à fleurs rouges, tandis que les bourdons butinent plutôt le *M. lewisii* à fleurs roses. Chez les mimules, le choix du pollinisateur est déterminé par au moins deux locus, dont l'un, le locus *yellow upper* ou *yup*, influe sur la couleur des fleurs (figure 24.19). En croisant les deux espèces parentales pour produire des hybrides F₁, puis en croisant à répétition ces hybrides F₁ avec des membres de chaque espèce parentale, des chercheurs ont réussi à transférer l'allèle *yup* du locus de *M. cardinalis* à *M. lewisii*, et vice versa. Lors d'une expérience sur le terrain, des plants de *M. lewisii* porteurs de l'allèle *M. cardinalis* ont reçu 68 fois plus de visites de colibris que l'espèce sauvage de *M. lewisii*. De même, des plants de *M. cardinalis* porteurs de l'allèle *yup* de *M. lewisii* ont reçu 74 fois plus de visites des bourdons que l'espèce sauvage *M. cardinalis*. Une mutation à ce seul locus peut donc influencer sur les préférences du pollinisateur et contribuer ainsi à l'isolement reproducteur chez les mimules.

Chez d'autres organismes, le processus de spéciation dépend d'un nombre plus important de gènes et d'interactions génétiques. Par exemple, chez deux sous-espèces de la mouche à fruits *Drosophila pseudoobscura*, la stérilité des hybrides résulte d'interactions génétiques au niveau de quatre locus au moins, et l'isolement postzygotique chez le tournesol de la zone hybride dépend d'au moins 26 segments chromosomiques (et d'un nombre inconnu de gènes). Plus généralement, les études semblent démontrer que quelques gènes ou un grand nombre d'entre eux peuvent influencer sur l'évolution de l'isolement reproducteur et, par conséquent, sur l'émergence d'une nouvelle espèce.

De la spéciation à la macroévolution

Comme nous venons de le voir, la spéciation peut commencer par des différences apparemment aussi anodines que la couleur du dos d'un cichlidé. Cependant, si la spéciation se produit encore et encore, de telles différences peuvent s'accumuler et devenir plus marquées, menant éventuellement à la formation de nouveaux groupes d'organismes profondément différents de leurs ancêtres (comme nos baleines diffèrent du mammifère terrestre dont elles sont issues ; voir la figure 22.20). Qui plus est, à mesure qu'un groupe d'organismes grossit en produisant un grand nombre de nouvelles espèces, un autre groupe peut décliner, perdant espèce après espèce jusqu'à l'extinction. Les effets cumulatifs des phénomènes de spéciation et d'extinction ont contribué aux changements évolutifs considérables sur lesquels nous renseignent les archives fossiles. Dans le prochain chapitre, nous nous pencherons sur ces changements évolutifs à grande échelle, c'est-à-dire sur la macroévolution.

▼ Figure 24.19 Un locus qui influe sur le choix du pollinisateur.

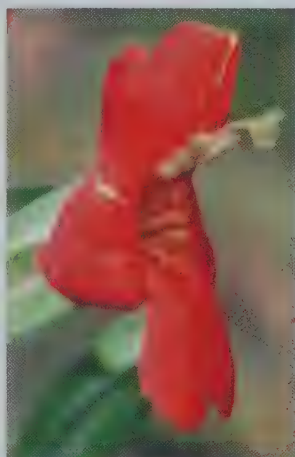
Les préférences du pollinisateur dressent une solide barrière reproductrice entre *Mimulus lewisii* et *Mimulus cardinalis*. Après avoir transféré à *M. cardinalis* l'allèle de *M. lewisii* pour le locus de la couleur de la fleur, et vice versa, les chercheurs ont observé un changement dans les préférences des pollinisateurs.



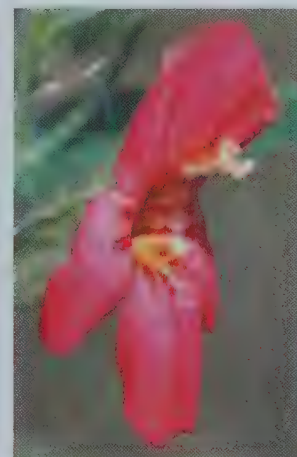
(a) *Mimulus lewisii* typique



(b) *M. lewisii* avec un allèle de *M. cardinalis* pour la couleur de la fleur



(c) *Mimulus cardinalis* typique



(d) *M. cardinalis* avec un allèle de *M. lewisii* pour la couleur de la fleur

ET SI ? ► Si on plantait des individus *M. cardinalis* possédant l'allèle *yup* de *M. lewisii* dans une zone où l'on trouve les deux espèces de mimules, qu'advierait-il de la production de descendants hybrides ?

