Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 39 (1984)

Heft: 1

Artikel: La spéciation : aspects divers et modèles récents

Autor: Jeanmonod, Daniel

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-879902

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 10.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

La spéciation: aspects divers et modèles récents

DANIEL JEANMONOD

RÉSUMÉ

JEANMONOD, D. (1984). La spéciation: aspects divers et modèles récents. *Candollea* 39: 151-194. En français, résumé anglais.

La formation d'une espèce représente un problème clef, aussi bien en évolution qu'en biosystématique. Pour cette raison, une synthèse des différents modèles proposés est tenté dans cette revue. Une brève analyse de la notion d'espèce, notamment à travers le problème de l'isolement reproductif, est suivi par une présentation des processus formant l'arrière-plan de la spéciation. Les différents modes de spéciation sont ensuite examinés simultanément en fonction de deux points de vue différents: l'un, classique, est fondé sur la situation géographique, l'autre, plus moderne, sur la génétique. La spéciation géographique ne peut plus être considérée comme l'unique modèle universel. Le modèle péripatrique ainsi que les modèles chromosomiques ("par saut" et stasipatrique) sont des modes plus rapides et certainement répandus. Le modèle clinal et le modèle sympatrique sont également des alternatives intéressantes, mais dont il est difficile de mesurer l'importance. Enfin, chez les plantes, la spéciation hybridogène (par amphiploïdie et par recombinaison principalement) joue un rôle primordial. Ces différents modes de spéciation permettent d'interpréter partiellement les divers types taxonomiques rencontrés chez les Angiospermes.

ABSTRACT

JEANMONOD, D. (1984). Speciation: various aspects and recent models. *Candollea* 39: 151-194. In French, English abstract.

The formation of a species is a key problem, as far as evolution as well as biosystematics are concerned. For this reason a synthesis of the different models proposed is attemped in this review. A brief analysis of the notion of species, namely through the problem of reproductive isolation, is followed by a presentation of the processus forming the background of speciation. Different modes of speciation are then examined, simultaneously, in the light of two different point of view: one, classical, is based on geographical situation, the other, more up to date, on genetics. The geographical speciation cannot be considered as the unique universal model any more. The peripatric model as well as the chromosomic models (saltational and stasipatric) are faster and certainly wydely used modes. The clinal and the sympatric models are also interesting alternatives, but the importance of which is difficult to mesure. Lastly in plants, hybrid speciation (recombinational and by amphiploidy mostly) plays a primordial role. These different modes of speciation allow to partially interpret the various taxonomic patterns met among Angiosperms.

> La nécessité de la spéciation n'étant acceptée que dans la mesure où elle légitime les plus audacieuses transgressions
>
> Aimé Césaire

Dans notre étude de la section *Siphonomorpha* Otth du genre *Silene* L., nous nous sommes heurté à plusieurs reprises au problème des rapports phylogénétiques entre les taxons étudiés. L'étude biomètrique que nous avons entreprise montre clairement qu'il existe des rapports très étroits entre la plupart des espèces présentes en méditerranée occidentale. Nous sommes convaincu d'assister à des phénomènes de spéciation, dans le sens où l'étude de cette section nous donne peut-être l'occasion d'observer simultanément différentes étapes et divers processus de formation d'une espèce. En effet, un polymorphisme important est présent dans la section *Siphonomorpha*, comme nous avons pu le mettre en évidence pour le *S. nutans* (JEANMONOD & BOCQUET, 1983). Des

CODEN: CNDLAR
ISSN: 0373-2967
39(1) 151 (1984)

© CONSERVATOIRE ET JARDIN BOTANIQUES DE GENÈVE 1984

gradations morphologiques formant des clines existent par exemple pour le *S. patula* en Afrique du Nord. Entre les *S. continhoi, S. longicilia* et *S. mellifera*, les limites interspécifiques s'atténuent par l'existence de populations intermédiaires. Par contre, pour les espèces souvent confondues du groupe *mollissima*, il existe des différences ténues mais très nettes. Plusieurs taxons de la section sont par ailleurs tout à fait interfertiles. Nous avons donc été amené à nous interroger sur les notions d'espèce, sous-espèce et variété qui, dans ce cas, deviennent difficiles à appréhender. Cela nous a naturellement conduit à revoir les théories de la spéciation ainsi que les divers processus de formation d'une nouvelle espèce. La notion classique de spéciation par sélection et par isolement géographique est tout à fait insuffisante dans notre cas. Par conséquent, afin de résoudre notre propre problème sur les silènes, nous nous sommes attaché à rassembler les idées et les connaissances acquises sur le processus de spéciation. Le présent article en est le résultat. Il s'agit donc d'une synthèse des idées actuellement en cours sur la formation des espèces. Nous ne présenterons pas ici nos propres travaux et nos propres réflexions sur le genre *Silene*. On se réfèrera pour cela à JEANMONOD (1983 et 1984). D'autres publications suivront.

Introduction

Depuis Darwin, de nombreux chercheurs se sont intéressés aux processus d'évolution et de différenciation ainsi qu'aux changements phylétiques; en revanche, jusqu'au milieu du XXe siècle, peu d'auteurs se sont attachés au problème de la spéciation proprement dite. Toutefois, depuis la parution de "Systematics and the origin of species" de MAYR en 1942, les recherches se sont accumulées et nous assistons depuis une dizaine d'années à une véritable explosion de littérature (GRANT, 1971; MURRAY, 1972; DOBZHANSKY & al., 1977; ENDLER, 1977; WHITE, 1978; ATCHLEY & WOODRUFF, 1981; TEMPLETON, 1981; WILEY, 1981). La spéciation représente en effet un problème clef aussi bien en évolution qu'en biosystématique. Dans ce dernier domaine, de nombreux chercheurs, confrontés au traitement de groupes difficiles, tentent de cerner ceux-ci en essayant d'appréhender leur histoire évolutive et les mécanismes de filiation impliqués (ENGLER, 1916; JEANMONOD & BOCQUET, 1981, 1983; JEANMONOD & MASCHERPA, 1982; KIEFER & BOCQUET, 1979; MONNIER, 1952; RUNEMARK, 1969; SNOGERUP, 1967; STRID, 1970, etc.). Le problème de la spéciation a également été soulevé dans l'étude de l'endémisme (CARDONA & CONTANDRIOPOULOS, 1979; CONTANDRIOPOULOS & FAVARGER, 1974; FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS, 1961; RAVEN, 1964; STEBBINS & MAJOR, 1965).

Depuis 1942, la notion de spéciation s'est affinée, le processus s'est révélé très diversifié et complexe. De nombreux modes ont été mis en évidence. Au travers des recherches et des idées présentées, l'appréhension de la notion de spéciation et des différents mécanismes impliqués s'avère toutefois très variable d'un ouvrage à l'autre. Elle est accompagnée de la création d'une vaste terminologie aux sens parfois vagues, multiples ou variables selon les auteurs.

La plus simple définition de "la spéciation" est celle de "formation d'une nouvelle espèce". Cependant, si évidente qu'elle paraisse, cette définition pose déjà de nombreux problèmes. En effet qu'est-ce qu'une "espèce"? Est-ce une unité réelle dans la nature ou une catégorie créée par l'homme pour les besoins de la classification? On peut s'interroger ensuite sur le champ que recouvre la notion de "formation": à partir de quelles étapes des processus de variation et de différenciation y a-t-il un processus de spéciation? Certains auteurs parlent des phases initiales, tandis que d'autres pensent à l'étape finale ou même aux conséquences. Quelle est d'ailleurs l'étape finale du processus de spéciation? Cette interrogation nous ramène à la première question: comment définir l'espèce?

L'espèce

Classiquement, l'espèce est l'unité fondamentale de la classification. Les divers aspects que revêt cette unité ont donné lieu à de nombreux débats: les diverses approches, le matériel étudié et, partant, le choix des critères, ont conduit à plusieurs concepts et définitions de l'espèce. Notre propos n'est cependant pas de présenter cette "science de l'espèce" selon les termes de MAYR (1957b); nous n'en résumerons ici que très brièvement les aspects essentiels. Pour de plus amples informations, on se réfèrera aux auteurs suivants: BEAUDRY (1960), BURMA (1949, 1954),

DAVIDSON (1954), DOBZHANSKY (1937), DOYEN & SLOBODCHIKOV (1974), DU RIETZ (1930), GRANT (1957, 1971), LEVIN (1979); LEWIN (1981), LOTSY (1925), MANTON (1958), MAYR (1957a, 1957b, 1969), MEGLITSH (1954), RUNEMARK (1961) et SOKAL (1973).

L'"espèce taxonomique", "typologique" ou "morphologique" est définie par la description des traits morphologiques (diagnose) accompagnée d'un binôme latin. C'est une catégorie systématique classique basée sur le degré de différence morphologique. D'un point de vue biosystématique et évolutionniste, il est cependant nécessaire de considérer davantage l'espèce sous ses aspects biologiques et génétiques. Dans cette optique certains évolutionnistes (BESSEY, 1908; BURMA, 1949, 1954; DAVIDSON, 1954; GILMOUR, 1940) estiment que l'espèce est une catégorie créée par l'homme et qu'elle n'a aucune réalité biologique: "nature produces individuals and nothing more [...] so species have no actuel existence in nature [...] they are mental concepts and nothing more" (BESSEY, 1908 p. 218). Dans ce cas, la spéciation est également un artéfact humain comme le fait remarquer WHITE (1978). De nombreux scientifiques ne partagent pas cette opinion et considèrent que l'espèce est une unité discrète et réelle dans la nature (DOBZHANSKY, 1937; GRANT, 1963, 1971, 1977; HUXLEY, 1942; MAYR, 1963, 1969; MEGLITSCH, 1954; SIMPSON, 1951; WHITE, 1978). MAYR (1957a) relève que trois aspects principaux de cette unité sont généralement mis en évidence:

— les espèces sont basées davantage sur la distinction que sur la différence; elles se définissent en fonction de l'aspect biologique plutôt que morphologique;

— elles consistent davantage en populations qu'en individus détachés (ce point est particulièrement important pour résoudre le problème de la spéciation);

— elles sont définies davantage par isolement de populations non conspécifiques que par relation entre les individus conspécifiques; WHITE (1978) insiste cependant sur le fait que chaque espèce est à la fois une communauté reproductive, un pool génétique et un système génétique.

Les diverses définitions, qui ont dès lors été données à l'espèce, entrent généralement dans deux concepts — l'espèce biologique — et — l'espèce évolutionnaire — qui éclairent toutes deux la notion de spéciation.

L'espèce biologique ou génétique

Selon MAYR (1942), les espèces sont des groupes de populations effectivement ou potentiellement interfécondables et isolés, d'un point de vue reproductif, d'autres groupes. Selon DOBZHANSKY (1970), les espèces sont des systèmes de populations; l'échange de gènes entre ces systèmes est limité ou empêché par des mécanismes d'isolement reproductif ou, peut-être, par une combinaison de plusieurs de ces mécanismes.

Ces deux définitions sont basées sur le critère d'isolement reproductif. Elles correspondent au concept d'"espèce biologique" (ou d'"espèce génétique" selon la terminologie de SIMPSON, 1951). Ce concept a été discuté par de nombreux auteurs (BAKER, 1952; DOBZHANSKY, 1937; GRANT, 1957, 1971; LÖVE, 1964; MAYR 1942, 1957, 1969; SIMPSON, 1951; WHITE, 1978). Le critère d'isolement ne coïncide pas toujours avec celui de distinction morphologique, comme le montrent les "espèces-sœurs" ("sibling species": espèces identiques d'un point de vue morphologique, mais séparées d'un point de vue reproductif) (MAYR, 1942; GRANT, 1971). Nous en avons des exemples dans les espèces du groupe de *Gilia transmontana* (DAY, 1965), d'*Erophila verna* (WINGE, 1940), de *Vicia sativa*, d'*Elymus glaucus*, de *Festuca microstachys*, etc. (GRANT, 1971). Nous avons pu remarquer que le caractère absolu du critère d'isolement n'est pas utilisé. WHITE (1978) relève en effet que des hybridations, ainsi que la production d'hybrides fertiles, peuvent se produire entre des espèces normalement isolées génétiquement et maintenant des pools génétiques distincts et différents. Il s'agit alors de définir l'isolement reproductif qu'il soit absolu ou "normal", ce que nous examinerons plus loin.

Le concept d'"espèce biologique" ne peut s'appliquer à tous les types de végétaux connus. De nombreuses critiques et argumentations ont été faites à ce propos, ainsi qu'à propos du critère d'isolement reproductif et du rôle implicite de cohésion du flux de gènes (SIMPSON, 1951; SNEATH & SOKAL, 1973; SOKAL, 1973; SOKAL & CROVELLO, 1970; WHITE, 1978;

WILEY, 1981). Ce concept implique l'existence d'organismes sexués biparentaux. Or il existe de nombreux organismes qui ne sont ni diploïdes (ou du moins auto-incompatibles), ni sexués, principalement chez les plantes. STEBBINS (1950) estime toutefois que 70% à 80% des plantes supérieures se conforment bien à la définition d'espèce biologique.

Au point de vue formel, l'utilisation du terme "espèce" dans une perspective, soit taxonomique, soit biologique, a donné lieu à une série de propositions de terminologie en faveur de l'un ou l'autre des concepts:

— garder le terme d'"espèce" pour la taxonomie formelle et trouver une autre terminologie pour le concept biologique: "dème", "syngène", "gamodème" (GILMOUR & GREGOR, 1939; GILMOUR & HESLOP-HARRISON, 1954; SONNEBORN, 1957);

— utiliser le terme de "binôme" ou celui de "taxon" (GRANT 1957) ou encore de "linnéon" (LOTSY, 1925) pour l'espèce taxonomique et garder celui d'"espèce" pour la notion biologique.

Une solution intermédiaire, qui est de parler d'"espèce biologique" et d'"espèce taxonomique", s'est généralisée depuis (GRANT, 1963).

L'espèce évolutionnaire

SIMPSON (1951) remarque que les populations ont une extension dans le temps et dans l'espace. Pour cette raison, la définition de l'espèce doit impliquer un critère évolutionnaire, ce que SIMPSON traduit ainsi: l'unité de base en évolution est une lignée phylétique (séquence ancêtre-descendant de populations interfécondées) évoluant indépendamment d'autres lignées, avec ses propres tendances et rôles évolutifs séparés et unitaires. Avec cette notion, les critères de continuité ou de discontinuité génétique, de même que ceux de présence ou d'absence d'interfécondation (que celle-ci soit effective ou potentielle), cessent dans bien des cas d'être absolus. Plus récemment, pour WILEY (1981), l'espèce représente un pool génétique plus ou moins discontinu, uni en une communauté reproductive par des liens de descendance commune, de parenté et d'union sexuelle. Le concept d'"espèce évolutionnaire" introduit, outre la notion de temps, celle de forces homéostatiques épigénétiques liant l'espèce-lignée. Il permet la présence, au sein de l'espèce, d'une interstérilité, de discontinuités géographiques, de divergences morphologiques aussi bien que de sympatries sans interfécondation (SIMPSON, 1951). Les organismes unisexués notamment entrent parfaitement dans ce concept (MEGLITSCH, 1954).

Le concept d'espèce évolutionnaire est actuellement le plus large: il est compatible avec tous les types de reproduction ainsi qu'avec tous les modèles de spéciation (GRANT, 1971; MEGLISTSCH, 1954; WILEY, 1981).

L'aspect expérimental

Nous avons ci-dessus cherché à définir l'espèce dans le cadre du problème de la spéciation. Sous l'éclairage différent de l'étude expérimentale des taxons et de la mise en évidence des phénomènes de variabilité, d'autres définitions et d'autres terminologies ont été proposées. Elles tentent de cerner des complexes de catégories infra- ou supra-spécifiques qui coïncident parfois, plus ou moins, avec la notion d'espèce biologique (GRANT, 1960). Nous y rencontrons les termes de "syngaméon" (LOTSY, 1925; MAYR, 1942), "comparium", "coenœspèce" (TURESSON, 1922a, 1922b), "superespèce" (MAYR, 1942), "supraespèce" (HUXLEY, 1942) et "aggrégat" (MANTON, 1958; HEYWOOD, 1963) au niveau supérieur de l'espèce taxonomique. Les termes d' "écotype", "écœspèce" (CLAUSEN et al., 1939; TURESSON, 1922a et b), "écocline" (HUXLEY, 1939) et "topocline" se définissent, quand à eux, au niveau infraspécifique ou proche de l'espèce taxonomique. A ce sujet, on pourra se référer également à BAKER (1952), BEAUDRY (1960), CAIN (1953), DU RIETZ (1930), GRANT (1957), HEYWOOD (1963), LÖVE (1964), RUNEMARK (1961), TURRILL (1946) et VALENTINE & LÖVE (1958).

Cette terminologie répond à des nécessités taxonomiques et expérimentales. Elle correspond à des situations particulières au sein même des concepts d'"espèce biologique" ou d'"espèce évolutionnaire". Elle est parfois le reflet de certaines étapes sur les chemins multiples de la spéciation.

Ces termes se définissent par conséquent au travers de la compréhension des mécanismes de la variabilité et de la spéciation. Ils font partie des problèmes de l'adéquation taxonomie-biologie de l'espèce et sortent du propos de notre travail.

La notion de spéciation

A partir des concepts biologique et évolutionnaire de l'espèce, qui sont à notre avis complémentaires, de nombreux chercheurs ont précisé la notion de spéciation: "speciation is ultimately an adaptive process that involves intrinsic barriers to gene flow between closely related populations by development of reproductive isolating mechanism" (BUSH, 1975 p. 339). Selon WILEY (1981), la spéciation est un terme général pour divers processus induisant la production de lignées évolutives (espèces). Actuellement l'aspect génétique est particulièrement étudié avec l'avancement des recherches dans ce domaine: "the gradual adoption of the term -speciation- to designate the genetic changes whereby new species come into existence was a recognition that these processes are a distinct part of the general course of evolution, and hence a legitimate field of study" (WHITE, 1978 p. 1). Pour BUSH (1975), l'étude de la spéciation est l'étude des mécanismes de génétique et d'évolution de l'isolement reproductif.

Selon l'expression de KEY (1974), la spéciation est toutefois comme le processus de devenir professeur: il ne peut être identifié que lorsqu'il est complet. Il est en effet nécessaire, mais difficile de distinguer, les processus suivants dans la "formation" d'une nouvelle espèce:

— élaboration de la variabilité et adaptation locale; ces deux processus sont considérés comme fondamentalement différents de ceux de la spéciation (BUSH, 1975);

— premières phases de divergence évolutive; il s'agit davantage d'un phénomène de raciation que de spéciation;

— établissement des barrières d'isolement; il s'agit du processus de spéciation proprement dit, si l'on accepte le concept d'espèce biologique; ce processus peut toutefois être issu de la divergence évolutive;

— différenciation subséquente à la spéciation; il s'agit d'une conséquence qui surgit fréquemment, mais qui n'est pas obligatoire; elle ne fait donc pas partie du processus de formation de l'espèce.

A cause des difficultés d'appréhension de la notion de "formation", nous nous proposons dans les deux chapitres suivants, de passer rapidement en revue les divers critères, facteurs et mécanismes qui peuvent entrer en jeu dans le processus de la spéciation. Nous examinerons ensuite les divers modes de spéciation qui ont été proposés dans la littérature. Ces modes représentent en effet les diverses sommes et séquences de facteurs et de mécanismes nécessaires au processus de formation d'une espèce. Ils intègrent aussi bien les facteurs intrinsèques (mécanismes génétiques et épigénétiques) qu'extrinsèques (facteurs géographiques...). Ils sont, pour cette raison, le cœur même de notre propos.

L'isolement reproductif

L'importance de la reproduction chez les différentes espèces est évidente: elle est l'indispensable condition pour la perpétuation de l'espèce, à travers une succession de générations. Elle est également le seul moyen de multiplication et de colonisation de nouveaux territoires. Cette reproduction a deux pôles: l'un est la reproduction végétative ou non sexuelle, l'autre est la reproduction sexuelle avec production de graines. Le processus sexuel, incluant la fécondation croisée et la méiose, est un mécanisme de recombinaison génétique et, par conséquent, la source principale de variations héréditaires. Cette variation est la matière première nécessaire pour répondre aux changements de l'environnement. Les combinaisons de gènes doivent cependant être protégées contre la désintégration. Ce sont les mécanismes d'isolement qui assureront cette protection (DOBZHANSKY, 1937; GRANT, 1963; STEBBINS, 1950).

Dans la spéciation, la reconnaissance de l'importance critique des mécanismes d'isolement commence par les travaux de DU RIETZ (1930) et de DOBZHANSKY (1937). Sous divers aspects,

le problème a été particulièrement étudié en zoologie où l'hybridation est moins forte: des classifications plus ou moins complexes de facteurs d'isolement ont été données par exemple par DOBZHANSKY (1937), MAYR (1963) et LITTLEJOHN (1981). Pour les végétaux, le problème a été synthétisé par STEBBINS (1950), GRANT (1963, 1971) et LEVIN (1971). Trois grands types d'isolement sont généralement mis en évidence:

I. *L'isolement spatial ou géographique.* — Il s'agit d'un isolement de fait, extrinsèque à la biologie des populations. Il peut par contre être responsable de l'établissement, par divergence, de mécanismes d'isolement reproductif (MAYR, 1942; STEBBINS, 1950). A l'opposé, la sympatrie favorise l'échange génétique, mais peut également, lors d'un contact secondaire entre deux systèmes de population, renforcer un isolement reproductif préexistant.

II. *L'isolement environnemental ou écologique.* — Il apparaît généralement sous la pression de sélection contre les hybrides et leurs dérivés. Bien qu'il ne soit pas un isolement reproductif proprement dit, il est généralement lié à ce dernier qu'il favorisera. Durant ces deux dernières décades, il est en effet apparu que les caractères reproductifs ont un aspect écologique aussi bien que génétique (LEVIN, 1971; SNAYDON, 1973). Cet isolement joue, par exemple, un rôle fondamental dans le mode de spéciation sympatrique.

III. *L'isolement reproductif.* — Il se réfère à la restriction ou au blocage des échanges génétiques par des différences contrôlées dans les habitudes de reproduction et dans les relations de fertilité des individus qui appartiennent à différents systèmes de populations (GRANT, 1963). Cet isolement est essentiel pour la préservation de l'intégrité génétique. Il offre une indépendance évolutionnaire. L'étude de la nature et de l'origine de ces mécanismes est donc une phase critique dans l'analyse du processus de spéciation.

LEVIN (1971) donne pour les facteurs d'isolement reproductif la classification présentée dans la figure 1.

L'autofécondation est généralement considérée comme un bouclier derrière lequel les barrières reproductives peuvent surgir. Pour LEVIN (1971), cette méthode de reproduction est, elle-

1. Temporel
   (a) saisonnier
   (b) diurne
2. Floral
   (a) éthologique
   (b) mécanique

PRÉPOLLINISATION ("premating")

POSTPOLLINISATION ("postmating")

3. Autofécondation
4. Incompatibilité
   (a) pollen — pistil

PRÉZYGOTIQUE

POSTZYGOTIQUE

   (b) graine
5. Non viabilité ou faiblesse des hybrides
   (= stérilité génique des hybrides)
   (= stérilité de développement)
6. Isolement floral des hybrides
7. Stérilité des hybrides
   (= stérilité chromosomique des hybrides)
   (= stérilité ségrégationnelle)
8. Insuccès des générations suivantes (F2, F3 ...)
   ("hybrid breakdown").

