

# La spéciation

Sous la direction de : *Virginie RAVIGNÉ*<sup>1</sup>

Avec la participation de :

A. Barberousse<sup>2</sup>  
 N. Bierne<sup>1</sup>  
 J. Britton-Davidian<sup>1</sup>  
 P. Capy<sup>4</sup>  
 Y. Desdevises<sup>5</sup>  
 T. Giraud<sup>6</sup>  
 E. Jousselin<sup>7</sup>  
 C. Mouliat<sup>1</sup>  
 C. Smadja<sup>1</sup>  
 S. Samadi<sup>8</sup>

La spéciation est la naissance à partir d'une seule espèce de deux espèces filles distinctes. Le titre de l'œuvre de Darwin publiée en 1859, « *On the Origin of Species by Means of Natural Selection* », souligne l'importance de la notion d'espèce et donc de la spéciation dans la perception et la compréhension que nous avons de la diversité du monde vivant et de son évolution. Pourtant, la définition du concept d'espèce a fait — et fait toujours — l'objet de nombreux débats. D'un côté, l'homme perçoit dans son environnement naturel des groupes discrets fondés sur la ressemblance physique des organismes et de leurs descendants. Ainsi les chats diffèrent des chiens par différents caractères physiques qui se retrouvent dans leur descendance. D'un autre côté, cette vision discontinue a été perturbée par la théorie de l'évolution qui a introduit l'idée d'un changement continu au cours du temps et d'un apparentement généalogique entre les espèces (voir Chapitre 6). Ainsi, dans la vision

<sup>1</sup> CIRAD, UMR PVBMT, F-97410 Saint Pierre

<sup>2</sup> CNRS, Institut d'Histoire et Philosophie des Sciences et Techniques 13, rue du Four, 75006 Paris

<sup>3</sup> CNRS, ISEM, UMR 5554, UM II, Place Eugène Bataillon, 34 095 Montpellier cedex 5

<sup>4</sup> Université Paris-Sud 11, UPR CNRS 9034 Laboratoire Évolution, Génomes et Spéciation, 1 avenue de la Terrasse, 91198 Gif-sur-Yvette Cedex

<sup>5</sup> Université Pierre et Marie Curie, FRE 3355 Biologie Intégrative des Organismes marins (BIOM), Observatoire Océanologique de Banyuls, Avenue du Fontaulé, 66650 Banyuls-sur-Mer

<sup>6</sup> CNRS, UMR 8079 Écologie, Systématique & Évolution Université Paris-Sud, 91405 Orsay cedex

<sup>7</sup> INRA, UMR 1062 Centre de Biologie et Gestion des Populations, Campus International de Baillarguet, CS 30016, 34988 Montferrier sur Lez, France

<sup>8</sup> IRD, UMR 7138 Systématique, Adaptation, Évolution, CP 26, 57, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05

évolutionniste de la diversité du vivant, les espèces à l'instar des organismes eux-mêmes naissent, se transforment et meurent ou donnent naissance à de nouvelles espèces.

## 1

## L'ESPÈCE, UNITÉ DE DÉCOMPTE DE LA BIODIVERSITÉ

### 1.1 Le « problème de l'espèce »

#### 1.1.1 La notion d'espèce « pré-évolutionniste »

Avant l'acceptation de la théorie de l'évolution, les espèces sont définies dans un cadre créationniste et les critères qui permettent de les reconnaître en pratique sont généralement la ressemblance et l'interfécondité. Linné, qui est classiquement considéré comme l'initiateur de la systématique moderne, utilise la définition d'espèce proposée par le botaniste Ray qui lie intimement ressemblance et descendance : une espèce est un « ensemble d'individus qui engendrent, par la reproduction, d'autres individus semblables à eux-mêmes ». Linné se place dans un cadre théologique qui lui permet d'expliquer la discontinuité entre les espèces : « Nous comptons aujourd'hui autant d'espèces qu'il y a eu au commencement de formes diverses créées ». Ces idées se retrouvent chez les naturalistes pré-darwiniens, comme par exemple de Candolle pour qui « l'espèce est la collection de tous les individus qui se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent à d'autres ; qui peuvent, par une fécondation réciproque, produire des individus fertiles et qui se reproduisent par la génération, de telle sorte qu'on peut, par analogie, les supposer tous sortis originellement d'un seul individu ».