RETOUR SUR LE CONCEPT 24.4

1. Même si le laps de temps qui sépare des phénomènes de spéciation dépasse souvent le million d'années, la spéciation peut se produire relativement rapidement entre des populations divergentes. Expliquez cette apparente contradiction.
2. Résumez les données indiquant que le locus *yup* agit comme une barrière reproductrice prézygotique chez les espèces de mimules *M. lewisii* et *M. cardinalis*. Ces résultats démontrent-ils que le locus *yup* régit à lui seul les barrières reproductives entre ces espèces ? Expliquez votre réponse.
3. **FAITES DES LIENS** ► Comparez la figure 13.12 et la figure 24.18. Quel processus cellulaire pourrait faire en sorte que les chromosomes hybrides de la figure 24.18 contiennent de l'ADN des deux espèces parentales ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

RÉVISION DU CHAPITRE 24



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'**anatomie interactive**.

Résumé des concepts clés

CONCEPT 24.1

Le concept biologique de l'espèce s'appuie sur l'isolement reproducteur (p. 554 à 558)

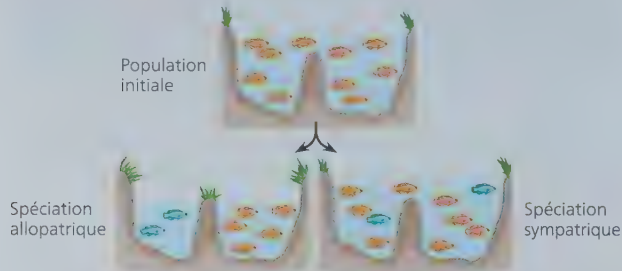
- Une **espèce** biologique est un groupe de populations dont les individus peuvent se reproduire entre eux et donner naissance à des descendants viables et féconds, mais qui sont incapables de s'accoupler avec les membres d'autres espèces.
- Le **concept biologique de l'espèce** met l'accent sur l'isolement reproducteur, un mécanisme qui repose sur la présence de **barrières prézygotiques** et de **barrières postzygotiques** entraînant l'isolement des patrimoines génétiques de différentes populations.

? Expliquez le rôle du flux génétique dans le concept biologique de l'espèce.

CONCEPT 24.2

La spéciation peut avoir lieu en présence ou en l'absence d'isolement géographique (p. 558 à 564)

- Dans la **spéciation allopatrique**, le flux génétique est réduit là où deux populations d'une même espèce sont isolées géographiquement. Durant la période d'isolement, l'une de ces populations ou les deux peuvent subir des changements évolutifs qui finissent par dresser une barrière reproductrice prézygotique ou postzygotique.



- Dans la **spéciation sympatrique**, une nouvelle espèce peut apparaître dans l'aire de distribution de l'espèce parentale. Des espèces végétales (et, plus rarement, des espèces animales) ont évolué de manière sympatrique par **polyploïdie**. La spéciation sympatrique peut aussi résulter de changements dans les habitats et de la sélection sexuelle.

? Les facteurs responsables de la spéciation sympatrique peuvent-ils aussi causer la spéciation allopatrique? Expliquez votre réponse.

CONCEPT 24.3

Les zones hybrides révèlent les facteurs responsables de l'isolement reproducteur (p. 564 à 568)

- De nombreux groupes d'organismes forment des **zones hybrides** dans lesquelles les membres d'espèces différentes se rencontrent et s'accouplent, produisant au moins un descendant hybride.

- De nombreuses zones hybrides sont **stables** en ce sens qu'elles sont le lieu de production de descendants hybrides viables et féconds. Dans d'autres zones hybrides, le **renforcement** consolide les barrières reproductives prézygotiques et réduit par le fait même la formation d'hybrides chétifs. Dans d'autres zones hybrides encore, les barrières reproductives peuvent s'affaiblir avec le temps et mener à la **fusion** des patrimoines génétiques des deux espèces – autrement dit, au renversement du processus de spéciation.

? Quels facteurs peuvent assurer la stabilité à long terme d'une zone hybride lorsque les espèces parentales vivent dans des environnements différents?

CONCEPT 24.4

La spéciation peut se produire rapidement ou lentement et peut résulter de changements dans un, deux ou plusieurs gènes (p. 568 à 571)

- Une fois la divergence amorcée, la nouvelle espèce peut se former relativement vite; cependant, cette divergence peut mettre des millions d'années à se produire. Le laps de temps qui s'écoule entre les divers phénomènes du processus de spéciation varie considérablement, allant de quelques milliers à 10 millions d'années.
- Des chercheurs ont trouvé les gènes qui sont à l'œuvre dans certains cas de spéciation. La spéciation peut reposer sur des modifications touchant un, deux ou plusieurs gènes.