Fig. 1. — Classification des facteurs d'isolement selon LEVIN (1971).

même, une telle barrière. Elle a une signification biologique importante comme l'a montré STEBBINS (1957): elle peut jouer un rôle considérable dans la spéciation, particulièrement dans les modes sympatrique, "par saut" et allopolyploïde comme nous le verrons plus loin.

Chacune des barrières d'isolement peut être présente à différents degrés selon le taxon. L'isolement complet d'une espèce dépend en effet rarement d'un seul facteur, mais plutôt de la combinaison de plusieurs facteurs (GRANT, 1977).

Dans le problème de la spéciation, ce qui nous intéresse particulièrement est l'étude du processus au cours duquel s'établissent ces barrières. Si les mécanismes d'isolement sont bien connus, leur origine reste toutefois un sujet de débats et de spéculations.

a) Dans des populations divergentes, nous devons nous attendre à ce que la formation de différentes combinaisons génétiques (déterminant les caractères adaptatifs) aient un effet accessoire de réduction des possibilités d'interfécondation. L'isolement reproductif apparait comme un sous-produit de la divergence évolutionnaire, ou, en d'autres termes, comme un résultat des différents changements génétiques et stochastiques au sein de chacune des populations. Ce sont des mécanismes postzygotiques plutôt que prézygotiques qui se développent: il est en effet généralement accepté que l'insuccès des générations F2, F3, etc. des hybrides ainsi que le manque de vigueur des hybrides en F1, leur stérilité, leur isolement floral ou leur non viabilité, sont des sous-produits de l'évolution divergente (BUSH, 1975; EHRENDORFER, 1968; GRANT, 1966a; LEVIN, 1970, 1971).

b) Pour de nombreux auteurs, les différences entre espèces contribuent peu à l'isolement reproductif: les processus responsables de la divergence évolutive et de l'adaptation locale sont fondamentalement différents de ceux produisant les mécanismes d'isolement reproductif (BUSH, 1975; STEBBINS, 1950; TEMPLETON, 1981). Les mécanismes impliqués dans l'isolement sont principalement des réarrangements chromosomiques et des polyploïdisations (BUSH, 1981; FLAVELL, 1982; GRANT, 1971; JOHN, 1981; STEBBINS, 1950; WHITE, 1978).

c) Certains types de mécanismes d'isolement reproductif peuvent être construits par sélection directe de l'isolement *per se*, lorsque cette condition est avantageuse pour les populations concernées. Ce processus de sélection contre les hybrides a été nommé "renforcement de l'isolement" par BLAIR (1955) ou "déplacement des caractères de reproduction" par BROWN & WILSON (1956), ou encore "effet Wallace" par GRANT (1966a). En termes modernes, il stipule qu'entre deux populations sympatriques, les individus produisant des hybrides non viables ou stériles contribuent moins aux futures générations que les individus frères qui ne s'hybrident pas. Les facteurs génétiques qui déterminent des blocages à l'hybridation interspécifique auront ainsi tendance à augmenter leur fréquence au sein des populations: la sélection naturelle aura renforcé l'isolement reproductif. Un certain nombre de conditions sont toutefois requises:

- un isolement reproductif partiel doit être présent; il peut être apparu à la suite d'une divergence évolutive en situation allopatrique;
- les populations doivent être sympatriques;
- l'effet de l'hybridation doit être délétère;
- il doit y avoir désavantage sélectif dans la perte du potentiel reproductif, ce qui n'est pas toujours le cas; ce désavantage est élevé pour les plantes annuelles, mais il peut être négligeable chez les plantes à longue vie (STEBBINS 1950).

Par ailleurs, cet isolement serait favorisé par un appauvrissement des ressources de l'environnement nécessaires au croisement: la sélection pour l'isolement reproductif serait, chez certaines plantes, une réponse à la compétition vis-à-vis des pollinisateurs (LEVIN, 1970). Certains caractères floraux, servant de marques de reconnaissances aux insectes et aux colibris (isolement éthologique), seraient ainsi des produits de l'"effet Wallace" (LEVIN & KERSTER, 1967; LEVIN, 1970; LEVIN & SCHAAL, 1970). Il semble également que quelques cas de fortes barrières d'incompatibilité entre des populations sympatriques soient également dus à la sélection contre l'hybridation, bien que l'on n'ait pas de documentation à ce sujet (LEVIN, 1971).

La sélection contre l'hybridation ne peut influencer que les mécanismes qui agissent dans la génération parentale, c'est à dire qu'elle ne concerne que les mécanismes prézygotiques. L'isole-

ment temporel et floral, ainsi que l'autogamie sont souvent le résultat de cette sélection. L'isolement éthologique est lié à la divergence des organes floraux; l'isolement mécanique dérive souvent de mécanismes préexistants (STRAW, 1955; LEVIN, 1971). MARTIN & HARDING (1981) ont par ailleurs montré que la différenciation écologique (et partant, un certain isolement écologique) en situation sympatrique peut être une réponse à une compétition entre les populations spécifiques en présence.

L'"effet Wallace" sera donc particulièrement marqué chez les plantes annuelles, comme par exemple chez *Gilia* (GRANT, 1966a), ainsi que probablement chez quelques herbes pérennes.

L'isolement reproductif s'établira selon ces différents modes en fonction du type de spéciation. Dans la spéciation allopatrique par exemple, il peut apparaître fortuitement comme un sous-produit de la divergence, dans la spéciation parapatrique comme un produit de la sélection dirigée durant la divergence, et enfin dans la spéciation sympatrique comme cause de la divergence évolutive (c'est-à-dire qu'il l'a précèdera).

Par ailleurs, d'un point de vue génétique, on ne peut plus guère soutenir l'idée que l'établissement de l'isolement (et par conséquent la spéciation) soit toujours dû à un grand nombre de gènes (AYALA, 1975; TEMPLETON, 1981). Trois niveaux sont impliqués:

— avec plusieurs unités de ségrégation génétique (par exemple dans la divergence adaptative);

— avec une ou quelques unités majeures de ségrégation, en général avec des modificateurs épistatiques (dans la spéciation clinale ou la spéciation géographique);

— avec des paires dupliquées ou complémentaires de loci (dans la spéciation hybridogène).

Les barrières reproductives ont été particulièrement discutées en zoologie parce que chez les animaux, elles sont généralement absolues. Chez les plantes, par contre, l'hybridation est courante et le problème prend un autre aspect: celui de la limitation du flux de gènes (EHRENDORFER, 1968). C'est le jeu des facteurs responsables des barrières reproductives qui est discuté (BEAUDRY, 1960; LEVIN, 1970, 1971). Pour VALENTINE (1962), il existe, chez les populations naturelles, un équilibre entre les facteurs qui tendent à élever des barrières entre les populations ayant commencé à se différencier et ceux qui tendent à les détruire. Cet équilibre crée une série de types taxonomiques en relation avec la biologie de la reproduction des populations (BAKER, 1959; GRANT, 1963, 1971; STEBBINS, 1950). En effet, il est pratique de prendre la fécondation au hasard comme référence de reproduction, mais aucune plante réelle, largement distribuée, n'est proche de cette condition (GRANT, 1971). D'une part, les espèces ayant une reproduction biparentale exhibent toujours un degré de voisinage, et d'autre part, on constate de nombreux départs en direction de la reproduction uniparentale. L'autogamie, la reproduction végétative et l'agamospermie peuvent remplacer complètement la reproduction biparentale. De fait, la plupart des plantes se trouvent dans une situation intermédiaire entre la reproduction biparentale et la reproduction uniparentale.

En rapport avec ces modes de reproduction, il est nécessaire, selon GRANT (1971), de compléter la définition d'espèce biologique par celles de:

— "syngaméon": somme totale des espèces ou sous-espèces liées par de fréquentes ou d'occasionnelles hybridations en nature,

— "micro-espèce": populations uniformes, mais légèrement différentes l'une de l'autre d'un point de vue morphologique, dans les groupes de plantes à prédominance uniparentale.

A partir des différents modes de reproduction rencontrés chez les végétaux et de l'efficacité de l'isolement reproductif, GRANT (1971) met en évidence cinq types taxonomiques:

1. Type *Ceanothus*. — Plantes ligneuses ayant un système de reproduction à fécondation croisée et des fleurs plus ou moins indifférenciées. Espèces intercompatibles, interfertiles et homologues, d'un point de vue chromosomique, dans de larges limites. Isolées ou semi-isolées par des facteurs écologiques ou externes. Fortes barrières d'incompatibilité entre les sections ou les sous-genres. *Ceanothus, Quercus, Ribes, Pinus, Eucalyptus.*

2. Type *Aquilegia*. — Herbes pérennes ayant un système de fécondation croisée mais des fleurs spécialisées. Espèces intercompatibles, interfertiles et homologues, d'un point de vue chromosomique, dans de larges limites. Isolées principalement par des mécanismes éthologiques et mécaniques, et secondairement par d'autres facteurs externes. Fortes barrières d'incompatibilité entre les sections, les sous-genres ou les genres. *Aquilegia, Antyrrhinum, Penstemon, Orchidaceae.*

3. Type *Geum*. — Herbes pérennes ayant un système de fécondation croisée et des mécanismes floraux peu différents d'une espèce à l'autre. Espèces intercompatibles dans de larges limites, isolées par des facteurs écologiques ou externes. Fortes barrières d'incompatibilité entre les sections ou les sous-genres. *Geum, Iris, Solanum, Silene.*

4. Type *Madia*. — Herbes annuelles ayant des systèmes de reproduction allant de la fécondation croisée à l'autofécondation. Espèces habituellement séparées par des barrières d'incompatibilité et par des barrières de stérilités géniques et chromosomiques. *Madia, Gilia, Clarkia, Brassica, Nicotiana, Bromus.*

5. Type *Gilia inconspicua*. — Herbes annuelles ou, plus rarement, pérennes, ayant un système autogame. Une espèce taxonomique est composée de nombreuses "espèces-sœurs" isolées par des barrières d'incompatibilité et par des barrières de stérilités géniques et chromosomiques. *Erophila verna, Vicia sativa, Elymus glaucus, Festuca microstachys.*

La mise en évidence de ces types est intéressante car elle est le reflet des modes d'établissement des facteurs d'isolement et le reflet des divers chemins de la spéciation.

L'importance accordée à l'isolement reproductif est discutable selon SNAYDON (1973), car une grande partie de la diversité est maintenue sans nécessité de mécanismes d'isolement reproductif. Ces mécanismes ont été l'objet de trop d'attention: ils ne font que maintenir le statu quo de la divergence. L'attention doit plutôt être portée sur les processus de divergence: il y a de nombreuses preuves montrant que les facteurs écologiques et biotiques façonnent la variation intraspécifique. Ces considérations de SNAYDON remettent en cause la notion d'"espèce biologique". Dans cette même optique, DOYEN et SLOBODCHIKOV (1974) proposent, quant à eux, une approche de l'espèce au moyen de trois paramètres: reproductif, phénétique et écologique. L'isolement reproductif ne peut être un critère suffisant que dans le cas des populations sympatriques.

Variabilité et spéciation

> Ainsi, nous sommes forcés de reconstruire les événements entourant la spéciation d'observations sur les espèces existantes; une tâche qui a été laissée presque exclusivement au naturaliste.
>
> Bush

Une excellente idée de l'arrière-plan du processus de la spéciation est donnée par WHITE (1978) dans sa liste des informations nécessaires à l'étude de chaque cas de spéciation:

— carte précise des distributions actuelles;

— faits géologiques et climatiques pouvant suggérer les distributions dans le passé;

— description morphologique détaillée;

— information détaillée sur la variation géographique en incluant des études biométriques multivariées;

— faits écologiques sur les habitats et les niches;

— informations extensives sur les polymorphismes biochimiques et sur l'étendue des différences allèliques;

— descriptions détaillées des caryotypes;

— valeurs des ADN;

— descriptions détaillées des types de satellites et de leur somme ainsi que la distribution de chaque type de satellite;

— cycles saisonniers et durée de la période de reproduction;

— résultats des hybridations expérimentales en incluant les études cytologiques de la méiose de chaque hybride obtenu;

— informations sur les hybrides naturels;

— informations sur les mécanismes d'isolement éthologique.

Bien que l'accent soit particulièrement mis sur l'aspect génétique, cette liste montre bien quels sont les différents niveaux d'étude impliqués dans le processus de spéciation: historique, biogéographique, phénologique, biologique et génétique. Deux domaines particulièrement importants sont toutefois absents de cette analyse:

— l'étude de la biologie de la reproduction que nous avons déjà exposée plus haut;

— l'étude de la génétique des populations et des processus par lesquels une population entière est calquée sur les phénomènes génétiques se situant au niveau de l'individu.

L'étude de la génétique des populations est en effet souvent absente de la littérature sur la spéciation, probablement parce qu'il s'agit d'une science assez neuve qui requiert de sérieuses analyses mathématiques. Récemment, TEMPLETON (1980, 1981) ouvre la discussion et y apporte une contribution que nous analyserons lors de l'étude des différents modes de spéciation.

L'étude de la variabilité sous ses différents aspects (génétique, phénologique, écologique, etc.) sous-tend celle de la spéciation. Il est cependant virtuellement impossible de définir quelles différences sont actuellement associées au processus de spéciation et lesquelles sont la conséquence de l'évolution subséquente à la spéciation. Comment distinguer la génétique de la spéciation, de la génétique de la différence entre les espèces. L'étude de l'hybridation (points 11 et 12) est le meilleur outil selon TEMPLETON (1981).

La variation individuelle héréditaire est une condition nécessaire aux changements évolutionnaires mais elle ne constitue pas l'évolution en elle-même. L'évolution est perçue lorsque les fréquences relatives des différents génotypes subissent des changements. De tels changements sont apportés par les forces primaires évolutionnaires (AYALA, 1975; GRANT, 1963):

— mutations;

— flux génétique;

— sélection;

— dérive génétique.

L'effet que peuvent avoir ces différents facteurs sur le phénomène de la spéciation est très variable.

Les mutations

Les mutations géniques. — Elles sont ponctuelles et elles affectent principalement la variation présente dans un pool génétique. Paradoxalement, les mutations discrètes sont plus fréquentes et ont une valeur évolutive plus élevée que les grandes mutations. Ce phénomène est dû au jeu de la sélection qui élimine les structures génétiques non balancées, issues de trop grandes mutations. Dans la spéciation, ces mutations ne jouent qu'un rôle secondaire et indirect au travers de l'élaboration de la variabilité (GRANT, 1963; WHITE, 1978; BUSH, 1981).

Les mutations chromosomiques. — Elles conduisent, par les changements structuraux du chromosome, à des réarrangements de la séquence des gènes. Les mécanismes impliqués (translocation, inversion, duplication ou déficience) sont bien connus mais les changements en découlant

le sont beaucoup moins. Pour connaître l'importance de ces mutations dans la spéciation, il est nécessaire de s'interroger sur le rôle fonctionnel des arrangements segmentaux spécifiques.

Pour GOLDSCHMIDT (1940), chaque arrangement segmental a son propre effet position ("pattern effect") et produit son phénotype caractéristique. Selon cet auteur, la formation d'une nouvelle espèce démarre par une "mutation systémique", événement mutationnel à large effet qui brasse et réarrange les segments. Bien que cette théorie ait été largement rejetée par les évolutionnistes, quelques chercheurs ont mené des recherches dans ce sens, en apportant toutefois d'importantes modifications (ALTUKHOV, 1982; CARSON, 1967, 1971, 1975). LEWIS et RAVEN (1958) ont montré qu'un tel phénomène était à la base d'une spéciation dans le genre *Clarkia*. Ce type de spéciation sera présenté plus loin, mais nous relèverons ici que, dans ce modèle, les réarrangements sont provoqués par des gènes mutants et sont favorisés par de l'autofécondation forcée durant certaines périodes de l'histoire d'une population. Parmi les nouveaux génomes issus de ces réarrangements, certains donneront des phénotypes adaptés à d'autres habitats écologiques. Ces génomes adaptables seront fixés dans des conditions homozygotes et dans de petites populations avant de se répandre comme nouvelle espèce.

Les mutations chromosomiques apportent souvent des altérations morphologiques et entraînent une viabilité diminuée ou une stérilité des hybrides: cela représente une barrière d'isolement entre les taxons, condition nécessaire à la spéciation. Nous verrons que ce phénomène joue un rôle non négligeable dans la spéciation de type hybridogène.

La vitesse des mutations chromosomiques est très variable et elle peut être considérablement augmentée par certains facteurs. Le "chromosome breakage syndrome" exprimé à la suite d'hybridations interspécifiques et interdémiques peut, par exemple, accroître la fréquence de rupture des chromosomes jusqu'à cent fois. Ce phénomène a été observé chez des organismes eucaryotes aussi différents que la drosophile, le maïs (Mc CLINTOK, 1978) ou l'homme (BUSH, 1981). Ce type de mutation est considéré comme primordial par de nombreux évolutionnistes modernes, principalement en zoologie (BUSH, 1981; WHITE, 1978). Il concerne surtout les spéciations de type stasipatrique et sympatrique. GRANT (1971) a par ailleurs montré que de tels réarrangements n'étaient pas rares chez les hybrides, notamment chez les plantes annuelles et en habitats ouverts.

Les mutations du génome. — Elles jouent pour certaines d'entre elles, comme par exemple l'amphiploïdie, un rôle fondamental dans la stabilisation des hybrides.

Outre les sources premières de la variation que sont les mutations, d'autres mécanismes génétiques jouent sur cette variation un rôle secondaire mais néanmoins important:

Les recombinaisons génétiques. — Elles font apparaître dès la seconde génération d'hybrides, des génotypes totalement différents de ceux des parents ou des hybrides de première génération. Ces génotypes sont formés de nouvelles combinaisons de gènes qui accroissent considérablement la variabilité à l'intérieur des populations. De telles recombinaisons donnent parfois, dans la descendance d'un hybride semi-stérile entre deux espèces, une combinaison homologue fertile et interstérile vis-à-vis des parents. Ce processus pourra donner naissance à une nouvelle espèce car il aura créé, comme sous-produit, une barrière à la reproduction. Nous verrons en détail ce type de spéciation plus loin.

Le linkage des gènes. — Les inversions et les translocations sont des mécanismes qui empêchent les recombinaisons génétiques en provoquant un linkage des gènes. Il est logique selon DARLINGTON (1940), STEBBINS (1950) et GRANT (1971) d'attribuer une fonction semblable de linkage aux réarrangements fixés en conditions homozygotes durant la spéciation. L'accroissement de la quantité de linkage semble être à la base de la valeur adaptative des nombres chromosomiques bas et de la spéciation dans les espèces annuelles dérivées (GRANT, 1958; STEBBINS, 1950).

Le M-V linkage. — De nombreux caractères sont liés à des gènes de viabilité: il s'agit du "M-V linkage" décrit par GRANT (1967) ou de l"allelic contracomplementation" de PORTIN (1974). Ces mécanismes semblent être répandus et, probablement même, une condition générale chez les plantes. Ils opèrent une sélection dans les recombinaisons possibles et donnent à la population un aspect ressemblant à celui donné par l'introgression.

Le flux de gènes

Considéré comme l'un des facteurs primordiaux de l'évolution, le flux de gènes est important, dans la spéciation, dans la mesure où il est restreint. En effet, une restriction du flux est nécessaire

pour maintenir et favoriser le processus de différenciation entre les populations divergentes. Elle permet également l'élaboration de barrières à la reproduction comme sous-produits de l'élaboration de la différenciation. Cette restriction du flux de gènes entre des populations peut être due à la situation géographique (spéciation allopatrique, principe des fondateurs, dérive génétique), à la densité des populations (spéciation clinale) ou à la structure de l'espèce, par exemple ses capacités de dispersion, d'autofécondation ou d'apomixie (spéciation hybride) (ANTONOVICS, 1968; BAKER, 1959). A l'opposé, entre les localités contiguës, le flux de gènes tend à diluer l'effet de la sélection adaptative. Cependant, si le mode de reproduction subdivise la population en petites unités, il restreint le flux de gènes: la sélection opèrera sur le pool génétique de chaque population locale.

Des recherches récentes ont par ailleurs montré que le niveau d'échange génétique entre les populations et à l'intérieur de celles-ci a été largement surestimé. Le flux génétique est, chez les plantes, restreint dans l'espace: il serait inférieur à 1 % entre des populations distantes de quelques centaines de mètres. Ainsi, la taille effective des populations doit être mesurée en mètres et non en kilomètres (BRADSHAW, 1972; EHRLICH & RAVEN, 1969; LEVIN & KERSTER, 1974). D'après LANDE (1980) et ENDLER (1973), des études empiriques et théoriques ont confirmé que le flux de gènes n'était pas un agent homogénéisant très efficace contre la sélection: une différenciation locale peut avoir lieu en dépit d'un considérable flux de gènes.

Tandis que les deux forces que nous venons d'examiner — mutation et flux de gènes — produisent la variabilité, deux autres forces — sélection et dérive génétique — trient cette variabilité et modifient la fréquence des divers phénotypes.

La sélection

Parmi les différents aspects que peut prendre la sélection, deux ont une importance particulière dans le phénomène de la spéciation:

La sélection discontinue. — Dans un environnement hétérogène, une population est sujette à différentes pressions de sélection en fonction des diverses facettes de l'habitat. Il se fera un ajustement séparatif des génotypes, qui seront ensuite préservés dans un état d'équilibre polymorphique (MATHER, 1955). La sélection discontinue, comme résultante de l'hétérogénéité des conditions de l'environnement, est parfois considérée comme une cause significative de la diversité génétique, du polymorphisme et d'une certaine divergence sans limitation de flux de gènes (MATHER, 1955; SMITH, 1966; SNAYDON & DAVIS, 1982; THODAY, 1972; THODAY & BOAM, 1959; THODAY & GIBSON, 1962). Expérimentalement, THODAY & BOAM (1959), STREAMS & PIMENTEL (1961) ont montré que cette sélection permet, dans une population, de maintenir séparés des génotypes en dépit de l'interfécondation au hasard. Ce phénomène peut être un des mécanismes de la spéciation sympatrique comme nous le verrons plus loin. Certaines conditions sont toutefois requises: les optima doivent être indépendants les uns des autres et le flux de gènes ne doit pas excéder une certaine limite (plus la sélection sera forte et plus le maximum de l'échange génétique pourra être élevé).

La sélection catastrophique. — Selon LEWIS (1962), la sélection darwinienne est parfois extrêmement forte, voire catastrophique pour les populations qui sont décimées. Cela entraîne, aux frais de nombreux individus, une évolution rapide de types adaptatifs nouveaux. Nous développerons cet aspect un peu plus loin, à propos de la spéciation par saut.