#### 1.1.2 La révolution darwinienne

L'objet de la théorie proposée par Darwin est de fournir un cadre explicatif, hors du cadre théologique, à l'existence de ces entités discrètes que l'on nomme espèces. La position de Darwin concernant cette définition est pourtant extrêmement ambiguë. Ainsi nulle part dans son imposant ouvrage n'est proposée ou discutée une définition de l'espèce. Au contraire, Darwin (1859) affirme : « Je ne discuterai pas non plus ici les différentes définitions que l'on a données du terme espèce. Aucune de ces définitions n'a complètement satisfait tous les naturalistes, et cependant chacun d'eux sait vaguement ce qu'il veut dire quand il parle d'une espèce ». Cependant, de la même façon qu'il utilise la sélection artificielle que les éleveurs utilisent pour créer des « variétés » comme modèle pour expliciter le processus qu'il appelle sélection naturelle, il définit l'espèce en se référant à la variété : « Il est presque aussi difficile de définir le terme variété ; toutefois, ce terme implique presque toujours une communauté de descendance, bien qu'on puisse rarement en fournir les preuves ». Darwin, sans donner de véritable définition de l'espèce, ne conserve, parmi les deux composantes des définitions « pré-évolutionnistes », que la descendance. Cet aspect est évoqué au début du chapitre intitulé « Variation » où il montre que la variabilité au sein des « espèces » est la matière sur laquelle la sélection naturelle agit. Darwin enclenche donc une transition dans les discussions sur l'espèce : les naturalistes avaient perçu l'importance des mécanismes de la reproduction dans la ressemblance au sein

des espèces. Ils réalisent dès lors que ces mêmes mécanismes, auxquels la variation a été ajoutée, expliquent les transformations des espèces. Darwin ouvre, avec ce dilemme, la porte aux débats sur la définition du concept d'espèce qui ont nourri une abondante littérature au XX<sup>e</sup> siècle (voir par exemple Otte et Endler 1989, Howard et Berlocher 1998, Noor 2002 et ci-dessous).

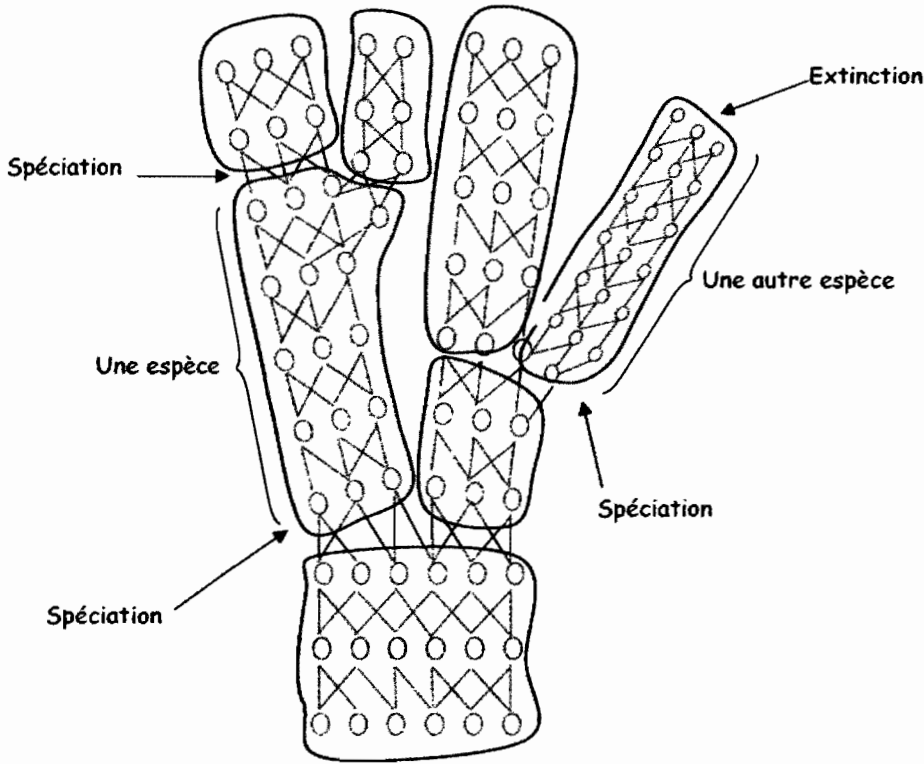
#### 1.1.3 Polémiques et confusions autour de la définition de l'espèce