? La spéciation est-elle un phénomène qui appartient à un lointain passé ou de nouvelles espèces continuent-elles à se former de nos jours? Expliquez votre réponse.

Évaluation

NIVEAU 1: CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

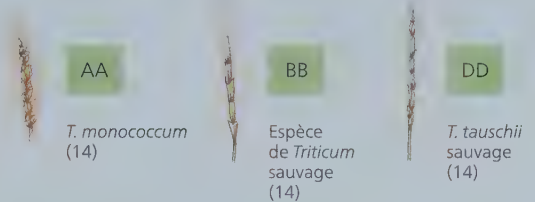
1. Quelle est l'unité la **plus importante** (la plus vaste) dans laquelle le flux génétique peut se produire?
 - a) La population.
 - b) L'espèce.
 - c) Le genre.
 - d) L'hybride.
2. Les mâles de différentes espèces de *Drosophila* qui vivent dans certaines parties de l'archipel d'Hawaï ont diverses sortes de parades nuptiales, dont la lutte contre d'autres mâles et les mouvements flamboyants qui attirent les femelles. Quel type de mécanisme d'isolement reproducteur ces comportements représentent-ils?
 - a) L'isolement écologique.
 - b) L'isolement temporel.
 - c) L'isolement éthologique.
 - d) L'isolement gamétique.
3. Selon le modèle de l'équilibre ponctué:
 - a) avec le temps, la plupart des espèces existantes pourront former des embranchements et donner naissance à de nouvelles espèces.
 - b) une nouvelle espèce acquiert la plupart de ses caractères distinctifs peu de temps après son apparition: par la suite, elle change très peu jusqu'à son extinction.
 - c) l'évolution se réalise en grande partie dans les populations sympatriques.
 - d) la spéciation est généralement imputable à une seule mutation.

NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

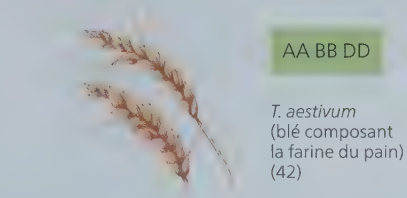
4. Les manuels d'identification des oiseaux indiquaient autrefois que la paruline à croupion jaune et la paruline d'Audubon constituaient deux espèces distinctes. Récemment, ces oiseaux ont été classés comme étant deux types (l'une de l'Ouest, et l'autre de l'Est) d'une seule et même espèce, la paruline à croupion jaune. Parmi les énoncés suivants, lequel explique cette nouvelle classification ?
- Les deux types se croisent souvent en milieu naturel, et leur progéniture survit et se reproduit avec succès.
 - Les deux types vivent dans des habitats semblables et ont des besoins nutritionnels semblables.
 - Les deux types ont de nombreux gènes en commun.
 - Les deux types ont une apparence très semblable.
5. Parmi les facteurs suivants, lequel ne contribuerait pas à la spéciation allopatrique ?
- La population séparée est de petite taille, et elle connaît une dérive génétique.
 - La population isolée est exposée à des pressions de sélection naturelle différentes de celles que subit la population ancestrale.
 - Différentes mutations rendent peu à peu distincts les patrimoines génétiques des populations isolées l'une de l'autre.
 - Le flux génétique entre les deux populations est très important.
6. L'espèce végétale A possède un nombre diploïde de chromosomes qui est égal à 12. L'espèce végétale B possède un nombre diploïde de chromosomes qui est égal à 16. La nouvelle espèce allopolyploïde C provient des espèces A et B. Son nombre diploïde de chromosomes est sans doute :
- 14.
 - 16.
 - 28.
 - 56.

de trois espèces différentes. Les analyses génétiques laissent penser que ce sont les trois espèces représentées ci-dessous qui ont fourni chacune deux jeux de chromosomes à *T. aestivum*. (Ici, les majuscules représentent des jeux de chromosomes plutôt que des gènes individuels, et le nombre diploïde de chromosomes de chaque espèce est indiqué entre parenthèses.) Les résultats de recherche indiquent également que le premier phénomène de polyploïdie a été une hybridation spontanée de la première espèce de blé, *T. monococcum*, et d'une autre espèce d'herbe sauvage, du genre *Triticum*. À partir de cette information, dessinez un diagramme illustrant une chaîne de phénomènes qui pourrait avoir produit l'allohexaploïde *T. aestivum*.

Espèces ancestrales :



Produit :



Voir les réponses proposées à l'appendice A.

NIVEAU 3 : SYNTHÈSE ET ÉVALUATION

7. INTÉGRATION

FAITES UN DESSIN ► Dans ce chapitre, vous avez lu que le blé qui entre dans la composition du pain (*Triticum aestivum*) est un allohexaploïde contenant deux jeux de sept chromosomes provenant