La dérive génétique

L'importance de la dérive génétique vis-à-vis de la sélection a été étudiée mathématiquement par WRIGHT (1931). Cet auteur a montré que la variation de la fréquence génétique était fonction de l'effectif de la population, de la valeur sélective des allèles, de l'intensité des mutations et de l'immigration des gènes.

La dérive génétique a un effet plus important que la sélection lorsque les populations sont petites. Dans cette relation, la taille de la population n'est pas absolue; elle est fonction de la valeur sélective des allèles comme le montre la figure 2.

Nous observons dans cette figure qu'en fonction de la valeur sélective des allèles (s), la dérive génétique est plus importante que la sélection pour une population dont le nombre d'individus est inférieur à 1 / 4s. L'effet de la dérive se fait néanmoins sentir jusqu'à un nombre d'individus égal à 1 / 2s.

Nous remarquons également l'importance de la taille de la population lorsque nous mettons en relation la dérive génétique et le flux de gène: la dérive génétique contrôle la fréquence des allèles lorsque le flux de gène (m) est inférieur à l'inverse du double de la dimension de la population (N), c'est-à-dire lorsque $m < 1 / 2N$.

Le rôle réel que joue la dérive génétique dans l'évolution est le sujet de débats chez de nombreux scientifiques. Pour certains, elle est insignifiante face au rôle de la sélection (FORD, 1955, 1964; GOULD & JOHNSTON, 1972), tandis que pour d'autres, elle peut être primordiale (RUNEMARK, 1970). Pour bien des auteurs toutefois, la sélection et la dérive sont considérées comme des forces interactives, leurs forces relatives variant d'une situation à l'autre: certains changements sont déterminés par la sélection, d'autres par la dérive et d'autres encore par l'action conjointe des deux facteurs (SNOGERUP, 1967). L'espèce évoluera plus vite vers une meilleure adaptation quand la force de la dérive est ajoutée à celle de la sélection. GRANT (1971) appuie cette idée en estimant que la dérive peut fixer plus rapidement des combinaisons allèliques; la sélection favorisera ensuite, parfois, les populations contenant ces combinaisons.

L'effet de la dérive génétique a été démontré par de nombreux chercheurs dans différents domaines (zoologie, biologie humaine et botanique) (DOBZHANSKY & PAVLOWSKY, 1957; GLASS, 1954; GRANT, 1963; LAMOTTE, 1961). En botanique, elle a été discutée par STEBBINS (1950) sur *Papaver alpinum*, par LEWIS (1953) sur *Clarkia*, par GRANT (1954, 1958) sur *Gilia* et sur *Cupressus*, par SNOGERUP (1967) sur *Erysimum*, par STRID (1970) sur *Nigella*, et par RUNEMARK (1969 & 1970) sur diverses espèces de l'archipel égéen. Nous en retiendrons trois données fondamentales dans la discussion sur la spéciation:

— la dérive génétique introduit des éléments génétiques ordinairement non adaptatifs;

— elle fixe rapidement des changements génétiques aléatoires;

— elle élimine des blocs de gènes dits "rigides" (RUNEMARK, 1970).

Nous avons vu, par ailleurs, que la dérive génétique prend une plus grande importance dans des populations restreintes. De telles situations peuvent se présenter lors de l'établissement d'une population, ou à la suite d'une forte sélection, ou encore pour des raisons écologiques ou génétiques. La taille de l'unité panmictique affecte ainsi la variabilité génétique: en dehors de toute sélection, l'interfécondation facilite des différenciations locales à l'intérieur d'une série de petites sous-populations.

Spéciation et différences entre animaux et végétaux

Nous avons abordé le sujet de la spéciation sans distinguer, jusqu'à présent, le règne végétal du règne animal: la plupart des mécanismes impliqués sont en effet d'ordre génétique et, par conséquent, en grande partie universels. Pour cette raison, de nombreuses références sont prises chez

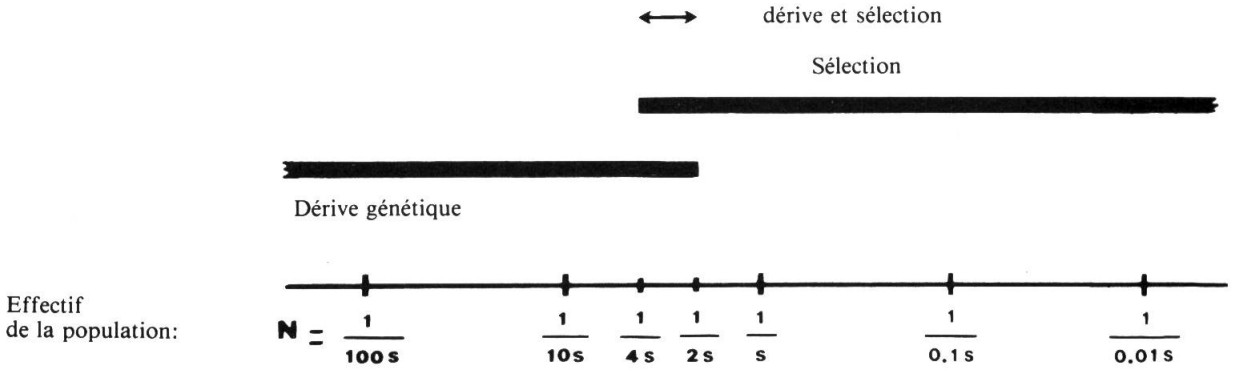


Fig. 2. — Domaine d'action de la dérive génétique et de la sélection, en relation avec la dimension de la population (N). Cette dernière est indiquée de façon relative, en fonction de la pression de sélection (s) des allèles.

des zoologistes, qui travaillent depuis plus longtemps que les botanistes sur ce sujet. Ils peuvent ainsi apporter une énorme contribution à l'étude de ce problème chez les végétaux. Il nous faut cependant relever que des différences fondamentales existent entre les deux règnes et qu'elles peuvent affecter notablement la fréquence des mécanismes génétiques ainsi que leurs effets. L'aspect phylogénétique du règne végétal, très différent de celui du règne animal, en est la preuve: chez les végétaux "l'arbre évolutif" est plutôt un réseau réticulé (DOBZHANSKY & al. 1977; GRANT, 1953, 1971; STEBBINS, 1950).

a) Les plantes sont des organismes moins complexes que les animaux: l'intégration et la balance entre les organes sont par conséquent plus simples. Il n'existe par exemple, chez les plantes, rien de comparable à l'intégration nécessaire chez les animaux entre la mobilité et la perception. Pour cette raison, la plasticité est plus forte chez les plantes, ce qui rend délicate l'interprétation génétique de la variabilité entre les populations. Ces différences affectent la spéciation car les modes de développement sont plus simples: il y a davantage de possibilités de combinaisons pour l'obtention d'intermédiaires.

b) Par leur système de reproduction croisée plus aléatoire, les plantes ont davantage de difficultés que les animaux à construire des barrières reproductives. Par ailleurs, chez ces derniers, le haut développement des organes sensoriels leur permet de construire plus facilement des barrières prézygotiques: l'isolement éthologique y est, par exemple, fréquent. A l'opposé, l'hybridation est, pour cette même raison, bien plus répandue chez les plantes.

c) Les végétaux ont souvent d'énormes capacités de croissance végétative les rendant virtuellement immortels. Leurs capacités de reproduction végétative sont, elles aussi, importantes. Ces deux caractéristiques ont des conséquences sur la formation de l'espèce:

— le réservoir génotypique, d'une néo-espèce par exemple, peut persister très longtemps;

— la stérilité ou un bas niveau de fertilité chez un organisme, par exemple chez un hybride, ne représente pas au départ une barrière insurmontable pour l'établissement d'un génotype. Cet organisme peut occuper indéfiniment un territoire et même se répandre sans qu'une reproduction sexuelle soit nécessaire.

d) Chez les plantes, les hybrides stériles peuvent acquérir facilement une fertilité par allopolyploïdie. La polyploïdie est d'ailleurs répandue chez près de la moitié des espèces végétales tandis qu'elle est rare chez les animaux (GRANT, 1963; LEWIS, 1980a; WHITE, 1978).

e) De nombreuses plantes sont à la fois hermaphrodites et capables d'autofécondation: la reproduction uniparentale par autogamie est une méthode normale de reproduction. Selon sa fréquence, elle réduit considérablement le flux de gènes et peut jouer, de ce fait, un rôle important dans les mécanismes de spéciation.

A cause des caractéristiques exposées ci-dessus, les déviations vis-à-vis du standard de bonne espèce biologique ne sont pas rares chez les plantes: les syngaméons, les complexes agamiques et les micro-espèces sont assez répandus (GRANT, 1971).

Historique

> L'étude de la spéciation est une science ad hoc. Personne jusqu'à maintenant n'a observé, en nature, le développement du début à la fin d'une nouvelle espèce de plante ou d'animaux.
>
> Bush

Avant d'examiner les différents modes de spéciation qui ont été décrits, il est nécessaire de faire un historique des divers concepts employés. En effet, il y a eu une évolution importante des idées et des connaissances, ce qui a modifié le sens des termes conceptuels utilisés, généralement en le restreignant.

1942 Dans "Systematics and the Origin of Species", le premier grand ouvrage de synthèse sur le sujet, MAYR étudie les processus de spéciation à partir de la distribution géographique des espèces: "there are two ways of delimiting species: (1) against other species that exist at the same locality and (2) against species with mutually exclusive geographic ranges". Il développe le concept de *spéciation géographique* qu'il ne considère cependant pas comme unique. Il propose la classification suivante:

a) Spéciation géographique.
b) Spéciation semi-géographique (origine d'une brèche dans une zone d'intergradation).
c) Spéciation non géographique (sympatrique):
   (1) instantanée
   (2) graduelle.

MAYR reste toutefois très sceptique envers la *spéciation semi-géographique*. Il estime que la spéciation instantanée est rare, du moins chez les animaux, et il ne croit pas à la *spéciation sympatrique* graduelle.

1954 Ce même auteur développe un modèle d'isolement de populations périphériques: il s'agit du processus de spéciation connu sous la dénomination de *principe des fondateurs* ("founder effect"), récemment rebaptisé *spéciation péripatrique* (MAYR, 1982).

1957 BROWN propose une alternative dans la spéciation géographique: la *spéciation centrifuge*. Ce modèle s'oppose pratiquement à celui du principe des fondateurs et stipule que le centre de l'aire d'une espèce est la principale source de changement évolutif conduisant à de nouvelles espèces potentielles.

Durant ces mêmes années, les botanistes se penchent plus particulièrement sur l'aspect évolutif du phénomène d'hybridation (ANDERSON, 1949; ANDERSON & STEBBINS, 1954; GRANT, 1953; STEBBINS, 1945).

1957 STEBBINS, puis

1958 GRANT proposent un modèle de spéciation à partir d'hybrides, basé sur des mécanismes de recombinaisons: la *spéciation par recombinaison* ("recombinational speciation").

En même temps, les recherches et les données s'accumulent sur l'idée que l'évolution n'est pas toujours due à un processus lent et progressif mais peut être rapide et procéder par explosions: "one of the most spectacular facets of the newer studies of evolution has been the demonstration that evolution has not proceded by slow, even steps but that seen in the large there have been bursts of creative activity." (ANDERSON & STEBBINS, 1954 p. 378).

1958 VALENTINE & LÖVE s'interrogent sur la vitesse d'apparition des barrières internes d'isolement reproductif. Selon ces auteurs, ces dernières peuvent apparaître lentement comme dans le cas de la spéciation allopatrique ou abruptement à la suite d'une mutation chromosomique ou d'une hybridation. Pour cette raison ils font une distinction entre *la spéciation lente* et *la spéciation abrupte*.

1959 THODAY & BOAM démontrent expérimentalement la possibilité d'une spéciation sympatrique.

1963 GRANT propose le terme de *spéciation quantique* ("quantum speciation") pour le processus de bourgeonnement d'une nouvelle espèce à partir d'une population périphérique semi-isolée de l'espèce ancestrale, dans un organisme à fécondation croisée. Cet auteur donne en outre une analyse globale des processus théoriques de la spéciation.

1966 LEWIS présente un modèle de *spéciation par saut* ("saltational speciation") à partir de ses précédents travaux (LEWIS & RAVEN, 1958; LEWIS, 1962). Il s'agit d'un processus de spéciation rapide, par réorganisation chromosomique, dans de petites populations marginales subissant un intensif croisement consanguin ("inbreeding").

1968 WHITE propose le terme de *spéciation stasipatrique* pour un processus de spéciation par réarrangements chromosomiques conduisant à des homozygotes mieux adaptés.

1971 GRANT, dans "Plant speciation" qui est à notre avis l'ouvrage de synthèse le plus important paru à ce jour sur le sujet, introduit le terme de *spéciation primaire* pour décrire le processus de divergence évolutionnaire entre des populations jusqu'au niveau de l'espèce. Il l'oppose à la *spéciation hybridogène* et au renforcement de l'isolement (effet Wallace).

1972 MURRAY analyse le mode de *spéciation parapatrique*. Celle-ci a lieu dans des populations contiguës, sans nécessité d'isolement spatial et avec une formation directe, par sélection, de barrières reproductives. Considéré par cet auteur comme un cas particulier de la spéciation sympatrique, il est développé comme modèle séparé l'année suivante par ENDLER (1973).

1974 SLATKIN parle de *spéciation en cascade* ("cascading speciation") lorsqu'il y a un processus d'accumulation de petites différences génétiques. Ce processus a lieu grâce à la combinaison de trois phénomènes: effet du retard de temps entre apparition et fixation de l'allèle favorisé, colonisation, extinction de populations locales.

1977 ENDLER s'intéresse à l'étude des clines et des gradients de caractères. Il donne une approche des facteurs conduisant au développement de la variation géographique, par l'étude des zones frontières plutôt que par celle des conditions écologiques et évolutionnaires. ENDLER propose quatre voies possibles de spéciation dont l'une est nouvelle: l'*alloparapatrie*. Ce dernier mode diffère de la spéciation parapatrique par le fait que la divergence génétique et que l'étape initiale de la ségrégation spatiale prennent place en situation allopatrique, mais que la spéciation est finalement complétée en situation parapatrique.

1978 WHITE dans "Modes of Speciation", un ouvrage fondamental de synthèse, donne une classification des processus de spéciation en sept modèles auxquels il ajoute quelques cas particuliers:

1. allopatrie stricte sans goulet étroit de populations (spéciation géographique classique);
2. allopatrie stricte avec un goulet étroit de populations ("founder principle");
3. extinction de populations intermédiaires dans une chaîne de race;
4. spéciation clinale;
5. spéciation en mosaïque ("area effect speciation");
6. spéciation stasipatrique;
7. spéciation sympatrique.

A ces modèles s'ajoutent celui de la polyploïdie ainsi que des cas particuliers de spéciation chez les organismes asexués ou parthénogénétiques. La spéciation par hybridation est également brièvement abordée. Dans cet ouvrage, WHITE prétend avoir un point de vue différent de tous les auteurs précédents car il accorde moins d'importance à l'isolement géographique et davantage aux réarrangements de la structure chromosomique. Son analyse est principalement d'ordre génétique: c'est à ce niveau qu'il faut comprendre les mécanismes et non pas sous l'aspect extérieur qui en résulte. Pour cette raison, il rejette les termes trop vagues de spéciation lente ou rapide ainsi que les termes de spéciation parapatrique et de spéciation quantique. Dans cette optique, il propose les termes de "*clinal speciation*" et "*area effect speciation*" pour deux modèles de spéciation parapatrique sans réarrangement chromosomique tandis que la *spéciation stasipatrique* désigne la parapatrie par réarrangements chromosomiques. Bien que WHITE se réfère parfois aux végétaux et que son analyse soit faite sur des bases génétiques communes aux deux règnes, il fonde principalement sa réflexion sur des travaux de zoologie.

1981 WILEY apporte un éclairage particulier aux différents modes de spéciation sans en changer fondamentalement l'analyse. Il s'intéresse en effet à l'aspect évolutif des modèles et aux conséquences phylogénétiques et chorologiques qu'ils entraînent: il analyse les différents aspects que peut prendre l'aire de distribution des espèces à partir de ces modèles. Cette discussion plutôt théorique débouche ensuite, en inversant la problèmatique spéciation-distribution, à des considérations pratiques sur les décisions taxonomiques à prendre en considérant les divers types d'aire de distribution.

1981 TEMPLETON reprend l'analyse de WHITE de 1978 en remarquant que son aspect le moins adéquat est l'absence de discussion sur la spéciation en tant que processus par lequel l'isolement reproductif d'une population entière se calque sur les phénomènes génétiques se situant au niveau de l'individu. Il ouvre alors la discussion sur l'aspect "génétique des populations" de la spéciation. Plusieurs idées fondamentales sont à relever:

— la spéciation peut apparaître sans corrélation avec des changements caryotypiques, des divergences séquentielles de DNA significatives, des différenciations significatives d'isozymes, des changements morphologiques ou des glissements de niches; il n'y a pas, par conséquent, de corrélation universelle de critères; on peut cependant prévoir des différences dont les déterminants seront mis en évidence par la génétique des populations;
— les expérimentations sur l'hybridation sont le meilleur outil pour établir une distinction entre la génétique de la spéciation et celle des différences spécifiques;
— la spéciation n'est pas toujours due à un grand nombre de gènes;
— il est nécessaire de reconsidérer les modèles de spéciation en termes plus subtils de flux de gènes, de sélections, de processus stochastiques et de compétitions, plutôt que de les définir en terme d'isolement géographique ou d'isolement reproductif uniquement.

Selon TEMPLETON, le débat allopatrique *vs* sympatrique est mal posé; il propose alors une restructuration des modèles basée sur deux concepts: *la divergence* et *la transilience*.

— Dans la divergence, les barrières d'isolement évoluent sur un mode continu (mais pas nécessairement lent) avec la sélection naturelle, sous une forme ou une autre, comme force conductrice menant à l'isolement reproductif.
— La transilience implique par contre une discontinuité causée par certaines barrières qui sont dues à d'autres forces évolutionnaires que celle de la sélection. La force de la sélection est dépassée, vaincue, par ces autres forces. La discontinuité génétique est caractérisée par une extrême instabilité des états intermédiaires. Ainsi, si la divergence est due à la sélection, la transilience se fait en dépit de la sélection.

Sous ces deux types de spéciation, les différents modèles que propose TEMPLETON sont les suivants:

1. *Divergence*
   a) *adaptative*: érection de barrières d'isolement extrinsèque suivie par une micro-évolution indépendante.
   b) *clinale*: sélection le long d'un cline et isolement par la distance.
   c) *d'habitat*: sélection sur des habitats multiples sans isolement par la distance.
2. *Transilience*
   a) *génétique*: événement fondateur causant un glissement génétique rapide d'un système auparavant stable.
   b) *chromosomique*: croisement consanguin et dérive causant la fixation de fortes mutations chromosomiques sous-dominantes.
   c) *par maintien des hybrides*: hybridation d'espèces parentales, incompatibles, suivie par une sélection.
   d) *par recombinaison hybridogène*: hybridation d'espèces parentales, incompatibles, suivie d'un croisement consanguin et d'une sélection des recombinants stables.

Les chemins de la spéciation

Dans son ouvrage "The origin of adaptation", GRANT (1963) présente une analyse des chemins de la spéciation, ou, en d'autres termes, une synthèse théorique des forces évolutionnaires entrant en jeu dans le processus de la spéciation. Cette analyse globale que nous exposons ci-dessous représente l'une des plus importantes contributions sur le sujet. Elle a été révisée et légèrement modifiée dans une publication plus récente (GRANT, 1977).

Selon cet auteur, la fixation d'une nouvelle combinaison génétique, adaptative et isolée est à la base d'une nouvelle espèce. Ce processus peut être exprimé par quatre étapes:

1. production de variations multigéniques par flux de gènes ou mutation;
2. formation d'une combinaison allèlique par les mécanismes sexuels;
3. fixation de cette combinaison par sélection dans une interfécondation large due au hasard ou par croisement consanguin combiné à la sélection;
4. protection du nouveau génotype par des mécanismes d'isolement reproductif s'élevant comme sous-produit de la divergence ou comme mécanisme particulier.

Dans les deux premières étapes, les sources de la variation sont:

— le stock de variabilité (V) déjà présent dans la population ancestrale et produit par le jeu des mutations, des recombinaisons et du flux de gènes;

— les explosions de nouvelles variations surgissant par l'hybridation (H);

— les avalanches sporadiques de mutations (M) dont certaines peuvent avoir des effets phénotypiques drastiques.

Les deux étapes suivantes (3 & 4) dépendent de la fixation des différentes variations. L'établissement de ces variations peut être apporté par:

— l'action différentielle de la sélection (S) sur les différentes populations ou sous-populations;

— le croisement consanguin (C) qui peut survenir soit dans de petites populations (Cp), soit par autofécondation (Ca), soit par croisement assorti (Cc).

La combinaison de ces différentes forces évolutionnaires donnent douze chemins possibles de la spéciation. Ils sont schématisés dans la figure 3.

A ce modèle, il faut ajouter le fait que la spéciation peut se faire selon deux types phylétiques: soit dichotomique, soit excurrent. En d'autres termes, soit l'espèce ancestrale se partage en deux espèces filles différentes, soit elle persiste et donne naissance à une seule espèce fille. Ces deux types de branchement, ajoutés aux trois types traditionnels de situation spatiale (allopatrie, sympatrie de voisinage — c'est-à-dire parapatrie — et sympatrie biotique) et aux neuf chemins (V-S, V-Cp...), peuvent être combinés en 54 possibilités (sans compter toutefois la possibilité de croisement consanguin par croisement assorti, très hypothétique, proposée en 1977). En déduisant les combinaisons impossibles, il reste 38 modèles possibles de spéciation (GRANT, 1977). Parmi ceux-ci, huit sont discutés par GRANT (1977) (figure 4).

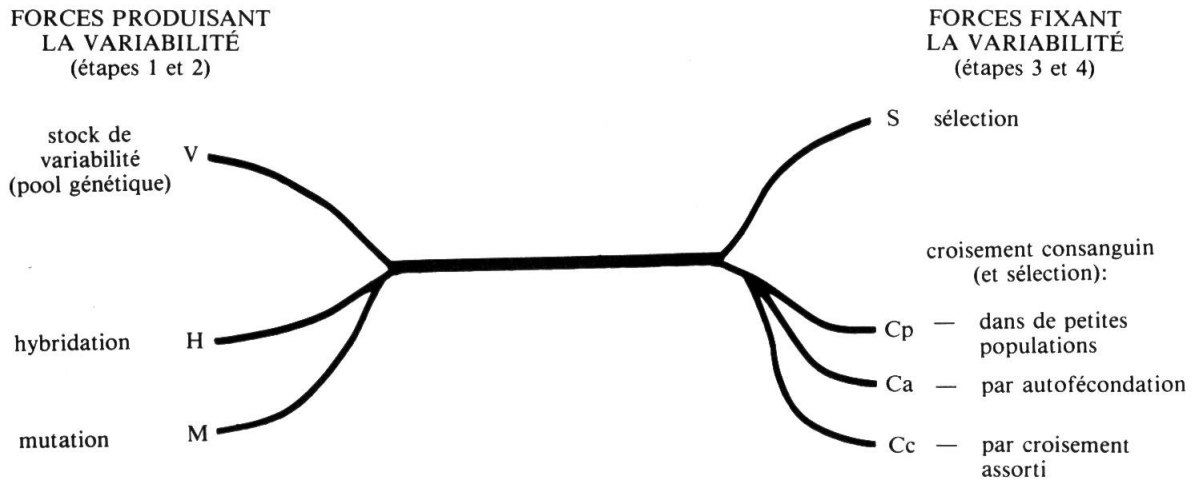


Fig. 3. — Combinaisons schématisées des diverses forces évolutionnaires permettant douze chemins possibles de spéciation, selon GRANT (1977).

V-S, allopatrique:	spéciation géographique.
V-Cp, allopatrique:	spéciation quantique.
H-C, sympatrique biotique:	spéciation par recombinaison, et spéciation hybridogène avec ségrégation de barrières externes.
H + M-C, sympatrique biotique:	spéciation allopolyploïde.
V-Cp, sympatrique de voisinage:	spéciation sympatrique de voisinage chez les plantes et les insectes à fécondation croisée.
V-Cp, sympatrique biotique:	spéciation sympatrique biotique chez les plantes à autofécondation et chez les invertébrés.
V-S, sympatrique biotique:	spéciation sympatrique biotique sous sélection discontinue chez des organismes à fécondation croisée.
V-Ca, sympatrique biotique:	spéciation sympatrique biotique par croisement assorti chez les organismes à fécondation croisée.

Fig. 4. — Liste des huits modèles de spéciation présentés par GRANT (1977). Ils sont donnés en fonction des divers chemins (symbolisés par des sigles donnés dans le texte) et des situations spatiales.

Les divers modes de spéciation

1 — Modèles allopatriques

1a — La spéciation géographique

[Spéciation allopatrique stricte, "dumbbell model" de la spéciation allopatrique, spéciation vicariante, divergence adaptative]

En 1942, MAYR visualisait le cours de la formation d'une espèce ainsi: une nouvelle espèce se développe si une population qui s'est géographiquement isolée de son espèce parentale acquiert, durant cette période, des caractères qui facilitent ou garantissent un isolement reproductif quand les barrières se rompent. Depuis, ce modèle de spéciation a été largement reconnu et étudié sous l'appellation générale de "spéciation géographique". Ce mode de formation de l'espèce avait été auparavant pressenti par d'autres auteurs: WAGNER (1889) dans sa "Théorie de la séparation" avait déjà montré la nécessité d'une séparation et d'un isolement géographique pour la formation d'une nouvelle espèce. Par la suite, certains auteurs comme JORDAN (1905) et RENSCH (1929) développèrent cette idée (se référer à GRANT, 1963, et à MAYR, 1942, pour une revue). C'est cependant MAYR (1942) qui développe et synthétise cette théorie en un volumineux ouvrage.

Dans ce modèle, la discontinuité entre les espèces s'établit en un processus lent et graduel au travers de leur divergence. Ce modèle implique le concept d'espèce naissante ("incipient species"): chaque nouvelle espèce est dérivée d'une sous-espèce, elle-même dérivée d'une race géographique. Le processus de spéciation passe ainsi par une série continue d'étapes qui sont illustrées dans la figure 5.

Cette idée est d'ailleurs le point fort de la spéciation géographique puisque chacune des étapes mentionnées a été rencontrée dans divers groupes, aussi bien chez les animaux que chez les végétaux (MAYR, 1942; GRANT & GRANT, 1956; GRANT, 1963). Les unités de populations et les catégories taxonomiques sont ainsi le reflet des différentes étapes de la divergence évolutive. La progression d'un niveau inférieur à un niveau plus élevé s'accompagne d'un accroissement de la différenciation dans le génotype, la morphologie, la physiologie, l'écologie et le comportement, ainsi que d'un isolement plus important (GRANT, 1977).

L'isolement spatial complet est donc le prélude normal au développement d'un isolement reproductif, lequel apparaît fortuitement, comme un sous-produit de la divergence des races disjointes.

D'un point de vue historique, cette spéciation par divergence peut avoir lieu par la rupture d'un habitat auparavant continu et homogène, ou par la migration d'une population vers une aire voisine de l'initiale, dans des conditions écologiques peu différentes (STEBBINS & MAJOR, 1965). Il n'y a que peu ou pas d'évolution chromosomique, et s'il y a présence de réarrangements chromosomiques, ceux-ci ne sont pas associés à la spéciation. La divergence est le résultat d'une accumulation de changements adaptatifs au niveau des gènes de structure et de régulation (BUSH,

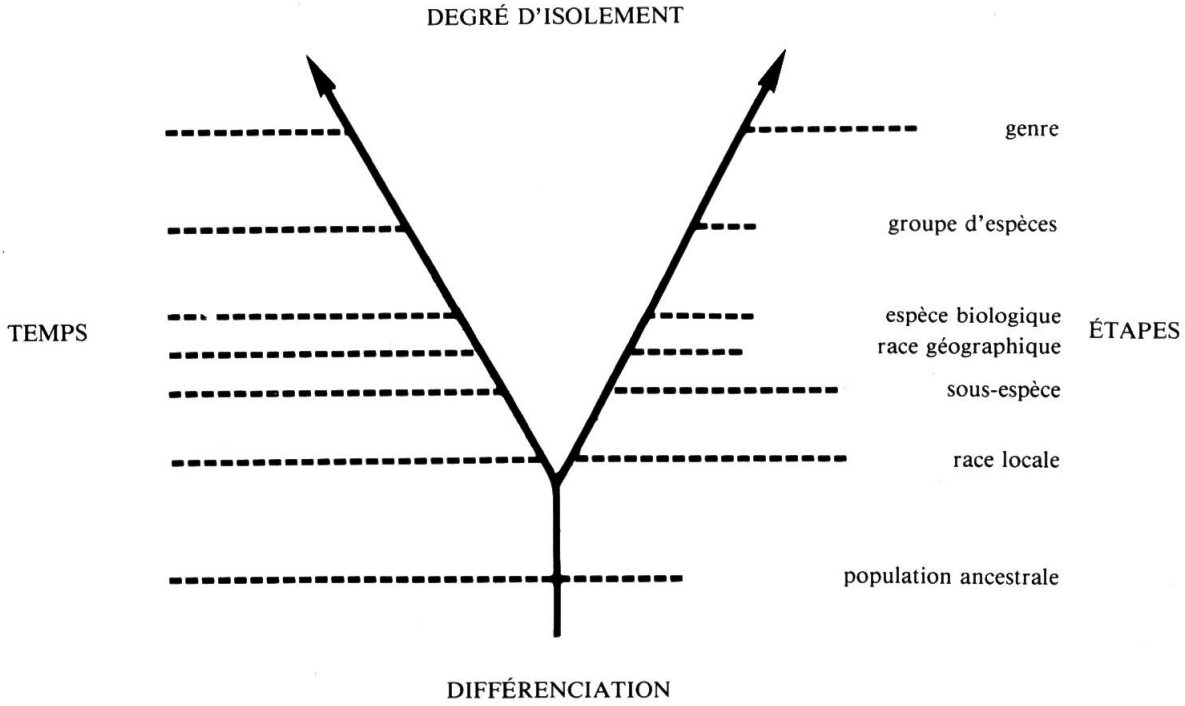


Fig. 5. — Schéma donné par GRANT (1977) pour illustrer la différenciation progressive dans le processus de spéciation géographique. Au cours du temps, le degré d'isolement devient plus important et les populations divergentes passent par une série continue d'étapes.

1975). Les deux espèces séparées ne montreront pas de grandes différences écologiques. Cependant, si un contact secondaire a lieu, la compétition pourra être importante dans la zone de contact et favorisera une plus importante différenciation.

En termes de génétique des populations, WILEY (1981) remarque que les les populations locales tendent à se différencier en réponse à des facteurs stochastiques et locaux extrinsèques. Les différences qui s'établissent entre ces populations sont inversement proportionnelles au flux de gènes et à la dimension de la population. La séparation en deux espèces filles provient, dès lors, de l'arrêt du flux de gènes par l'établissement d'une barrière géographique. Le temps requis pour la différenciation dépend de quatre facteurs:

— la dimension de la variation géographique;

— la quantité d'échange génétique entre les populations locales et le nombre de populations locales dans chaque ensemble de populations;

— la valeur des différences sélectives au sein des groupes des populations;

— les tailles effectives des populations (car elles affectent la vitesse de la dérive génétique).

WILEY aboutit à une conclusion intéressante: le flux de gènes, responsable de la cohésion dans une espèce ancestrale, facilitera par contre une différenciation s'il y a disjonction.

La spéciation géographique n'est pas un processus inexorable. La divergence évolutionnaire, depuis la race géographique jusqu'à l'espèce biologique, continue aussi longtemps que les forces évolutionnaires agissent. Le processus de divergence peut toutefois s'arrêter. Tant que les barrières de fécondation ne sont pas efficaces à 100%, un contact secondaire peut rétablir un flux de gènes: il y aura un processus d'hybridation plus ou moins marqué. Cependant, ce contact secondaire fera parfois surgir des barrières d'isolement selon l'effet Wallace que nous avons exposé plus haut.

Les chances de la spéciation dépendent donc de la vitesse de la divergence évolutive. Cette dernière est très variable selon les cas: souvent lente chez des plantes occupant un habitat stable, elle sera au contraire très rapide dans un environnement changeant (STEBBINS, 1950).

L'expression de "spéciation géographique" est mal choisie selon certains auteurs modernes (WHITE, 1978; WILEY, 1981; TEMPLETON, 1981), car la géographie peut également jouer un rôle important dans d'autres modèles. Pour cette raison, d'autres termes ont été choisis comme ceux de "spéciation allopatrique stricte", "dumbbell model" (WHITE, 1978), "spéciation vicariante" (WILEY, 1981) ou "divergence adaptative" (TEMPLETON, 1980, 1981).

1b — La spéciation péripatrique ou le principe des fondateurs

[Spéciation par bourgeonnement, spéciation par subdivision, spéciation allopatrique en goulot, spéciation quantique, modèle d'isolement périphérique]

En 1942 déjà, MAYR avait remarqué que les portions isolées d'une espèce étaient parfois radicalement différentes du corps principal de cette espèce. L'étude de ce type de populations périphériques a conduit cet auteur à développer le modèle de spéciation péripatrique (selon sa plus récénte terminologie: MAYR, 1982). Deux phénomènes sont à la base de ce mode de spéciation.

a) Dans les zones périphériques ou marginales, la somme totale du flux de gènes est réduite, les conditions de l'environnement sont plus sévères et, par conséquent, la sélection est plus forte. Ces facteurs combinés conduisent à une réduction de la variabilité génétique. De surcroît, l'établissement de la plupart de ces populations est basée sur une colonisation par un petit groupe de fondateurs.

b) Le principe des fondateurs: sur les marges de l'aire de répartition d'une espèce, quelques individus s'établissent parfois sur un nouveau territoire. Lors de cette colonisation, les individus fondateurs, en nombre généralement restreint, ne transportent qu'une fraction réduite de la variabilité génétique totale de la population parentale. Si elle survit, la colonie semi-isolée aura tendance à s'accroître rapidement en raison de l'absence de compétition. Elle différera des populations parentales par plusieurs facteurs: (a) une réduction drastique du pool génétique et donc du polymorphisme, (b) la taille réduite, en tous cas au départ, et son isolement et (c) un environnement différent formé d'une nouvelle combinaison de facteurs écologiques.

Ces conditions particulières peuvent provoquer une série de changements génétiques fondamentaux induisant une spéciation:

(1) établissement de nouveaux génotypes par dérive génétique; son effet sera important à cause de la faible dimension de la population;

(2) modification de la valeur sélective des allèles par une pression de sélection différente;

(3) accroissement de l'homozygotie par le croisement consanguin; la plupart des gènes récessifs sont ainsi exposés à la sélection;

(4) perte éventuelle de la cohésion du génotype par l'élimination de nombreux allèles préexistants et, partant, rupture de la cohésion de la balance épistatique. Une telle population, non balancée d'un point de vue génétique, peut conduire à un glissement vers de nouvelles niches écologiques et à une réorganisation génétique totale, facilitant l'acquisition d'innovations morphologiques (la révolution génétique de MAYR, 1954).

Ce modèle, développé par MAYR (1942, 1954, 1963, 1982), a été discuté par de nombreux auteurs qui n'en retiennent souvent qu'un seul aspect (BUSH, 1975; LAMOTTE, 1961; SNOGERUP, 1967; WHITE, 1978; WILEY, 1981). Il faut en effet remarquer que ce modèle recouvre, au point de vue génétique, deux processus assez différents: d'une part, celui de la dérive génétique et de la divergence à partir d'un stock restreint de gènes dans une petite population semi-isolée (points 1, 2 et 3), et d'autre part, celui de révolution génétique, beaucoup plus rapide et drastique (point 4). Pour cette raison, TEMPLETON (1981) distingue, dans un événement fondateur, le processus de "transilience génétique" de celui de "divergence adaptative". Sous le mode de transilience génétique, aux conditions restrictives, cet auteur inclut la révolution génétique de MAYR, le modèle "par saut" de LEWIS et le modèle de CARSON que nous verrons plus loin. La divergence adaptative est, quant à elle, le même processus qui agit lors de la spéciation géographique classique,

mais il est plus rapide lorsque la population est subdivisée en petites sous-populations avec des restrictions de flux génétique. Dans un événement fondateur, c'est ce dernier mode qui intervient le plus fréquemment.

WILEY (1981) dans son modèle d'isolat périphérique ("peripheral isolate model") donne une excellente analyse de la génétique des populations impliquées. Selon cet auteur, ce modèle présuppose que seules les populations situées sur les limites extérieures de l'aire de l'espèce ancestrale ou dans des habitats marginaux échapperont aux contraintes homéostatiques du phénotype de l'espèce ancestrale. Elles maintiendront suffisamment de différences pour que, s'il y a disjonction, celle-ci précipite la spéciation. Cette dernière se fera à la fois par des phénomènes stochastiques et par des adaptations aux facteurs environnementaux locaux. Elle sera plus rapide que dans le modèle allopatrique par subdivision. Les mécanismes d'isolement reproductif apparaissent toutefois de la même manière que dans le modèle précédent, c'est-à-dire fortuitement et au travers de barrières postzygotiques. L'espèce en résultant pourra avoir une niche et une aptitude écologique différentes de celles de l'espèce parentale.

Bien que ce modèle ait été développé en zoologie, on peut penser qu'il est fréquent chez les végétaux. Nous en avons des exemples dans les genres *Cupressus* (WOLF, 1948), *Clarkia* (LEWIS, 1953), *Nigella* (STRID, 1970) et *Gilia* (GRANT V. & A. GRANT, 1960). En outre, SNOGERUP (1967) indique l'existence de nombreuses espèces sous forme de petites populations en mer Egée. Ces populations, généralement relictuelles et chasmophytes, auraient suivi une évolution divergente les conduisant à des races ou des espèces différentes de l'espèce mère, laquelle est plus largement distribuée. Une situation semblable existe chez plusieurs genres comme *Brassica, Erysimum, Dianthus, Lactuca, Ferula, Lyrolepis, Eryngium, Centaurea,* etc. Nous avons, pour notre part, observé une situation similaire dans le groupe *mollissima* du genre *Silene* (JEANMONOD & BOCQUET, 1981; JEANMONOD, 1984).

Un modèle très proche du principe des fondateurs, dans lequel la colonisation sur la périphérie de l'aire n'est pas nécessaire, a été développé par CARSON (1967, 1971, 1975). Ce modèle, basé sur l'étude de *Drosophila* dans l'archipel d'Hawai, suggère qu'un brusque accroissement dans la taille d'une population, suivi d'un effondrement peut être un facteur de spéciation. Cet effondrement isole divers pools génétiques qui sont parfois très différents de l'original. Les populations isolées sont forcées au croisement consanguin. La sélection naturelle favorise des réajustements réciproques des sexes dans la reproduction. Ce phénomène, lié à celui de la dérive génétique, conduit éventuellement à un isolement de la reproduction. Chez les organismes à système génétique clos (ou monomorphique selon ALTUKHOV, 1982, c'est-à-dire où les différents éléments du système génétique sont liés et ne subissent pas de ségrégation compétitive), la balance coadaptative du système peut se désorganiser durant la phase d'expansion (relâchement de la sélection) et permettre ainsi à des individus "discordants" de survivre. Dans la phase d'effondrement, les forces de sélection opèrent en organisant de nouveaux systèmes coadaptés clos qui caractériseront une nouvelle espèce (CARSON, 1975). Selon SLATKIN (1974), le degré d'isolement nécessaire n'est pas très grand à cause de l'effet de retard entre l'apparition et la fixation d'un allèle ("cascading speciation"). La spéciation n'est pas due à un processus graduel (et de probabilité), mais à un saut génétique (qualitatif) comme un réarrangement chromosomique. Cet aspect développé par ALTUKHOV (1982) rapproche ce modèle de la "spéciation par saut" de LEWIS.

CARSON soutient cependant que la réorganisation chromosomique est une conséquence de la spéciation et non une cause (FUTUYMA, 1983). Le modèle de CARSON a été démontré expérimentalement en laboratoire chez *Drosophila* (POWELL, 1978). L'isolement reproductif s'est réalisé très rapidement (5 ans, 50-60 générations) au travers d'un isolement éthologique. Selon WHITE (1978) un tel phénomène est toutefois rare chez les animaux et inexistant chez les plantes.

Plusieurs évolutionnistes étaient arrivés à la conclusion que de petites populations pouvaient être le site de changements évolutifs rapides et de formation de nouveaux types. SIMPSON (1944) notamment, en combinant le concept de dérive génétique avec certaines données de paléontologie, formait la notion d'évolution quantique. C'est cette idée que reprend GRANT (1963) pour définir la "spéciation quantique". Cette expression représente une synthèse de plusieurs concepts: le "principe des fondateurs", la "révolution génétique", les caractéristiques aberrantes des populations périphériques (trois phénomènes que nous venons de voir sous le terme de spéciation péripatrique), le modèle de CARSON, ainsi que la spéciation "par saut" de LEWIS. La "spéciation quantique" définit une spéciation rapide et radicale, par bourgeonnement à partir d'une population semi-

périphérique. Ce terme regroupant toutefois différents mécanismes génétiques, de nombreux zoologistes et généticiens ont préféré le rejeter (BUSH, 1975; MURRAY, 1972; WHITE, 1978).

1c — La spéciation centrifuge

Ce modèle proposé par BROWN (1957) s'articule sur les deux idées suivantes:

— les populations d'une espèce subissent des expansions successives dans des aires périphériques moins favorables, en alternance avec des contractions dans des refuges plus favorables;

— le centre de l'aire de répartition d'une espèce est la principale source de changements évolutifs, lesquels peuvent conduire à de nouvelles espèces ou à de plus hautes catégories.

Selon cet auteur, les changements génétiques apparaissent en différents points de l'aire et, s'ils sont adaptables, se répandent autour de ces points. Les nouveaux génotypes ont cependant de meilleures chances s'ils apparaissent près du centre. Pendant les phases de contraction, les populations périphériques, chez lesquelles il y a persistance des caractères, sont isolées des populations centrales. L'isolement spatial permet à ces dernières d'accumuler des différences génétiques, éventuellement jusqu'à un isolement reproductif: une nouvelle espèce naît au centre de l'aire de l'espèce mère.

Ce modèle semble n'avoir reçu aucun écho, vraisemblablement à cause de son peu de crédibilité. A notre avis, l'idée que le centre soit une source plus importante de changements génétiques, et donc de spéciation, est difficile à admettre. C'est précisément dans les zones centrales à plus forte densité que les forces de cohésion sont maximales et qu'il y a un effet de submersion des nouveaux génotypes.

2 — Modèles parapatriques

2a — La spéciation parapatrique stricte
[Spéciation clinale et spéciation en mosaïque]

ENDLER (1977) et WHITE (1978) s'interrogent sur la possibilité qu'ont des races géographiques spatialement contiguës (parapatriques) de se différencier génétiquement jusqu'à devenir des espèces complètes. De telles possibilités existent par des réarrangements chromosomiques, ce que nous examineront plus loin, mais la question est de savoir si une telle spéciation est possible en l'absence de changements caryotypiques majeurs.

Des investigations génétiques sur la variation géographique d'espèces largement répandues ont révélé l'existence d'effet mosaïque ("area effect"). Il s'agit de l'existence d'aires dans lesquelles la composition génétique de la population est différente de celle des aires contiguës. De tels effets ont été reconnus pour la première fois chez des escargots: *Cepaea nemoralis* et *Cepaea hortensis* (CAIN & CURREY, 1963). Pour ces auteurs, il existe un certain degré de relation entre les aspects morphologiques et la nature de l'habitat, mais cette relation n'explique pas tout. Ils estiment que les différences inexpliquées sont dues à des différences cryptiques de l'environnement. CLARKE (1966) donne toutefois une autre explication basée sur un modèle mathématique d'interaction de gènes. Selon ce modèle, chaque aire est caractérisée par un complexe de gènes interagissant et coadaptés. Le processus démarrerait par un simple locus polymorphique lié à un modificateur qui affecterait différentiellement le gène précédent. Il pourrait évoluer jusqu'à ce qu'il y ait une discontinuité géographique aiguë — un escarpement phénotypique selon MAYR — entre deux complexes de gènes adaptatifs incompatibles (dans le sens où des hybrides entre eux sont inférieurs au point de vue adaptatif). Ce processus ne coïncide pas nécessairement avec un changement soudain de l'environnement. Le modèle de CLARKE peut être appliqué aussi bien à un cline qu'à un effet mosaïque.

Le problème reste de savoir si ce processus peut conduire à une spéciation, c'est-à-dire à l'isolement reproductif entre des populations adjacentes, ou si une barrière extrinsèque est nécessaire pour compléter le processus.

Ces situations parapatriques ont été reconnues chez d'autres genres animaux comme *Partula, Cerion* et *Maniola* ainsi qu'en botanique chez *Juniperus* aux USA. En effet, pour ADAMS (1975),

la distribution de *Juniperus ashei* et *Juniperus virginiaca* est essentiellement parapatrique et suggère une origine évolutionnaire de l'un à partir de l'autre.

L'observation de cline, formulé par HUXLEY (1939), représente le même type de problématique en spéciation. Le modèle de spéciation clinale (WHITE, 1978) est basé sur l'idée que les "marches" d'un cline deviennent graduellement plus profondes jusqu'à ce qu'une discontinuité adaptative soit atteinte. C'est une idée que FISHER avait déjà exprimée en 1930 et qui a été développée récemment (CLARKE, 1966; ENDLER, 1977; MURRAY, 1972; TEMPLETON, 1981). Ces discontinuités peuvent être dues à des transitions abruptes de l'environnement ou à des contraintes écologiques ou de développement qui créent des clines en dents de scie par des accumulations de modificateurs autour des loci majeurs. Si ces modificateurs sont favorables d'un côté et délétères de l'autre, ils approfondissent non seulement les marches du cline, mais ils réduisent également le flux de gènes. Il semble par ailleurs qu'il ne soit même pas nécessaire qu'il y ait une discontinuité de l'environnement pour qu'il y ait formation de marches. Celles-ci ne seraient que le résultat d'interactions sélectives entre les composants du système génique (MURRAY, 1972). L'établissement de ces clines va favoriser des mécanismes d'isolement génétique. Ceux-ci seront accentués si, de surcroît, le flux de gènes se restreint par sélection contre les hybrides et conduit à un abaissement de la population entre les différentes zones ("hybrid sink effect", BARTON, 1980; BARTON & HEWITT, 1981). L'approfondissement des clines permet donc une adaptation locale de plus en plus marquée et une coadaptation interne. Ces changements conduisent à un isolement reproductif qui apparait fortuitement comme sous-produit. Un renforcement peut également avoir lieu selon l'effet Wallace. Les espèces ainsi séparées montrent une amplitude écologique étroite et des niches écologiques légèrement différentes. La compétition interspécifique sera modérée.

Cependant, pour MAYR (1982), la cohésion des systèmes génétiques dénie la possibilité de ce mode de spéciation qu'il appelle "spéciation semi-géographique". WHITE (1978) et TEMPLETON (1981) réfutent cette argumentation en estimant que la force de cohésion est surestimée et qu'elle n'existe que dans les systèmes de populations et non pas dans l'espèce entière: elle est brisée dans les zones de tensions parapatriques provoquant ainsi une réduction de populations. Dans le cas où les populations intermédiaires disparaissent, il n'y a aucun doute que les populations restantes, isolées, peuvent évoluer jusqu'à une spéciation complète (modèle d'extinction des races intermédiaires de WHITE, 1978). Cette condition n'est toutefois pas nécessaire: ENDLER (1977) a montré qu'une différenciation peut avoir lieu en dépit d'un important flux de gènes.

Il n'y a donc pas de différences réelles entre le mode "clinal" et celui d'"effet mosaïque", ce n'est que l'aspect de la distribution qui est différent. Pour cette raison, ils ont été réunis par MURRAY (1972) sous le nom de "spéciation parapatrique". Pour WHITE (1978), ce terme est à éviter car toute distribution parapatrique n'est pas due aux mêmes phénomènes, comme nous l'avons vu plus haut. Elle peut par ailleurs être primaire ou secondaire.

Il est malaisé de déterminer l'importance de ce mode de spéciation en raison des difficultés qu'il y a à apprécier les situations parapatriques: comment discerner un phénomène d'introgression secondaire d'un processus de spéciation parapatrique primaire (BÖCHER, 1967; TEMPLETON, 1981; WHITE, 1978). Chez les plantes, nous pensons que ce problème est encore plus ardu que chez les animaux à cause de l'importance de la plasticité, de l'introgression et de l'hybridation.

2b — Les modèles chromosomiques

[Spéciation stasipatrique, spéciation par saut, spéciation parapatrique *pro parte*, spéciation quantique *pro parte*]

Le phénomène de réarrangements chromosomiques spontanés, avec ses lois et ses mécanismes, est bien connu: il s'agit approximativement des mêmes processus chez les animaux et les végétaux (WHITE, 1978). Dans l'étude de la spéciation, l'importance de ces phénomènes chromosomiques est fortement discutée. En 1963, MAYR ne leur accordait aucun crédit mais il les discute néanmoins en 1969. WHITE (1978) estime par contre que c'est un des phénomènes les plus importants de la spéciation. Pour ce dernier auteur, les ruptures de chromosomes, qui apparaissent souvent par trois ou quatre à la fois, et les réarrangements complexes qui s'ensuivent sont plus fréquents que ce qu'on peut attendre d'une loi du hasard comme nous l'avons vu plus haut. Ces réarrangements conduisent à une baisse d'adaptabilité des hétérozygotes vis-à-vis du milieu mais, par contre, favorisent les états homozygotes. Ces homozygotes normalement éliminés peuvent, pour une partie d'entre eux, se fixer en association avec des événements provoquant la spéciation.

Deux modèles basés sur ces considérations ont été proposés.

Le modèle stasipatrique. — Il a été développé par WHITE (1968) à partir d'études sur des insectes *(Vandimiella, Didymuria...),* des lézards et des souris: il s'agit d'exemples de populations homozygotes mieux adaptées que l'espèce parentale et se répandant peu à peu à partir de leur lieu d'apparition. Ces nouveaux types génétiques sont dûs à des réarrangements chromosomiques comme des inversions, des translocations, des dissociations ou des fusions de chromosomes.

La spéciation par saut. — Ce modèle a été développé par LEWIS et ses collaborateurs (LEWIS, 1962, 1966; LEWIS & EPLING, 1959; LEWIS & RAVEN, 1958) à partir du genre *Clarkia: Clarkia franciscana* serait née, selon ces auteurs, de *C. rubiconda* par une rapide réorganisation chromosomique à la suite de cassures chromosomiques. Une sélection "catastrophique" due à un changement brutal de l'environnement (une sécheresse, par exemple) et décimant en grande partie les populations, peut être la cause de cette spéciation. En effet, elle isole les populations, sélectionne les individus les mieux adaptés et donne la possibilité à certains individus de faible fertilité (par exemple des hétérozygotes par réarrangements chromosomiques) de passer au travers de ce handicap en l'absence des individus parentaux décimés.

Dans ces populations isolées, le croisement consanguin favorise l'homozygotie; il peut conduire à des ruptures intensives de chromosomes et permet une sélection rapide vers une fertilité complète en même temps que vers un isolement vis-à-vis des parents. L'autofécondation facilite bien entendu ce type de spéciation en permettant le maintien de l'homozygotie. GOTTLIEB (1973, 1974) a confirmé l'hypothèse des réarrangement chromosomiques en étudiant la composition allélique de quelques espèces nées selon ce mode (voir également AYALA, 1975). Les barrières chromosomiques s'opposant à l'échange de gènes peuvent être considérées comme un sous-produit du croisement consanguin forcé.

Dans ce modèle, contrairement à la spéciation stasipatrique de WHITE, la formation d'une néo-espèce survient principalement à la périphérie de l'aire parentale. Pour cette raison ce modèle a été rangé par GRANT (1963) à côté du principe des fondateurs sous le terme de "spéciation quantique".

Pour WILEY (1981), des arrangements nouveaux formés à la suite de mutations chromosomiques sont ensuite fixés par croisement consanguin, dérive génétique ou dérive méiotique (BUSH, 1981; WRIGHT, 1941). L'espèce en résultant peut se trouver dans d'étroites limites à l'intérieur de l'aire de l'espèce ancestrale, en formant avec elle une étroite zone parapatrique. Ce phénomène se produit par hasard et, par conséquent, sans corrélation biogéographique. L'une des conditions nécessaire est une certaine limitation du flux de gènes à l'intérieur des populations ancestrales. Pour BUSH (1981), il faut également que la taille de la population originelle soit petite.

Bien que pour LEWIS ces néo-espèces n'aient pas d'avantages, GRANT (1963) et WHITE (1978) pensent au contraire qu'il peut y avoir des avantages sur la viabilité à défaut d'en avoir sur le comportement de la fécondité. Ces avantages peuvent être expliqués par plusieurs mécanismes:

- l'effet position ("pattern effect") de GOLDSCHMIDT (1940); cet auteur accorde au gène un effet de position; l'expression phénotypique du gène est modifié lorsqu'il y a transfert du gène dans de nouvelles positions; cette théorie a été fortement critiquée et semble peu crédible;
- le linkage des gènes: les réarrangements chromosomiques, impliqués dans la spéciation, provoquent des combinaisons génétiques bien adaptées; ils bloquent les gènes et empêchent toute recombinaison par crossing-over (GRANT, 1971);
- un rôle probable de l'ADN satellite: cette troisième possibilité proposée par WHITE (1978) semble exister sans qu'il soit encore possible de l'expliquer.

3 — La spéciation sympatrique

[Spéciation sympatrique écologique, spéciation par divergence d'habitat]

Le terme de "sympatrique", comme ceux d'"allopatrique" ou de "parapatrique", est d'expression géographique et peut, de ce fait, prêter à confusion dans le sens évolutionniste employé ici. Nous écartons de ce modèle la spéciation apparemment sympatrique, survenant lors d'un con-

tact secondaire. Nous prenons le terme de "spéciation sympatrique" au sens restreint de divergence évolutionnaire primaire se manifestant au sein d'une population locale, polymorphe et allogame (BUSH, 1975; GRANT, 1971; TEMPLETON, 1981; WHITE, 1978; WILEY, 1981). Cette notion implique qu'il peut y avoir un glissement de la néo-espèce vers une niche écologique différente de celle de l'espèce ancestrale, produit par le processus de spéciation. Cependant au départ du processus, l'apparition d'un isolement à la reproduction se fait au sein même d'une population de l'espèce parentale (BUSH, 1975).

Ce type de spéciation a été exprimé comme possibilité théorique par MAYR en 1942 déjà. Ce modèle est toutefois le plus controversé: son existence a été réfutée par la plupart des auteurs, à commencer par MAYR lui-même (1942, 1963, 1982). Un certain nombre de travaux expérimentaux ont cependant ouvert un horizon plus large au débat sur cette spéciation sympatrique. L'observation de plusieurs phénomènes est à l'origine de ce modèle.

La sélection discontinue. — Nous avons vu plus haut que ce type de sélection peut théoriquement séparer deux ou plusieurs classes de génotypes (MATHER, 1955). Ce phénomène a été expérimentalement démontré sur *Drosophila* et sur *Musca* (FORD, 1964; MAYNARD SMITH, 1966; PIMENTEL et al., 1967; STREAMS & PIMENTEL, 1961; THODAY & BOAM, 1959; THODAY & GIBSON, 1962). Il a également été indiqué en nature (THODAY, 1972). Etant donné que ce modèle dépend de la force de sélection, on peut se demander si une telle force est fréquente. Pour FORD (1964), des valeurs hautement sélectives sont communes et habituelles tandis que pour GRANT (1963), ces valeurs sont exceptionnelles. De surcroît, selon ce dernier auteur, le coût de la sélection discontinue serait beaucoup plus élevé pour une spéciation sympatrique que pour maintenir un système polymorphique; il pourrait être intolérablement haut pour la plupart des populations naturelles.

Nous pouvons relever, chez les végétaux, l'exemple de *Pinus monticola* de l'ouest américain, espèce largement pollinisée par le vent et montrant des races bien différenciées dans des sites adjacents (SQUILLACE & BINGHAM, 1958). Il pourrait s'agir d'un cas de sélection discontinue au niveau racial mais le problème reste entier au niveau spécifique. D'autres exemples de raciation par sympatrie sont également connus au travers d'une différenciation édaphique chez *Anthoxanthum* et *Agrostis* (ANTONOVICS et al., 1971; BRADSHAW, 1959; JAIN & BRADSHAW, 1966; Mc NEILLY & ANTONOVICS, 1968).

Le croisement assorti. — Dans une population, le croisement assorti ("assortative mating") est la tendance au croisement entre des individus génétiquement identiques. Il peut également être un mécanisme de spéciation sympatrique. Un modèle applicable aux plantes à fleurs pollinisées par des insectes ou des colibris ayant une constance dans leur choix de fleurs, a été développé et discuté par quelques chercheurs (DRONAMRAJU, 1960, sur *Lantana*; GRANT, 1949, 1971; LEVIN & SCHAAL, 1970, sur *Phlox*; MANNING, 1957). Ces auteurs ont montré que certaines espèces pollinisatrices tendent individuellement à aller préférentiellement sur les mêmes fleurs, par exemple sur un type mutant ou sur un type ancestral. Elles induisent de cette façon une fécondation qui n'est pas due au hasard. Un isolement entre les différentes formes florales est ainsi créé. L'un des points critiques de ce modèle réside dans le fait que cet isolement éthologique doit rester total suffisamment longtemps pour amener la spéciation à son aboutissement. Ce modèle semble donc ne pouvoir être appliqué réellement que très rarement.

L'adaptation discriminante. — Chez les insectes ou chez divers parasites, l'adaptation très discriminante de certaines espèces à des niches particulières est assez répandue (WHITE, 1978). Cette adaptation peut avoir un effet consécutif parallèle chez les végétaux. Ainsi, la spéciation du genre *Ficus* pourrait être liée à celle des insectes qui le pollinisent: les nombreuses espèces sympatriques, l'absence d'hybridation entre ces espèces et la spécificité absolue des Agaonides pollinisateurs vis à vis des différentes espèces de *Ficus* semblent le prouver (RAMIREZ, 1970).

L'autofécondation. — Chez les organismes se reproduisant par autofécondation les difficultés que rencontre la spéciation sympatrique cessent d'exister. De nouvelles lignées peuvent naître à l'intérieur des limites de la population parentale (GRANT, 1963). Chez divers groupes de plantes annuelles, la formation accélérée d'espèces est en effet associée à un système d'autogamie: le genre *Gilia* comprend 21 espèces autogames contre 8 allogames. D'autres exemples similaires existent chez *Erophila, Elymus, Galeopsis, Clarkia,* etc. (GRANT, 1958).

L'une des difficultés principales que présente ce modèle de spéciation sympatrique est l'établissement de barrières d'isolement à la reproduction. Des simulations par ordinateur ont donné

des modèles d'interactions entre les différents facteurs en jeu (DICKINSON & ANTONOVICS, 1973). Elles ont montré que, chez les plantes, le polymorphisme peut être maintenu par de hauts niveaux de sélection et par de bas niveaux de flux génétique. L'isolement entre les populations peut effectivement s'élever à travers le croisement assorti et l'autofécondation.

En résumé, les conditions minimales requises pour cette spéciation sont, selon TEMPLETON (1981), les suivantes:

— une forte sélection discontinue créant un polymorphisme;

— une différenciation écologique rendant indépendants les phénotypes ainsi favorisés;

— un abaissement du flux de gènes jusqu'à un minimum dépendant de la force de la sélection discontinue et des degrés de différences entre les phénotypes;

— une persistance à long terme des conditions précédentes.

Ces conditions, liées à quelques autres difficultés secondaires, conduisent cet auteur à penser qu' une spéciation de ce type doit être très rare.

L'observation en nature de la spéciation sympatrique est compliquée par le processus de déplacement sélectif ("selective replacement"): les nouvelles formes sont sujettes à une compétition et auront tendance à glisser vers une niche écologique différente. Cette niche pourra être située sur une aire qui ne coincidera que partiellement avec celle de l'espèce ancestrale.

4 — La spéciation hybridogène

Entre les étapes initiales et finales de la spéciation graduelle, il y a une diminution progressive de la somme des interfécondations qui ont lieu entre les populations divergentes. A l'inverse, il y a un développement progressif de l'isolement écologique et reproductif. Des croisements spontanés entre populations qui ont divergé jusqu'au niveau de races disjointes, de semi-espèces ou d'espèces et qui sont séparées par des isolements écologiques ou reproductifs partiaux, représentent alors un phénomène d'hybridation naturelle (GRANT, 1971). Pour STEBBINS (1959), une hybridation naturelle est un croisement entre individus appartenant à des populations qui ont des normes adaptatives différentes.

Considérée sous cet aspect, l'hybridation représente une cassure ou une inversion du processus de divergence évolutionnaire et, partant, du processus de spéciation. Cependant, paradoxalement, l'hybridation joue également un rôle dans la production de nouvelles espèces. Cette idée n'est pas récente et de nombreux auteurs, jusqu'à Linné lui-même, ont reconnu la présence de ce mécanisme. Pendant longtemps peu d'explications ont toutefois été données, notamment en ce qui concerne les phénomènes de ségrégation de la progéniture hybride vis-à-vis des espèces parentales (se référer à DU RIETZ, 1930, pour une revue).

L'introgression, qui représente le croisement en retour de l'hybride F1 avec l'une ou l'autre des espèces parentales, peut également contribuer au changement évolutif. Par cette voie peuvent s'établir des populations de génotypes qui contiennent, sur le fond génétique d'une espèce, quelques gènes ou quelques segments génétiques de l'autre. Ces derniers ont été incorporés parce qu'ils confèrent à la population un avantage sélectif dans un environnement particulier. Dans ces circonstances, la relative permanence des gènes, l'homozygotie du segment introgressif et l'action de la sélection naturelle se combinent non seulement pour retenir le type introgressif, mais également pour nourrir sa propagation dans l'aire occupée par l'habitat modifié dans lequel il est adapté (STEBBINS, 1959). De nombreux exemples ont été donné par ANDERSON (1949), STEBBINS (1950, 1959) et GRANT (1958, 1963). Ces types introgressifs sont généralement bien isolés de l'espèce donatrice, mais restent interfertiles avec l'espèce receptrice (GRANT, 1963): nous avons un phénomène de raciation plutôt qu'une spéciation proprement dite. Un isolement géographique pourra toutefois donner lieu à une spéciation à partir de la formation d'une race par introgression. Nous auront dans ce cas un processus allopatrique classique.

Par "spéciation hybridogène", il faut cependant entendre la formation d'une nouvelle espèce directement à partir d'un hybride naturel (GRANT, 1971). Dans une telle spéciation, le problème majeur est la stabilisation du comportement de reproduction chez l'hybride. Cette stabilisation peut se faire par:

— propagation végétative;

— agamospermie;

— hétérozygotie par translocation permanente;

— polyploïdie impaire permanente;

— amphiploïdie (= alloploïdie);

— spéciation par recombinaison;

— spéciation par hybridation avec formation de barrières externes.

Dans chacun des cas, la combinaison génétique particulière, d'origine hybride, est capable de s'accroître en nombre et de former une population, si elle peut s'adapter dans un environnement disponible. D'un point de vue évolutif, nous verrons toutefois que ces mécanismes n'ont pas la même importance.

L'effet évolutif de l'hybridation dépend très fortement de l'environnement dans lequel il prend place. Si deux espèces proches existent dans un habitat stable auquel elles sont bien adaptées, et s'il n'y a pas de niche écologique inoccupée à disposition, l'hybridation sera minime. De surcroit, les quelques nouveaux types qui seront formés n'auront que peu ou pas d'effet sur les populations subséquentes. Si par contre, les mêmes espèces se rencontrent dans un environnement marginal et changeant, (dans le sens où de nouvelles niches écologiques sont offertes), alors l'hybridation sera plus fréquente. L'action sélective du nouvel environnement tendra à accroitre certains dérivés hybrides: de nouvelles populations se formeront sous l'influence plus ou moins forte de l'hybridation (STEBBINS, 1959).

4a — L'apomixie

En cas de stérilité, par exemple chez un hybride, l'apomixie représente une échappatoire à travers deux modes: la reproduction végétative et surtout l'agamospermie.

L'agamospermie. — L'importance de ce phénomène est prouvée par le grand nombre de plantes agamospermes dont beaucoup sont polyploïdes. La correlation existant entre l'agamospermie et l'hybridation est mise en évidence par la présence, chez les plantes agamospermes, d'une haute teneur en hétérozygotes, d'essaims d'hybrides, de polyploïdies impaires (donc stériles) et de comportements de fécondation semblables à ceux des hybrides interspécifiques (GRANT, 1971; NYGREN, 1954; STEBBINS, 1941). Les plantes agamospermes ne montrent généralement pas de croisement, mais il existe cependant des hybrides agamospermes fertiles qui peuvent produire à la fois des graines issues d'une fécondation et des graines issues d'un phénomène d'agamospermie, dans des proportions variables. C'est le cas, par exemple, de *Hieracium aurantiacum* (SKALINSKA, 1967).

Selon GRANT (1971), l'agamospermie a l'avantage de produire des copies d'un génotype hétérozygote ayant une bonne valeur adaptative, mais qui serait cassé par une reproduction sexuelle normale. Le processus combiné d'hybridation naturelle et d'agamospermie conduit à la formation de microespèces. La structure qui en résulte est un complexe agamique dans lequel les dérivatifs hybrides agamospermes se surimposent aux espèces sexuelles originales. *Crepis occidentalis, Rubus, Taraxacum, Hieracium, Alchemilla, Poa* et *Citrus* en sont des exemples classiques. Les formes agamospermes sont généralement polyploïdes et plus répandues que les espèces diploïdes originales.

Vis-à-vis de la reproduction végétative, l'agamospermie a les avantages de la graine, à savoir ses possibilités de dormance, de résistance et de dispersion. Sur d'autres systèmes, comme l'amphiploïdie qui est très répandue, elle a l'avantage de pouvoir perpétuer un polyploïde impair ou un aneuploïde. Elle peut donc avoir du succès dans des situations ou l'amphiploïdie est inadéquate. Les complexes agamiques ont souvent un caractère agressif et opportuniste; ils sont parmi les plus réussis. Les vieux groupes dont les espèces parentales ont disparues, perdent toutefois la plupart de leurs capacités d'adaptation et finissent par disparaître: l'agamospermie est une impasse de l'évolution (DARLINGTON, 1939).

La reproduction végétative. — Des complexes clonaux dérivant d'hybrides sont connus chez *Opuntia, Stellaria, Potentilla ansenna, Allium, Saxifraga stellaris, Polygonum viviparum, Carda-*

mine bulbifera, Poa, etc. (GRANT, 1971). Leur potentiel évolutionnaire est cependant très limité, plus encore que celui des complexes agamiques chez qui la sexualité intervient parfois.

4b — Les complexes hétérogamiques

L'hybridation entre deux espèces incompatibles conduit parfois à des systèmes génétiques anormaux sous forme de complexes hétérogamiques stables: la polyploïdie impaire permanente et la translocation hétérogamique permanente. Ces deux expressions sont prises dans le sens particulier d'un croisement sexué avec peu — ou pas du tout — de ségrégation homozygote. Ces situations génétiques particulières ont été rencontrées et étudiées principalement dans les deux cas suivants:

— *Oenothera biennis*: chez cette espèce, une hétérozygotie permanente par translocation a été observée (CLELAND, 1936, 1962). Elle conduit à la formation d'un anneau chromosomique lors de la méiose. Les homozygotes, qui devraient apparaître selon les Lois de Mendel, sont absents à cause d'un système balancé de facteurs létaux qui les rend non viables.

— *Rosa canina*: dans ce groupe, une méiose extrêmement curieuse permet le maintien d'une pentaploïdie ($2n = 5x = 35$) avec l'aide d'une importante autofécondation. Lors de la fécondation, il y a union entre 28 chromosomes gamétiques femelles et 7 chromosomes gamétiques mâles. La ségrégation se fera ensuite dans le même sens que la constitution des génomes parentaux: 2 × 7 chrom. + 21 chrom. (GUSTAFSSON & HAKENSSON, 1942; STEBBINS, 1950; GRANT, 1971). Un phénomène similaire a également été observé chez *Leucopogon* (SMITH-WHITE, 1955).

Aussi bien chez *Oenothera* que chez *Rosa*, une certaine variabilité est maintenue par des hybridations entre les microespèces ainsi que par des chromosomes se comportant normalement. Toutefois, sur le plan évolutif, on peut considérer ces deux systèmes comme des impasses.

4c — L'amphiploïdie

Dans les cas de stérilités chromosomiques lors d'hybridations, les chromosomes homologues ne peuvent s'apparier normalement et ne se séparent pas à l'anaphase; si parfois il leur arrive de s'apparier, ils se sépareront avec des déficiences et des duplications. Toutefois, si un dédoublement des chromosomes a lieu, l'hybride devient normal au point de vue méiotique et par conséquent fertile. Le croisement en retour avec les parents devient généralement impossible ou en tout cas stérile. Le tétraploïde est ainsi isolé au point de vue reproductif. Des expériences avec *Primula kewensis* (NEWTON & PELLEW, 1929; UPCOTT, 1939), *Raphanobrassica* (KARPECHENCO, 1927) et *Galeopsis tetrahit* (MÜNTZING, 1932) ont prouvé ce phénomène. On trouvera chez STEBBINS (1950, 1959) de nombreux autres exemples.

Dans le règne végétal, on peut observer un pourcentage élevé de polyploïdie: près de 50% chez les Angiospermes (GRANT, 1963), ou, selon d'autres estimations, 70-80% chez les Monocotyledones et 70% chez les Dicotyledones (AVERETT,1980; GOLDBLATT, 1980; LEWIS, 1980b). Afin de pouvoir estimer l'importance que peut avoir la spéciation par amphiploïdie, il est nécessaire de connaître le taux d'alloploïdie par rapport à celui d'autopolyploïdie. Contrairement à ce que pensaient DARLINGTON (1932) et MÜNTZING (1936), l'alloploïdie semble plus commune et plus répandue que l'autopolyploïdie (GRANT, 1971; URBANSKA, 1976). Dans le règne animal, par contre, le peu de polyploïdes rencontrés semblent être pour la plupart des autopolyploïdes.

L'importance que prend l'alloploïdie chez les végétaux est due à plusieurs facteurs.

a) Il est reconnu que les hybrides sont souvent plus vigoureux que leurs parents tout en étant généralement stériles. L'alloploïdie les rend fertiles tout en maintenant chez eux cette vigueur particulière. Pour cette raison, les polyploïdes semblent être plus répandus que leurs ancêtres diploïdes (STEBBINS, 1950).

b) Les polyploïdes, par la présence de nombreuses duplications, présentent dans leur génotype un effet tampon plus marqué que dans celui des diploïdes.

c) La pérennité et la propagation végétative favorisent la polyploïdie car une durée de vie élevée chez un hybride augmentera mathématiquement les chances d'un doublement chromosomique. Ce phénomène est prouvé par l'observation d'un taux plus élevé de polyploïdie chez les herbes pérennes que chez les annuelles (STEBBINS, 1938).

L'alloploïdie paraît ainsi promue par la combinaison de trois facteurs:

— une spéciation primaire accompagnée de réarrangements chromosomiques;

— de fréquentes hybridations interspécifiques;

— la pérennité chez des organismes possédant des moyens de propagation végétative.

Par ailleurs, le principal mode d'origine de la polyploïdie étant la non-réduction des gamètes suivie de leur union (DEWET, 1980; LEWIS, 1980a), ces chances d'union sont fortement augmentées par l'autogamie. Chez les plantes annuelles, ce dernier facteur peut alors compenser celui de pérennité. D'autres facteurs secondaires semblent entrer en jeu. Il s'agit notamment de facteurs géographiques, climatiques, physiologiques et génétiques (GRANT, 1971).

4d — La spéciation par recombinaison

[Transilience par recombinaison hybridogène]

Le terme de "recombinational speciation", introduit par GRANT (1958), se refère à la formation et à l'établissement d'un nouveau type de recombinaison homozygote, dans la descendance d'un hybride stérile ou semistérile au point de vue chromosomique. Cette recombinaison sera différente de celles, indépendantes, des espèces parentales. L'organisme en résultant est lui-même fertile, de même niveau de ploïdie que les parents, mais il est isolé de ces derniers par une barrière de stérilité chromosomique. Le degré d'isolement de la néo-espèce est directement proportionnel au degré d'interstérilité qu'il existe entre les espèces parentales. L'idée avait été proposée par MÜNTZING (1934), expérimentée par GERRASSIMOVA (1939) sur *Crepis*, discutée par STEBBINS (1945, 1950), puis proposée comme modèle génétique définitif par STEBBINS (1957) et GRANT (1958, 1963)

Au point de vue génétique, ce mode de spéciation se produit à partir de deux espèces qui diffèrent l'une de l'autre par deux translocations réciproques. Dans les différentes recombinaisons possibles en F2, la présence de ces deux translocations en donnera une qui est homologue, fertile et interstérile avec les autres recombinaisons comme avec les parents. Plus grand est le nombre de translocations, plus forte est la barrière de stérilité, et plus grand le nombre de types homozygotes fertiles produit en F2. D'autres types de réarrangements de segments permettent également ce mécanisme, comme par exemple celui de transposition ou de réinversion. Sous l'aspect phénotypique, l'espèce fille hérite d'une nouvelle combinaison de traits physiologiques et morphologiques.

L'un des facteurs qui facilite la spéciation par recombinaison est le croisement consanguin qui favorise et maintient l'homozygotie. Ainsi, avec deux translocations, un type homozygote apparaît avec une fréquence de 0 à 5% en fécondation croisée au hasard, tandis qu'en croisement consanguin, la fréquence sera de 11%. Selon GRANT (1971), ce mode de spéciation est probablement à la base des expériences menées sur *Crepis, Erophila* et *Phaseolus*; elle a été testée et montrée chez *Nicotiana* (SMITH, 1954; SMITH & DALY, 1959), *Elymus* (STEBBINS, 1957) et *Gilia* (GRANT, 1966b).

L'interprétation de ces résultats amène GRANT à dire que la spéciation par recombinaison est un mode de spéciation beaucoup moins commun que l'amphiploïdie (qui représente une voie alternative). En effet, elle permet une fertilité mais non une rupture des barrières responsables de l'insuccès des générations F2, F3, etc. ("hybrid breakdown"). On ne peut toutefois connaître à l'heure actuelle sa fréquence d'apparition. L'un des exemples probables de spéciation par recombinaison naturelle est celui de *Gilia achillaefolia* (GRANT, 1966b). Dans cet exemple, les hybrides obtenus sont peu viables ou presque stériles et ils présentent un appariement chromosomique faible. Cependant vers les générations F8 et F9, certaines lignées donnent (par sélection sur la vigueur) des individus vigoureux et fertiles. Les plantes obtenues sont homozygotes. Ce phénomène serait dû à la fois à la dérive génétique et à la sélection.

4e — La spéciation hybridogène avec barrières externes

L'hybridation de deux espèces peut conduire à la formation de divers types de recombinants qui présentent des caractères morphologiques et physiologiques différents de ceux des parents. Parmi ces différentes combinaisons de caractères, il peut en exister quelques unes qui provoquent un isolement reproductif externe. Ces recombinants, isolés des espèces parentales par des barrières reproductives externes, peuvent s'accroître en nombre et former une population s'ils rencontrent un environnement favorable. Un exemple classique est celui du *Rhododendron intermedium* que le comportement de pollinisation des abeilles et, peut-être, certains facteurs édaphiques isolent des espèces parentales. *Delphinium gypsophilum* (LEWIS & EPLING, 1959), *Penstemon spectabilis* (STRAW, 1955, 1956), *Ophris Murbeckii* (STEBBINS & FERLAN, 1956), *Carex paludivagans* (DRURY, 1956) sont d'autres exemples chez lesquels l'isolement est généralement de type éthologique et écologique. Le croisement assorti que nous avons vu plus haut à propos de la spéciation sympatrique, peut jouer, dans ce cas également, un rôle important. STRAW (1955) a montré que les recombinaisons génétiques sélectionnées par ce phénomène sont davantage responsables des différents types de fleurs que les mutations.

Les spéciations par recombinaison et par formation de barrières externes donnent naissance à des complexes homogamiques (GRANT, 1953). Dans ces complexes, les populations sont de même niveau de ploïdie que les espèces parentales et elles sont sexuelles avec un cycle chromosomique normal à la méiose. Ces complexes possèdent par conséquent un système d'évolution ouvert, contrairement aux autres types de complexes hybrides. Dans ce système, l'hybridation peut se poursuivre indéfiniment sans pour autant réduire les capacités évolutives du groupe.

Chez les plantes, l'évolution ne se produit donc pas exclusivement selon des lignes divergentes comme c'est le cas chez les animaux, mais souvent selon une succession de complexes hybrides. Ces hybridations sporadiques semblent être la cause du réseau phylogénétique réticulé que l'on observe dans le règne végétal.

5 — La spéciation réductive et la spéciation phylétique

Les modes de spéciation que nous avons considérés dans ce travail représentent, d'un point de vue évolutionniste, une "spéciation additive". Ce type de spéciation multiplie le nombre des espèces et augmente la diversité des organismes vivants. La représentation graphique de cette spéciation sera un arbre phylogénétique dichotomique et réticulé. Certains évolutionnistes se sont toutefois également interrogés sur la possibilité d'une "spéciation réductive", en entendant par là un processus au cours duquel deux espèces fusionnent et donnent ainsi naissance à une nouvelle espèce (avec disparition des deux premières). Ce processus semble très improbable et son étude reste problématique (MAYR, 1963; WILEY, 1981).

MAYR (1963) a également mis en évidence le processus de "spéciation phylétique", c'est à dire la transformation dans le temps d'une espèce en une autre, ou, en d'autres termes, la production séquentielle d'espèces à l'intérieur d'une lignée évolutive unique. Cette notion est diamètralement opposée à celle d'espèce évolutionnaire et doit être rejetée selon WILEY (1981): l'espèce phylétique est une pratique arbitraire et la spéciation phylétique n'a jamais été démontrée de façon satisfaisante.

Conclusion

Nous avons tenté de présenter les divers modes de spéciation simultanément en fonction de deux points de vue différents: l'un, classique, est fondé sur la situation géographique (allopatrie, parapatrie, sympatrie) et l'autre, plus moderne, sur la génétique. Les classifications basées sur des considérations géographiques traitent en bloc différents processus génétiques et en séparent d'autres qui ne sont que différentes facettes du même processus. En ce sens, elles se révèlent imprécises et inadéquates. Les classifications génétiques, par contre, demandent une connaissance approfondie du génome des taxa étudiés. Pour cette raison, les recherches n'en sont qu'à leurs débuts et seuls quelques groupes ont été étudiés. Pour le biosystématicien, elles se révèlent d'un abord difficile.

Les nombreuses recherches récentes qui ont été faites sur la spéciation, grâce à l'apport des connaissances en génétique classique et en génétique des populations tendent à ébranler la plupart des idées classiques sur la formation d'une nouvelle espèce. Alors que MAYR (1982) persiste à considérer la spéciation allopatrique comme le mode universel, du moins chez les animaux, la plupart des auteurs modernes accordent une importance grandissante aux autres modes. Chez les plantes, il semble indéniable que la spéciation par hybridation (principalement par amphiploïdie et recombinaison) soit un mode très répandu sinon le plus important (GRANT, 1971; TEMPLETON, 1981).

On a souvent conclu, par ailleurs, que l'évolution caryotypique est l'aspect le plus important de la spéciation (WHITE, 1978) ou que le niveau de divergence génétique correspond au niveau de statut taxonomique. Aucun critère ne semble cependant pouvoir être utilisé de façon absolue: nous avons vu que la formation d'une nouvelle espèce pouvait être liée à des changements caryotypiques, à des changements morphologiques ou à des glissements vers de nouvelles niches, de nouveaux habitats. Mais elle peut également ne pas y être liée. De même, elle peut avoir lieu en l'absence ou en présence de flux de gènes, être corrélée à une divergence évolutive ou pas, être liée à un isolement géographique ou pas. Enfin, l'isolement reproductif en est la cause ou au contraire la conséquence; il peut survenir abruptement ou progressivement comme sous-produit, ou encore s'établir secondairement après un contact entre les néo-espèces. Il n'y a pas de modèle commun universel de spéciation, mais de nombreux modes qui résultent du jeu de différents facteurs: la combinaison de quelques uns d'entre eux, en liaison avec la biologie de la reproduction des taxa, provoquera parfois un processus de spéciation.

C'est précisément parce qu'aucune règle générale ne peut être tirée et parce que la formation d'un nouvelle espèce peut résulter de différents modes (aux conséquences diverses sur la morphologie de la néo-espèce), que l'étude et la connaissance du phénomène de la spéciation nous paraît capitale.

— Certains des mécanismes exposés restent encore très hypothétiques et la fréquence de la plupart d'entre eux n'est guère connue. Néanmoins, aucun de ces modes ne nous paraît négligeable: l'étude détaillée de la spéciation n'a été faite que sur quelques groupes privilégiés et n'est, de ce fait, qu'un maigre reflet de l'ensemble du règne végétal. Elle fournit par contre un outil important et précieux pour de futures recherches.

— La connaissance des différents modes de spéciation permet déjà d'interpréter, selon GRANT (1971), les différents types taxonomiques relevés plus haut.

  — Le type *Ceanothus* est le reflet d'une divergence graduelle en relation avec des conditions écologiques séculaires. Il y a eu formation successive de races, de sous-espèces, d'espèces, etc. L'hybridation doit souvent être considérée comme une inversion de la divergence primaire.

  — Le type *Aquilegia* est également considéré par GRANT comme étant le produit d'une spéciation par divergence graduelle, mais principalement en liaison avec les agents de pollinisation. A notre avis, la spéciation sympatrique ainsi que l'effet Wallace peuvent avoir joué un rôle important dans ce type.

  — Le type *Geum* est dû à une spéciation divergente précédée par une période de spéciation par réarrangements chromosomiques. C'est ce qui explique la stérilité des hybrides entre les différents groupes d'espèces. Durant cette première période, les genres ont peut être joué un rôle de pionnier comparable à celui des plantes annuelles dans les communautés récentes.

  — Le type *Madia* est vraisemblablement produit en grande partie par l'effet Wallace qui renforce l'isolement reproductif atteint soit par spéciation primaire, soit par spéciation hybridogène.

  — Enfin, le type *Gilia inconspicua* peut être attribué à l'amphiploïdie et à la spéciation par recombinaison. Cela explique la proximité morphologique des espèces (nombreuses espèces-sœurs) et leur isolement reproductif bien marqué.

— L'origine des catégories taxonomiques supérieures à l'espèce relève de processus qui, selon MAYR (1942, 1982), pourraient n'être rien d'autre qu'une extrapolation de la spéciation. Bien des chercheurs confondent d'ailleurs volontiers "spéciation" et "macroévolution". Selon STEBBINS (1972), il convient d'étudier la macroévolution, non en prêtant attention aux phénotypes relictuels considérés comme primitifs, mais en étudiant les différences qui existent entre des formes récentes, clairement liées. Il s'agit toutefois d'étudier des différences analogues à celles qui existent entre les groupes taxonomiques supérieurs: les processus qui ont opérés dans le passé sont les mêmes que ceux qui opèrent aujourd'hui, mais ils portent sur des phénotypes différents. Le débat reste ouvert à ce sujet, mais quoiqu'il en soit, la compréhension des phénomènes de macroévolution repose sur une connaissance critique des mécanismes de la spéciation. Nous avons par exemple vu que le réseau phylogénétique réticulé s'explique par la présence de processus de spéciation hybridogène.

— L'espèce est le résultat des mécanismes impliqués dans la spéciation. Elle prend, en relation avec les multiples modes de spéciation et en l'absence de critères absolus, une dimension toute mouvante et variable. Lors d'études biosystématiques, les populations sont toujours considérées à un moment précis de leur histoire, c'est à dire qu'elles en sont à un point défini de l'un des processus de spéciation. En ce sens, le statut taxonomique des populations considérées relève généralement d'une décision plus ou moins arbitraire et subjective, à laquelle néanmoins une connaissance critique du processus de spéciation impliqué donne une réelle dimension.

GLOSSAIRE

Adaptive divergence: voir sous divergence adaptative.

Agamospermie (agamospermy): ensemble des phénomènes sexuels aboutissant à une reproduction en apparence sexuelle sans qu'il y ait cependant de fécondation effective. Elle inclut la parthenogenèse, la pseudogamie, la diplosporie, l'apospore. D'un point de vue génétique, c'est l'équivalent d'une reproduction végétative; sur le plan phylogénétique, elle implique la dégénérescence des processus sexuels. Cas particulier de l'apomixie.

Allèle (allele): expression d'un gène à un locus déterminé.

Alloparapatric speciation: voir sous spéciation alloparapatrique.

Allopatric speciation: voir sous spéciation allopatrique.

Allopatrie (allopatry): le cas de deux taxons dont les aires de répartition ne se recoupent pas.

Alloploid speciation: voir sous spéciation alloploïde.

Apomixie (apomixy): formation d'une descendance sans qu'il y ait de fécondation entre deux cellules sexuelles. Elle peut avoir lieu par reproduction végétative ou par agamospermie.

Area effect: voir sous effet mosaique.

Area effect speciation: voir sous spéciation en mosaïque.

Assortative mating: voir sous croisement assorti.

Cascading speciation: voir sous spéciation en cascade.

Centrifugal speciation: voir sous spéciation centrifuge.

Clinal speciation: voir sous spéciation clinale.

Cline (cline): variation phénotypique graduelle dans un taxon pour un ou plusieurs caractères, le long d'un gradient géographique ou écologique.

Dérive méiotique (meiotic drive): altération de la méiose, modifiant la fréquence d'apparition de différents types de gamètes produits par un hétérozygote. Il y a ségrégation non-mendelienne des chromosomes.

Croisement assorti (assortative mating): tendance des individus génétiquement identiques à se croiser préférentiellement entre eux. Elle est liée à une constance de choix chez les pollinisateurs (insectes, colibris...).

Dème (deme: GILMOUR & HESLOP-HARRISON, 1954): suffixe désignant un groupe d'individus d'un taxon spécifique. Ce terme ne devrait pas être employé seul; il doit en effet être précisé par un préfixe (écodème, gamodème, etc.). Il ne fait pas entrer l'idée de population.

Déplacement sélectif (selective replacement): tendance des nouvelles formes, races ou espèces, formées au sein d'une population, à glisser vers une autre niche écologique que celle de la population parentale, pour des raisons de compétition.

Dérive génétique (genetic drift): dans une population, changement de la fréquence des allèles sous le seul fait du hasard des recombinaisons et non pas de la sélection, de la mutation ou de l'immigration des gènes.

Disruptive selection: voir sous sélection discontinue.

Divergence (divergence): au sens strict, selon TEMPLETON (1980 & 1981), évolution continue, due principalement à l'action de la sélection naturelle; ce terme est à opposer à celui de transilience.

Divergence adaptative (adaptive divergence: TEMPLETON, 1980 & 1981): cas particulier de la divergence; microévolution indépendante entre deux ou plusieurs populations à la suite de l'établissement de barrières extrinsèques à la biologie des populations (par exemple une barrière géographique). A distinguer de la divergence clinale et de la divergence d'habitat.

Divergence clinale (clinal divergence: TEMPLETON, 1980 & 1981): cas particulier de la divergence; microévolution continue par sélection le long d'un cline et par isolement grâce à la distance. A distinguer de la divergence adaptative et de la divergence d'habitat.

Divergence d'habitat (habitat divergence: TEMPLETON, 1980 & 1981): cas particulier de la divergence; microévolution continue sur des habitats multiples, sans isolement par la distance. A distinguer de la divergence adaptative et de la divergence clinale.

Effet mosaïque (area effect): existence d'aires dans lesquelles la composition génétique de la population est différente de celle des aires contiguës.

Effet position (pattern effect ou position effect: GOLDSCHMIDT, 1940): différence d'expression phénotypique d'un gène, causée par un changement de sa position spatiale relativement aux autres gènes du chromosome.

Effet Wallace (Wallace effect: GRANT, 1966a) = renforcement de l'isolement (BLAIR, 1955) = déplacement des caractères de reproduction (BROWN & WILSON, 1956): effet stipulant qu'entre deux populations sympatriques, les individus produisant des hybrides non viables ou stériles contribuent moins aux générations futures que les individus qui ne s'hybrident pas.

Épigénétique (epigenetic): se référant à l'interaction des facteurs génétiques durant le processus de développement.

Épistasie (epistasy): effet d'interaction entre deux gènes en ce sens que l'effet global comporte, en plus de la somme de leurs effets individuels, un effet d'interaction.

Espèce biologique (biological species): système de populations effectivement ou potentiellement interfécondables et possédant, vis-à-vis d'autres systèmes semblables, un ou des mécanismes d'isolement reproductif. Concept de l'espèce basé sur le critère d'isolement reproductif.

Espèce évolutionnaire (evolutionary species) = espèce génétique: séquence ancêtre-descendant de populations interfécondées, évoluant indépendamment d'autres lignées, avec ses propres tendances et rôles évolutifs séparés et unitaires.

Espèce génétique (genetic species): voir sous espèce évolutionnaire.

Espèce naissante (incipient species): concept supposant la dérivation continue de race en sous-espèce, de sous-espèce en espèce.

Espèces sœurs (sibling species): espèces identiques, ou qu'on ne peut distinguer virtuellement d'un point de vue morphologique, mais distinctes et isolées d'un point de vue reproductif.

Flux de gènes (genetic flow): échanges de facteurs génétiques entre des populations, dues à la dispersion des gamètes ou des zygotes.

Founder principle: voir sous principe des fondateurs.

Genetic drift: voir sous dérive génétique.

Genetic flow: voir sous flux de gènes.

Genetic revolution: voir sous révolution génétique.

Geographic speciation: voir sous spéciation géographique.

Habitat divergence speciation: voir sous spéciation par divergence d'habitat.

Homéostasie (homeostasy): tendance des organismes vivants à stabiliser leurs diverses constantes physiologiques.

Hybridation (hybridization): croisement entre des individus appartenant à des populations qui ont des normes adaptatives différentes et qui sont séparées par des isolements reproductifs ou écologiques partiels.

Hybrid speciation: voir sous spéciation hybridogène.

Hybrid speciation with external barriers: voir sous spéciation avec barrières externes.

Incipient species: voir sous espèce naissante.

Introgression (introgression): incorporation de gènes d'une espèce dans le pool génétique d'une autre espèce, à la suite d'une série de croisements et de croisements en retour.

Isolat périphérique (peripheric isolate): population isolée au-delà ou à la périphérie de l'aire de répartition d'une espèce.

Isolement reproductif (reproductive isolation): restriction ou blocage des échanges génétiques par des différences contrôlées dans les habitudes de reproductions et dans les relations de fertilités des individus appartenant à différents systèmes de populations.

Meiotic drive: voir sous dérive meiotique.

Micro-espèce (microspecies): populations uniformes dans les groupes de plantes à prédominance uniparentale (clonales, agamospermes, autogames ou hétérozygotes par translocation permanente), mais qui diffèrent légèrement l'une de l'autre d'un point de vue morphologique.

Modificateur (modifier): gène affectant l'expression phénotypique de gènes d'autres loci.

Mutation systémique (systemic mutation): postulée par GOLDSCHMIDT (1940) cette mutation réorganiserait fondamentalement le matériel chromosomique et permettrait l'origine d'un nouveau type d'organisme.

M-V linkage (GRANT, 1967): soit morphology-viability linkage; linkage entre des gènes déterminant des caractères morphologiques et des gènes de viabilité. Le résultat sera une ségrégation monofactorielle.

Parapatric speciation: voir sous spéciation parapatrique.

Parapatrie (parapatry): le cas de deux taxons dont les aires de répartition sont contiguës.

Pattern effect: voir sous effet position.

Peripatric speciation: voir sous spéciation péripatrique.

Peripheric isolate: voir sous isolat périphérique.

Pléiotropie (pleiotropy): capacité pour un gène d'affecter plusieurs caractères, c'est à dire plusieurs aspects du phénotype.

Pool génétique (genetic pool): totalité des gènes pour une population donnée, à un moment donné.

Position effect: voir sous effet position.

Primary speciation: voir sous spéciation primaire.

Principe des fondateurs (founder principle): principe selon lequel les individus fondateurs d'une colonie ne transportent qu'une fraction réduite de la variabilité génétique de la population parentale.

Quantum speciation: voir sous spéciation quantique.

Recombinational speciation: voir sous spéciation par recombinaison.

Reductive speciation: voir sous spéciation réductive.

Révolution génétique (genetic revolution: MAYR, 1954): réorganisation génétique totale facilitant l'acquisition d'innovations morphologiques et survenant à la suite d'une perte de cohésion du génotype. Cette perte de cohésion peut survenir dans un isolat périphérique.

Saltational speciation: voir sous spéciation par saut.

Sélection discontinue (disruptive selection): dans un environnement hétérogène, sélection par un ajustement séparatif des génotypes en fonction des diverses facettes de l'habitat.

Selective replacement: voir sous déplacement sélectif.

Semi-geographic speciation: voir sous spéciation semi-géographique.

Sibling species: voir sous espèces sœurs.

Spéciation (speciation): formation d'une nouvelle espèce ou, plus précisément, acquisition d'un isolement reproductif dans une population ou un groupe de populations.

Spéciation alloparapatrique (alloparapatric speciation: ENDLER, 1973): formation d'une nouvelle espèce par une première phase de différenciation en situation allopatrique, suivie d'une différenciation en situation parapatrique, après un contact secondaire.

Spéciation allopatrique (allopatric speciation): synonyme de spéciation géographique.

Spéciation alloploïde (alloploid speciation): formation d'une nouvelle espèce par la multiplication des garnitures chromosomiques d'un hybride stérile (alloploïde).

Spéciation avec barrières externes: spéciation hybridogène par la formation et l'établissement de types recombinants présentant des caractéristiques morphologiques et physiologiques différentes de celles des parents, et isolés de ces derniers par des barrières reproductives externes.

Spéciation en cascade (cascading speciation: SLATKIN, 1974): formation d'une nouvelle espèce par le processus d'accumulation de petites différences génétiques. Ces dernières ont lieu grâce à la combinaison de trois phénomènes: effet de retard entre l'apparition et la fixation d'un allèle favorisé, colonisation, extinction de populations locales.

Spéciation centrifuge (centrifugal speciation: BROWN, 1957): spéciation dans le centre de l'aire d'une espèce à la suite d'expansions successives de cette espèce dans les aires périphériques, en alternance avec des contractions dans des refuges centraux.

Spéciation clinale (clinal speciation: WHITE, 1978): formation d'une nouvelle espèce à partir de la variation de type clinal, par l'accumulation de modificateurs. Ces derniers approfondissent les marches du cline jusqu'à ce qu'une discontinuité et un isolement reproductif soient atteints.

Spéciation par divergence d'habitat (habitat divergence speciation: TEMPLETON, 1980): terme équivalent à celui de spéciation sympatrique.

Spéciation géographique (geographic speciation): acquisition, dans une population, de mécanisme(s) d'isolement reproductif vis à vis de l'espèce parentale durant une période d'isolement géographique.

Spéciation hybridogène (hybrid speciation): formation d'une nouvelle espèce directement à partir d'un hybride naturel.

Spéciation mosaïque (expression que nous introduisons ici en traduction de l'expression anglaise de "area effect speciation" de WHITE (1978)): formation d'une nouvelle espèce par une différenciation progressive à partir de l'effet mosaïque, par accumulation de modificateurs jusqu'à l'établissement d'un isolement reproductif.

Spéciation parapatrique (parapatric speciation: MURRAY, 1972): formation d'une nouvelle espèce dans une population spatialement contiguë, en l'absence de grands changements caryotypiques. Cette spéciation englobe deux modes: la spéciation clinale et la spéciation mosaïque (voir sous ces termes). Terme équivalent à celui de spéciation semi-géographique.

Spéciation péripatrique (peripatric speciation: MAYR, 1982): formation d'une nouvelle espèce dans un isolat périphérique par le phénomène du principe des fondateurs et de la révolution génétique.

Spéciation primaire (primary speciation: GRANT, 1971): formation d'une nouvelle espèce par le processus de divergence (au sens large) évolutionnaire, en excluant les phénomènes de spéciation hybridogène et de l'effet Wallace.

Spéciation quantique (quantum speciation: GRANT, 1963): formation rapide et radicale de nouvelles espèces par bourgeonnement, c'est à dire à partir d'un isolat périphérique. Englobe les notions de principe des fondateurs, de révolution génétique, de spéciation péripatrique, de spéciation en cascade et de spéciation par saut (voir sous ces termes).

Spéciation par recombinaison (recombinational speciation: STEBBINS, 1957): spéciation hybridogène par la formation et l'établissement d'un nouveau type de recombinaison homozygote fertile, dans la descendance d'un hybride stérile ou semi-stérile au point de vue chromosomique.

Spéciation réductive (reductive speciation): processus de formation d'une nouvelle espèce par la fusion de deux espèces.

Spéciation par saut (saltational speciation: LEWIS, 1966): formation d'une nouvelle espèce par une rapide réorganisation chromosomique qui fait suite à une sélection catastrophique, due à un changement brutal de l'environnement.

Spéciation semi-géographique (semi-geographic speciation): spéciation par la division d'une espèce en deux, de part et d'autre d'une ligne de fort contraste écologique et d'intergradation secondaire.

Spéciation stasipatrique (stasipatric speciation: WHITE, 1968): formation d'une nouvelle espèce par des réarrangements chromosomiques qui donneront des homozygotes mieux adaptés que l'espèce parentale et qui se répandront peu à peu à partir de leur lieu d'apparition.

Spéciation sympatrique (sympatric speciation): formation d'une nouvelle espèce par une divergence évolutionnaire primaire, se manifestant au sein d'une population locale, polymorphe et allogame c'est à dire sans qu'il y ait d'isolement géographique.

Spéciation vicariante (vicariant speciation): synonyme de spéciation géographique: voir sous ce terme.

Stasipatric speciation: voir sous spéciation stasipatrique.

Stochastique: qui est le fruit du hasard.

Sympatric speciation: voir sous spéciation sympatrique.

Sympatrie (sympatry): le cas de deux taxons dont les aires de répartition sont en partie communes.

Syngaméon (syngameon): somme totale des espèces ou sous-espèces liées par de fréquentes ou d'occasionnelles hybridations en nature.

Système génétique clos (= système génétique monomorphique): système génétique dont les différents éléments sont liés et ne subissent pas de ségrégation compétitive.

Systemic mutation: voir sous mutation systémique.

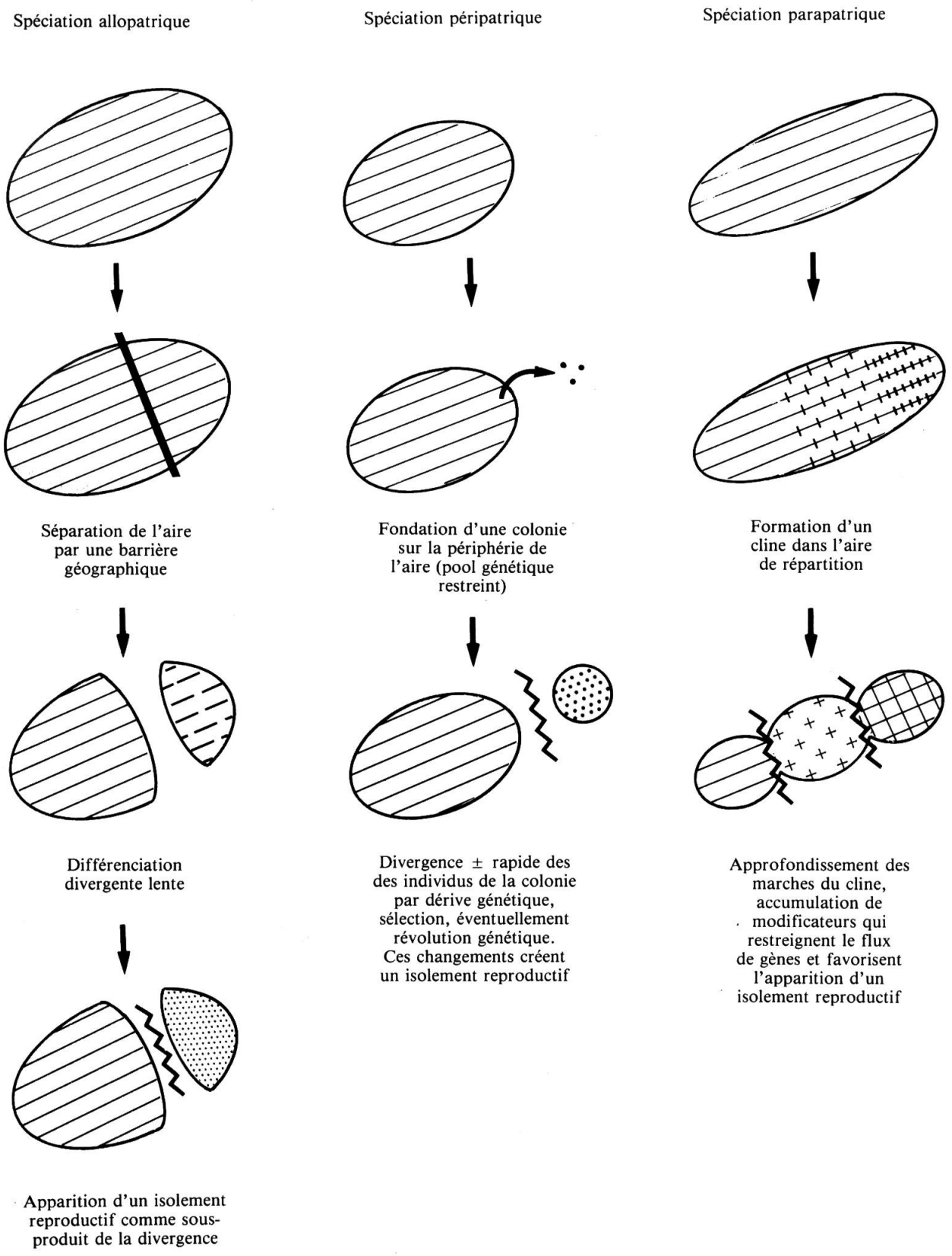
Transilience (transilience: TEMPLETON, 1980 & 1981): évolution discontinue due à d'autres forces que celles de la sélection naturelle, c'est à dire qu'elle a lieu en dépit de la sélection naturelle. Elle est caractérisée par une extrême instabilité des états intermédiaires.

Vicariant speciation: voir sous spéciation vicariante.

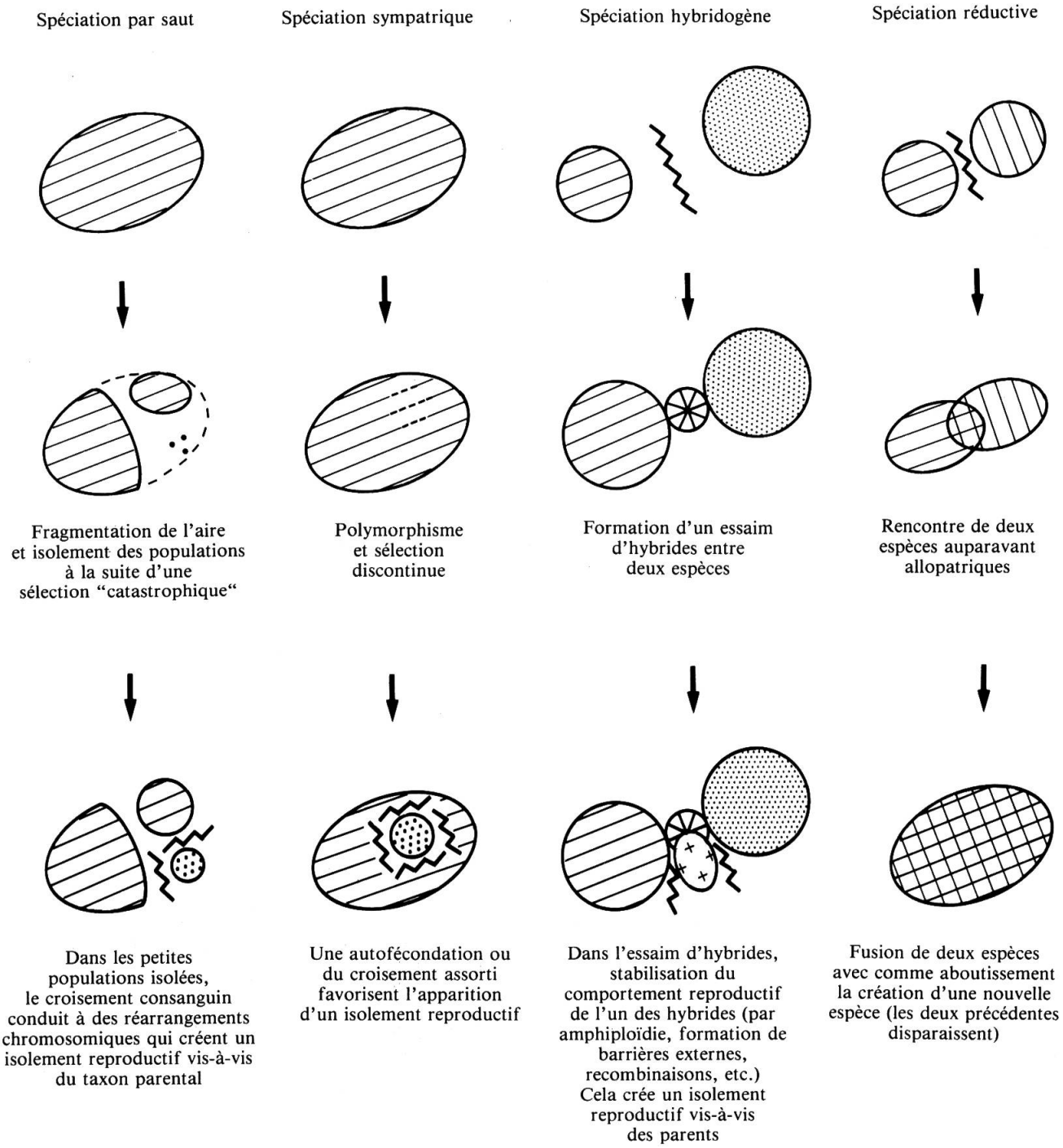
Wallace effect: voir sous effet Wallace.

MAYR (1942)	*GRANT (1971)*	*ENDLER (1977)*	*WHITE (1977)*	*WILEY (1981)*	*TEMPLETON (1981)*
	PRIMAIRE				
géographique	géographique	allopatrique par subdivision allopatrique par fondation	allopatrique stricte ..... allopatrique par fondation	vicariante ..... isolat périphérique modèle 3: organismes unisexués	divergence adaptative transilience génétique
			extinction de races intermédiaires		
	quantique	alloparapatrique	.....	alloparapatrique	
semi-géographique		parapatrique	clinale ..... en mosaïque	parapatrique	divergence clinale
	quantique par réarrangement chromosomiques		stasipatrique ..... par saut	stasipatrique	transilience chromosomique
sympatrique	sympatrique	sympatrique	sympatrique	sympatrique	divergence d'habitat
	HYBRIDOGÈNE				
	par recombinaison				recombinaison des hybrides
	par amphiploïdie		par polyploïdie		par maintien des hybrides
	avec formation de barrières externes				
	par polyploïdie impaire permanente				
	par hétérozygotie par translocation permanente				
	par agamospermie				
accent porté sur l'analyse des aires de répartition	accent porté sur l'hybridation	aspect géographique, accent porté sur l'analyse de la parapatrie	aspect génétique	aspect évolutionnaire et géographique	aspect génétique des populations

Annexe 1. — Tableau comparatif des modes de spéciation. Les termes (à peu près) équivalents sont reliés par des points.



Annexe 2. — Origine d'une nouvelle espèce selon les principaux modes de spéciation.


Spéciation par saut
Spéciation sympatrique
Spéciation hybridogène
Spéciation réductive
Fragmentation de l'aire et isolement des populations à la suite d'une sélection "catastrophique"
Polymorphisme et sélection discontinue
Formation d'un essaim d'hybrides entre deux espèces
Rencontre de deux espèces auparavant allopatriques
Dans les petites populations isolées, le croisement consanguin conduit à des réarrangements chromosomiques qui créent un isolement reproductif vis-à-vis du taxon parental
Une autofécondation ou du croisement assorti favorisent l'apparition d'un isolement reproductif
Dans l'essaim d'hybrides, stabilisation du comportement reproductif de l'un des hybrides (par amphiploïdie, formation de barrières externes, recombinaisons, etc.) Cela crée un isolement reproductif vis-à-vis des parents
Fusion de deux espèces avec comme aboutissement la création d'une nouvelle espèce (les deux précédentes disparaissent)

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement Mlle M. Caseneuve de sa précieuse collaboration dans la réalisation des figures.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADAMS, R. P. (1975). Gene flow versus selection pressure and ancestral differentiation in the composition of species: Analysis of populational variation of Juniperus ashei Buch. using terpenoid data. *J. Mol. Evol.*: 5 177-185.

ALTUKHOV, Y. P. (1982). Biochemical Population Genetics and Speciation. *Evolution* 36: 1168-1179.

ANDERSON, E. (1949). *Introgressive hybridization*. Hafner, New York & London.

ANDERSON, E. & G. L. STEBBINS (1954). Hybridization as an evolutionary stimulus. *Evolution* 8: 378-388.

ANTONOVICS, J. (1968). Evolution in closely adjacent plant populations. V. Evolution of self-fertility. *Heredity* 23: 219-238.

ANTONOVICS, J., A. D. BRADSHAW & P. G. TURNER (1971). Heavy metal tolerance in plants. *Advances Ecol. Res.* 7: 1-85.

ATCHLEY, W. R. & D. S. WOODRUFF (1981). *Evolution and Speciation*. Cambridge University Press, Cambridge. 436 pp.

AVERETT, J. E. (1980). Polyploidy in Plant Taxa: Summary. *In*: LEWIS, W. H. (ed.), *Polyploidy: Biological Relevance* p. 103-144. Plenum Press, New York & London.

AYALA, F. J. (1975). Genetic differentiation during the speciation process. *Evol. Biol.* 8: 1-78.

BAKER, H. G. (1952). The ecospecies. Prelude to discussion. *Evolution* 6: 61-69.

BAKER, H. G. (1959). Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. *Cold Spring Harber Symp. Quant. Biol.* 24: 177-191.

BARTON, N. H. (1980). The hybrid sink effect. *Heredity* 44: 277-278.

BARTON, N. H. & G. M. HEWITT (1981). Hybrid zones and speciation. *In*: ATCHLEY, W. R. & D. S. WOODRUFF (eds.), *Evolution and Speciation* p. 109-145, Cambridge University Press, Cambridge.

BEAUDRY, J. R. (1960). The species concept: its evolution and present status. *Rev. Canad. Biol.* 19: 219-240.

BESSEY, C. E. (1908). The taxonomic aspect of the species question. *Amer. Naturalist* 42: 218-224.

BLAIR, W. F. (1955). Mating call and stage of speciation in the Microhyla olivacea — M. caroliensis complex. *Evolution* 9: 469-480.

BÖCHER, W. (1967). Continuous variation and taxonomy. *Taxon* 16: 255-258.

BRADSHAW, A. D. (1959). Population differentiation in Agrostis tenuis Sibth. I. Morphological differentiation. *New Phytol.* 58: 208-227.

BRADSHAW, A. D. (1972). Some of the evolutionary consequences of being a plant. *Evol. Biol.* 5: 25-44.

BROWN, W. L. (1957). Centrifugal speciation. *Quart. Rev. Biol.* 32: 247-277.

BROWN, W. L. & E. O. WILSON (1956). Character displacement. *Syst. Zool.* 13: 73-79.

BURMA, B. H. (1949). The species concept: a semantic review. *Evolution* 3: 369-370.

BURMA, B. H. (1954). Reality, existence, and classification: a discussion of the species problem. *Madroño* 12 (7): 193-209.

BUSH, G. L. (1975). Modes of animal speciation. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 6: 339-361.

BUSH, G. L. (1981). Stasipatric speciation and rapid evolution in animals. *In*: ATCHLEY, W. R. & D. S. WOODRUFF (eds.), *Evolution and Speciation* p. 201-218, Cambridge University Press, Cambridge.

CAIN, A. J. (1953). Geography, ecology and coexistence in relation to the biological definition of the species. *Evolution* 7: 76-83.

CAIN, A. J. & J. D. CURREY (1963). The causes of area effects. *Heredity* 18: 467-471.

CARDONA, M. A. & J. CONTANDRIOPOULOS (1979). Endemism and Evolution in the Islands of the Western Mediterranean. *In*: BRAMWELL, D. (ed.), *Plants and Islands*, p. 133-169. Academic Press, London.

CARSON, H. L. (1967). The Population Flush and Its Genetic Consequences. *In*: LEWONTIN, R. C. (ed.), *Population and Evolution* p. 123-137. Syracuse University Press, Syracuse, New York.

CARSON, H. L. (1971). Speciation and the founder principle. *Stadler Genet. Symp.* 3: 51-70.

CARSON, H. L. (1975). The genetics of speciation at the diploid level. *Amer. Naturalist* 109: 83-92.

CLARKE, B. (1966). The evolution of morph-ratio clines. *Amer. Naturalist* 100: 389-402.

CLAUSEN, J., D. D. KECK & W. M. HIESEY (1939). The concept of the species based on experiment. *Amer. J. Bot.* 26: 103-106.

CLELAND, R. E. (1936). Some aspects of the cyto-genetics of Oenothera. *Bot. Rev., Lancaster* 2: 316-348.

CLELAND, R. E. (1962). The cytogenetics of Oenothera. *Advances Genet.* 11: 147-237.

CONTANDRIOPOULOS, J. & C. FAVARGER (1974). Problèmes posés par l'endémisme en Méditerranée. *In*: *La flore du bassin Méditerranéen, essai de systématique synthétique* p. 174-194. Coll. int. C.N.R.S. no 235.

DARLINGTON, C. D. (1932). *Recent advances in cytology*. Churchill, London.

DARLINGTON, C. D. (1939). *Evolution of genetics systems*. Cambridge University press, Cambridge.

DARLINGTON, C. D. (1940). Taxonomic species and genetic systems. *In*: HUXLEY, J. (ed.), *The new systematics* p. 137-160. Oxford University Press, Oxford.

DAVIDSON, J. F. (1954). A dephlogisticated species problem. *Madroño* 12: 246-254.

DAY, A. (1965). The evolution of a pair of sibling allotetraploid species of Cobwebby Gilias (Polemoniaceae). *Aliso* 6: 25-75.

DEWET, J. M. H. (1980). Origins of polyploids. *In*: LEWIS, W. H. (ed.), *Polyploidy: biological relevance* p. 3-16. Plenum Press, New-York & London.

DICKINSON, H. & J. ANTONOVICS (1973). Theorical considerations of sympatric divergence. *Amer. Naturalist* 107: 256-274.

DOBZHANSKY, T. (1937). Genetic nature of species differences. *Amer. Naturalist* 71: 404-420.

DOBZHANSKY, T. (1970). *Genetics of the evolutionary process*. Columbia University Press, New York. 505 pp.

DOBZHANSKY, T., F. J. AYALA, G. L. STEBBINS & J. W. VALENTINE (1977). *Evolution*. Freeman & Co., San Francisco, 572 pp.

DOBZHANSKY, T. & O. PAVLOWSKY (1957). An Experimental Study of Interactions Between Genetic Drift and Natural Selection. *Evolution* 11: 311-319.

DOYEN, J. T. & C. N. SLOBODCHIKOFF (1974). An operational approach to species classification. *Syst. Zool.* 23 (2): 239-247.

DRONAMANRAJU, K. R. (1960). Selective visits of butterflies to flowers : a possible factor in sympatric speciation. *Nature* 186: 178.

DRURY, W. H. (1956).The ecology of the natural origin of a species of Carex by hybridization. *Rhodora* 58: 51-72.

DU RIETZ, G. E. (1930). The fundamental units of biological taxonomy. *Svensk. Bot. Tidskr.* 24:333-428.

EHRENDORFER, F. (1968). Geographical and Ecological Aspects of Infraspecific Differentiation. *In*: HEYWOOD, V. H. (ed.), *Modern Method in Plant Taxonomy* p. 261-296. Cowell, Ipswich.

EHRLICH, P. R. & P. H. RAVEN (1969). Differentiation of populations. *Science* 165: 1228-1232.

ENDLER, J. A. (1973). Gene flow and population differentiation. *Science* 179: 243-250.

ENDLER, J. A. (1977). *Geographic Variation, Speciation and Clines*. Princeton University Press, Princeton, 246 pp.

ENGLER, A. (1916). *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hochgebirgsfloren*. Königl. Akademie der Wissenschaften, Berlin.

FAVARGER, C. & J. CONTANDRIOPOULOS (1961). Essai sur l'endémisme. *Bull. Soc. Bot. Suisse* 71: 384-408.

FISCHER, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford.

FLAVELL, R. (1982). Sequence amplification, deletion and rearrangement: major sources of variation during species divergence. *In*: DOVER, G. A. & R. B. FLAVELL (eds.), Genome evolution p. 301-324. *Systematics association, special volume 20*.

FORD, E. B. (1955). Rapid evolution and the conditions which make it possible. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20: 230-238.

FORD, E. B. (1964). *Ecological genetics*. Methuen & Co., London, 335 pp.

FUTUYMA, D. J. (1983). Speciation. *Science* 219: 1050-1060.

GERASSIMOVA, H. (1939). Chromosome alterations as a factor of divergence of forms. I. New experimentally produced strains of C. tectorum which are physiologically isolated from the original forms owing to reciprocal translocation. *Compt. Rend. Acad. Sci. URSS* 25: 148-154.

GILMOUR, J. S. L. (1940). Taxonomy and philosophy. *In*: HUXLEY, J. (ed.), *The new systematics*, Oxford University Press, London.

GILMOUR, J. S. L. & J. W. GREGOR (1939). Demes: a suggested new terminology. *Nature* 144: 333-334.

GILMOUR, J. S. L. & J. HESLOP-HARRISON (1954). The deme terminology and the units of micro-evolutionary change. *Genetica* 27:147-161.

GLASS, B. (1954). Genetic changes in human populations, especially those due to gene flow and genetic drift. *Advances Genet.* 6: 95-139.

GOLDBLATT, P. (1980). Polyploidy in Angiosperm: Monocotyledons. *In*: LEWIS, W. H. (ed.), *Polyploidy: biological relevance* p. 241-269. Plenum Press, New-York & London.

GOLDSCHMIDT, R. B. (1940). *The material basis of evolution*. Yale University Press, New Haven.

GOTTLIEB, L. D. (1973). Genetic differentiation, sympatric speciation, and the origin of a diploid species of Stephanomeria. *Amer. J. Bot.* 60: 545-553.

GOTTLIEB, L. D. (1974). Genetic confirmation of the origin of Clarkia lingulata. *Evolution* 28: 244-250.

GOULD, S. J. & R. F. JOHNSTON (1972). Geographic variation. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 3: 457-489.

GRANT, A. & V. GRANT (1956). Genetic and taxonomic studies in Gilia. VIII. The Cobwebby Gilias. *Aliso* 3: 203-287.

GRANT, V. (1949). Pollination systems as isolating mechanisms. *Evolution* 3: 82-97.

GRANT, V. (1953). The role of hybridization in the evolution of the leafy-stemmed Gilias. *Evolution* 7: 51-74.

GRANT, V. (1954). Genetic and taxonomic studies in Gilia. IV. G. achillaefolia. *Aliso* 3:1-18.

GRANT, V. (1957). The Plant species in theory and practice. *In*: MAYR, E. (ed.), The Species Problem. *Amer. Assoc. Adv. Sci.* 50: 39-80.

GRANT, V. (1958). The regulation of recombination in plants. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 23: 337-363.

GRANT, V. (1963). *The Origin of Adaptations*. Columbia University Press, New York.

GRANT, V. (1966a). The selective origin of incompatibility barriers in the plant genus Gilia. *Amer. Naturalist* 100: 99-118.

GRANT, V. (1966b). The origin of a new species of Gilia in a hybridization experiment. *Genetics* 54: 1189-1199.

GRANT, V. (1966c). Selection for vigor and fertility in the progeny of a highly sterile species hybrid in Gilia. *Genetics* 53: 757-775.

GRANT, V. (1967). Linkage between morphology and viability in plant species. *Amer. Naturalist* 101: 125-139.

GRANT, V. (1971). *Plant speciation*. Columbia University Press, New York & London, 435 pp.

GRANT, V. (1977). *Organismic evolution*. Freeman, W. H. & Co., San Francisco.

GRANT, V. & A. GRANT (1960). Genetic and taxonomic studies in Gilia. XI. Fertility relationships of the diploid Cobwebby Gilias. *Aliso* 4: 435-481.

GRANT, W. F. (1960). The categories of classical and experimental taxonomy and species concept. *Rev. Canad. Biol.* 19: 241-262.

GUSTAFSSON, A. & A. HAKANSSON (1942). Meiosis in some Rosa — hybrids. *Bot. Not.* 1942: 331-343.

HEYWOOD, V. H. (1963). The "species aggregate" in theory and practice. *Regnum veg.* 27: 26-37.

HUXLEY, J. S. (1939). Clines, an auxillary method in Taxonomy. *Bijdr. Dierk.* 27: 491-520.

HUXLEY, J. S. (1942). *Evolution : the modern synthesis*. Georges Allen & Unwinn Ltd, London, 645 pp.

JAIN, S. K. & A. D. BRADSHAW (1966). Evolutionary divergence among adjacent plant populations. I. The evidence and its Theoretical analysis. *Heredity* 21: 407-441.

JEANMONOD, D. (1983). Silene sanctae-therasiae Jeanmonod sp.nova (Caryophyllaceae) en Sardaigne. *Candollea* 38: 619-631.

JEANMONOD, D. (1984). Révision de la section Siphonomorpha Otth du genre Silene L. (Caryophyllaceae) en Méditerranée occidentale. II: le groupe du S. mollissima. *Candollea* 39: 195-259.

JEANMONOD, D. & G. BOCQUET (1981). Remarques sur la distribution du Silene mollissima (L.) Pers. et des espèces affines en Méditerranée occidentale. *Candollea* 36: 279-287.

JEANMONOD, D. & G. BOCQUET (1983). Propositions pour un traitement biosystématique du Silene nutans L. *Candollea* 38: 267-295.

JEANMONOD, D. & J.-M. MASCHERPA (1982). Révision de la section Siphonomorpha Otth du genre Silene L. (Caryophyllaceae) en Méditerranée occidentale. Méthodologie. *Candollea* 37: 497-523.

JOHN, B. (1981). Chromosome change and evolutionary change: a critique. *In*: ATCHLEY, W. R. & D. S. WOODRUFF (eds.), *Evolution and Speciation* p. 23-51. Cambridge University Press, Cambridge.

JORDAN, D. S. (1905). The origin of species through isolation. *Science* 22: 545-562.

KARPENCHEKO, G. D. (1927). Polyploid hybrids of Raphanus sativus L. X Brassica oleracea L. *Bull. Appl. Bot. Genetics Plant Breeding* 27: 397-408.

KEY, K. H. L. (1974). Speciation in the australian morabine grasshopers: taxonomy and ecology. *In*: WHITE, M. J. D. (ed.), *Genetic mechanisms of speciation in insects* p. 43-56. Australia and New Zealand Book Co., Sydney.

KIEFER, H. & G. BOCQUET (1979). Silene velutina Pourret ex Loiseleur (Caryophyllaceae) — example of a Messinian destiny. *Candollea* 34: 459-472.

LAMOTTE, M. (1961). Les mécanismes génétiques à l'origine de la formation des races insulaires. *In*: *Colloque du C.N.R.S., Le peuplement des îles méditerranéennes et le problème de l'insularité*. Banyuls-sur-Mer.

LANDE, R. (1980). Genetic variation and phenotypic evolution during allopatric speciation. *Amer. Naturalist* 116: 463-479.

LEVIN, D. A. (1970). Reinforcement of reproductive isolation: Plants versus animals. *Amer. Naturalist* 104: 571-581.

LEVIN, D. A. (1971). The origin of reproductive isolating mechanism in flowering plants. *Taxon* 20: 91-113.

LEVIN, D. A. (1979).The nature of plant species. *Science* 5: 177- 185.

LEVIN, D. A. & H. W. KERSTER (1967). Natural selection for reproductive isolation in Phlox. *Evolution* 21: 679-687.

LEVIN, D. A. & H. W. KERSTER (1974). Gene flow in seed plants. *Evol. Biol.* 7: 139-220.

LEVIN, D. A. & B. A. SCHAAL (1970). Corolla color as an inhibitor of interspecific hybridization in Phlox. *Amer. Naturalist* 104: 273-283.

LEWIN, R. A. (1981). Three species concepts. *Taxon* 30: 609-613.

LEWIS, H. (1953). The mechanism of evolution in the genus Clarkia. *Evolution* 7: 1-20.

LEWIS, H. (1962). Catastrophic selection as a factor in speciation. *Evolution* 16: 257-271.

LEWIS, F. (1966). Speciation in flowering plants. *Science* 152: 167-172.

LEWIS, H. & C. EPLING (1959). Delphinium gypsophilum, a diploid species of hybrid origin. *Evolution* 13: 511-525.

LEWIS, H. & P. H. RAVEN (1958). Rapid evolution in Clarkia. *Evolution* 12: 319-336.

LEWIS, W. H. (1980a). Polyploidy in species populations. *In*: LEWIS, W. H. (ed.), *Polyploidy: biological relevance* p. 103-144. Plenum Press, New-York & London.

LEWIS, W. H. (1980b). Polyploidy in Angiosperm: Dicotyledons. *In*: LEWIS, W. H. (ed.), *Polyploidy: biological relevance* p. 241-269. Plenum Press, New-York & London.

LITTLEJOHN M. J. (1981). Reproductive isolation: a critical review. *In*: ATCHLEY, W. R. & D. S. WOODRUFF (eds.), *Evolution and Speciation* p. 298-334. Cambridge University Press, Cambridge.

LOTSY, J. P. (1925). Species or Linneon. *Genetica* 7: 487-506.

LÖVE, A. (1964). The biological species concept and its evolutionary structure. *Taxon* 13 (2): 33-45.

MANNING, A. (1957). Some evolutionary aspects of the flower constancy of bees. *Proc. Roy. Phys. Soc.* 25: 67-71.

MANTON, I. (1958). The concept of aggregate species. *Uppsala Univ. Arsskr.* 6: 104-112.

MARTIN, M. M. & J. HARDING (1981). Evidence for the evolution of competition between two species of annual plants. *Evolution* 35: 975-987.

MATHER, K. (1955). Polymorphism as an outcome of disruptive selection. *Evolution* 9: 52-61.

Mc CLINTOK, B. (1978). Mechanism that rapidly reorganize the genome. *Stadler Symp.* 10: 25-47.

Mc NEILLY, T. & J. ANTONOVICS (1968). Evolution in closely adjacent plant populations. IV. Barriers to gene flow. *Heredity* 23: 205-218.

MAYNARD SMITH, J. (1966). Sympatric speciation. *Amer. Naturalist* 100: 637-650.

MAYR, E. (1940). Speciation phenomena in birds. *Amer. Naturalist* 74: 249-278.

MAYR, E. (1942). *Sytematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New york.

MAYR, E. (1954). Change of genetic environment and evolution. *In*: HUXLEY, J. (ed.), *Evolution as a process*. G. Allen & Unwin, London.

MAYR, E. (1957a). Species concepts and definitions. *In*: MAYR, E. (ed.), The species problem. *Amer. Ass. Adv. Sci.* 50: 1-22.

MAYR, E. (1957b). Difficulties and importance of the biological species concept. *In*: MAYR, E. (ed.), The species problem. *Amer. Ass. Adv. Sci.* 50: 371-400.

MAYR, E. (1963). *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge, 797 pp.

MAYR, E. (1969). The biological meaning of species. *Biol. J. Linn. Soc.* 1: 311-320.

MAYR, E. (1982). Speciation and macroevolution. *Evolution* 36: 1119-1132.

MEGLITSCH, P. A. (1954). On the nature of plant species. *Syst. Zool.* 3: 49-65.

MONNIER, P. (1952). Biogéographie et micro-évolution chez Spergularia marginata kitt. sensu latissimo dans le bassin méditerranéen occidental, Afrique du Nord notamment. *Rev. Cytol.* 25: 325-335.

MÜNTZING, A. (1932). Cytogenetics investigations on synthetic Galeopsis tetrahit. *Hereditas* 13: 185-341.

MÜNTZING, A. (1934). Chromosome fragmentation in a Crepis hybrid. *Hereditas* 19: 284-302.

MÜNTZING, A. (1936). The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas* 21: 263-378.

MURRAY, J. (1972). *Genetic Diversity and Natural selection*. Hafner, New York, 128 pp.

NEWTON, W. C. F. & C. PELLEW (1929). Primula Kewensis and its derivatives. *J. Genet.* 20: 405-467.

NYGREN, A. (1954). Apomixis in the Angiosperms, II. *Bot. Rev., Lancaster* 20: 577-649.

PIMENTEL, D., G. J. C. SMITH & J. SOANS (1967). A population model of sympatric speciation. *Amer. Naturalist* 101: 493-504.

PORTIN, P. (1974). Allelic contracomplementation possible mechanism for initiating sympatric speciation. *Nature* 247: 216-217.

POWELL, J. (1978). The founder-flush speciation theory; an experimental approach. *Evolution* 32: 465-474.

RAMIREZ, B. W. (1970). Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution* 24: 680-691.

RAVEN, P. H. (1964). Catastrophic selection and edaphic endemism. *Evolution* 18: 336-338.

RENSCH, B. (1929). *Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung*. Barntraeger, Berlin.

RUNEMARK, H. (1961). The Species and Subspecies Concepts in Sexual Flowering Plants. *Bot. Not.* 114 (1): 22-32.

RUNEMARK, H. (1969). Reproductive Drift, a neglected principle in reproductive biology. *Bot. Not.* 122: 90-129.

RUNEMARK, H. (1970). The role of small populations for the differentiation in plants. *Taxon* 19: 196-201.

SALISBURY, E. J. (1942). *Reproductive capacity of plants*. G. Bell & Sons, London.

SIMPSON, G. G. (1944). *Tempo and mode in evolution*. Columbia University Press, New- York.

SIMPSON, G. G. (1951). The species concept. *Evolution* 5: 285-298.

SKALINSKA, M. (1967). Cytological analysis of some Hieracium species, subg. Pilosella from mountains of southern Poland. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* 10: 127-141.

SLATKIN, M. (1974). Cascading speciation. *Nature* 252: 701-702.

SLATKIN, M. (1982). Pleiotropy and parapatric speciation. *Evolution* 36 (2): 263-270.

SMITH, H. H. (1954). Development of morphologically distinct and genetically isolated populations by interspecific hybridization and selection. *Caryologia* suppl. vol.: 867-870.

SMITH, H. H. & K. DALY (1959). Discrete populations derived by interspecific hybridization and selection in Nicotiana. *Evolution* 13: 476-487.

SMITH, J. M. (1966). Sympatric speciation. *Amer. Naturalist* 100: 637-650.

SMITH-WHITE, (1955). The life history and genetic system of Leucopogon Juniperinus. *Heredity* 9: 79-91.

SNAYDON, R. W. (1973). Ecological factors, genetic variation and speciation in plants. In: HEYWOOD, V. M. (ed.), *Taxonomy and ecology*, 1-29. The Systematics Association, special vol. 5, Academic Press, London & New York.

SNAYDON, R. W. & T. M. DAVIS (1982). Rapid divergence of plant populations in response to recent changes in soil conditions. *Evolution* 36: 289-297.

SNEATH, P. H. A. & R. R. SOKAL (1973). *Numerical taxonomy*. W. H. Freeman, San Francisco.

SNOGERUP, S. (1967). Studies in the Aegean flora. IX. Erysimum sect. cheiranthus. B. Variation and evolution in the small-population system. *Opera Bot.* 14: 1-86.

SOKAL, R. R. (1973). The species problem reconsidered. *Syst. Zool.* 22: 360-374.

SOKAL, R. R. & T. J. CROVELLO (1970). The biological species concept: a critical evaluation. *Amer. Naturalist* 104: 127-153.

SONNEBORN, T. M. (1957). Breeding systems, reproductive methods and species problems in Protozoa. *In*: MAYR, E. (ed.), *The species problem. Amer. Ass. Adv. Sci.* 50: 155-324.

SQUILLACE, A. E. & R. T. BINGHAM (1958). Localized ecotypic variation in western White Pine. *Forest Sci.* 4: 20-34.

STEBBINS, L. (1938). Cytological characteristics associated with the different growth habits in the cotyledons. *Amer. J. Bot.* 25: 189-198.

STEBBINS, L. (1941). Apomixis in the Angiosperms. *Bot. Rev.* 7: 507-542.

STEBBINS, L. (1945). The cytological analysis of species hybrids, II. *Bot. Rev. (Lancaster)* 11: 463-486.

STEBBINS, L. (1950). *Variation and Evolution in plants.* Columbia University Press, New York, 643 pp.

STEBBINS, L. (1957). Self fertilization and population variability in the higher plants. *Amer. Naturalist* 91: 337-354.

STEBBINS, L. (1959). The role of hybridization in evolution. *Proc. Am. Phil. Soc.* 103: 231-251.

STEBBINS, L. (1972). Ecological distribution of centers of adaptive radiation in Angiosperms. *In*: VALENTINE, D. H. (ed.), *Taxonomy, Phytogeography and Evolution* p. 7-36. Academic Press, London & New York.

STEBBINS, L. & L. FERLAN (1956). Population variability, hybridization and introgression in some species of Ophrys. *Evolution* 10:32-46.

STEBBINS, L. & J. MAJOR (1965). Endemism and speciation in the Californian Flora. *Ecological Monographs* 35:1-30

STRAW, R. M. (1955). Hybridization, homogamy, and sympatric speciation. *Evolution* 9: 441-444.

STRAW, R. M. (1956). Floral isolation in Penstemon. *Amer. Nat.* 90: 47-53.

STREAMS, F. A. & D. PIMENTEL (1961). Effects of immigration on the evolution of populations. *Amer. Naturalist* 95: 201-210.

STRID, A. (1970). Studies in the Agean Flora. XVI. Biosystematics of the Nigella arvensis complex with special reference to the problem of non-adaptative radiation. *Opera Bot.* 28: 1-169.

TEMPLETON, A. R. (1980). Modes of speciation and inferences based on genetic distances. *Evolution* 34: 719-729.

TEMPLETON, A. R. (1981). Mechanism of speciation. A population genetic approach. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 12: 23-48.

THODAY, J. M. (1972). Disruptive selection. *Proc. Roy. Soc. London* Ser. B 182: 109-143.

THODAY, J. M. & T. M. BOAM (1959). Effects of disruptive selection. II. Polymorphism and divergence without isolation. *Heredity* 13: 205-218.

THODAY, J. M. & J. B. GIBSON (1962). Isolation by disruptive selection. *Nature* 193: 1164-1166.

TURESSON, G. (1922a). The species and the variety as ecological units. *Hereditas* 3: 100-113.

TURESSON, G. (1922b). The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas* 3: 211-250.

TURRILL, W. B. (1946). The ecotype concept. A consideration with appreciation and criticism, especially of recent trends. *New Phytol.* 45: 34-43.

UPCOTT, M. (1939). The nature of tetraploidy in Primula kewensis. *J. Genet.* 39: 79-100.

URBANSKA, K. (1976). *Variation et évolution des plantes.* Ecole Polytechnique Fédérale, Zürich, 156 pp.

VALENTINE, D. H. (1962). La taxonomie expérimentale: Tendances actuelles. *Rev. Cytol.* 25: 255-266.

VALENTINE, D. H. & A. LÖVE (1958). Taxonomic and biosystematic categories. *Brittonia* 10: 153-166.

WAGNER, M. (1889). *Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung.* Benno Schwalbe, Basel.

WHITE, M. J. D. (1968). Modes of speciation. *Science* 159: 1065-1070.

WHITE, M. J. D. (1978). *Modes of speciation.* Freeman and Co., San Francisco, 455 pp.

WILEY, E. O. (1981). *The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics.* John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, 439 pp.

WINGE, O. (1940). Taxonomic and evolutionary studies in Erophila based on cytogenetic investigations. *Comp. Rend. Trav. Lab. Carslberg, Ser. Phys.* 23: 41-74.

WOLF, C. B. (1948). Taxonomic and distributional studies of the New World cypresses. *Aliso* 1: 1-250.

WRIGHT, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.

WRIGHT, S. (1941). The materiel basis of evolution. *Sci. Monthly* 53: 165-170.

Adresse de l'auteur: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève; Case postale 60, CH-1292 Chambésy/GE.