Dans les discussions autour de la définition de l'espèce, la pertinence d'une définition de l'espèce se mesure sur deux échelles. La première est celle de son insertion dans le cadre de la théorie de l'évolution (prise en compte de tous les organismes, historicité, descendance commune, etc.), ce qui semble naturel. La seconde est celle de l'opérationnalité dans la pratique de la délimitation des espèces. Il s'agit alors de déterminer si le corpus de méthodes et de techniques disponibles permet d'identifier les objets correspondant à une telle définition. La confusion entre ces deux exigences explique probablement l'insolvabilité apparente du « problème de l'espèce » (Mayden 1997). La plupart des « définitions » d'espèces peuvent en effet être considérées comme des critères plus ou moins efficaces pour identifier les espèces. En dissociant les exigences de conformité à la théorie et d'opérationnalité, un consensus sur la définition, qui rejoint des propositions faites au cours du XX<sup>e</sup> siècle par quelques rares auteurs (par exemple Simpson 1951, Wiley 1981), semble possible (de Queiroz 1998, Samadi et Barberousse 2006).

### 1.2 Une définition de l'espèce basée sur la théorie de l'évolution

La théorie de l'évolution vise à apporter des explications sur la diversité actuelle et passée du monde vivant. Elle a pour objet l'ensemble des organismes passés, actuels et futurs. Les organismes ont la propriété de donner naissance, à partir de fragments matériels d'eux-mêmes, à de nouveaux organismes (descendants) qui leur ressemblent imparfaitement et qui sont également capables de se reproduire. Cette propriété de reproduction permet de relier les organismes dans un réseau généalogique, qui peut être pensé comme un registre d'état civil détaillant les relations de parenté entre tous les organismes au cours de l'histoire de la vie sur Terre. Une définition de l'espèce ancrée dans la théorie de l'évolution doit être valable pour l'ensemble du réseau généalogique.

Le réseau généalogique du vivant présente une structure arborescente (Figure 1) : d'une part les organismes constituent des ensembles différenciés au sein desquels les individus sont généalogiquement reliés (les branches de l'arbre), et d'autre part ces ensembles, disjoints les uns des autres, se différencient de façon irréversible au cours du temps (donnant naissance à de nouvelles branches). Dans ce contexte, l'espèce, unité de décompte de la diversité, peut être définie comme une sous-partie du réseau généalogique définitivement divergente du reste du réseau (Simpson 1951, 1961, Hennig 1966, Kornet 1993, Kornet *et al.* 1995, de Queiroz 1998, Samadi et Barberousse 2006). Par voie de conséquence, la spéciation devient alors une division définitive de fragments du réseau généalogique (Figure 1).



**Figure 1** Partition en espèces d'un réseau généalogique fictif. Les espèces sont indiquées dans des ensembles grisés. Les cercles représentent des individus et les traits les relations de parenté entre ces individus. Une espèce est délimitée dans le temps par un événement de spéciation (origine) et un événement d'extinction ou d'une nouvelle spéciation.

### 1.3 Pratiques scientifiques de la délimitation des espèces

#### 1.3.1 De la définition théorique aux critères opérationnels

Dans le cadre de la définition que nous venons de préciser, tout critère qui permettra de montrer qu'un ensemble d'individus appartient à une communauté de reproduction ayant une histoire évolutive autonome est pertinent. Concrètement, la structure du réseau est inférée indirectement en se fondant sur l'observation des organismes (actuels et passés). Les méthodes d'observation pouvant varier selon les organismes étudiés, il n'est pas étonnant de constater qu'aucun critère n'est satisfaisant pour tous les organismes et que plusieurs critères sont actuellement utilisés pour délimiter les espèces (Sites et Marshall 2004).

#### 1.3.2 Les principaux critères et leurs limites

##### 1.3.2.1 Ressemblance par descendance : critère phénétique

Le critère phénétique, qui est le plus communément utilisé pour reconnaître des espèces, est basé sur la *ressemblance*, qui n'est pertinente que dans la mesure où elle traduit l'apparement des organismes. Les caractères utilisés pour l'évaluer doivent donc être héréditaires et les variations entre individus ne doivent pas résulter de l'environnement dans lequel ils se trouvent (plasticité phénotypique, voir Chapitre 13). En effet, un caractère dont l'état dépend de l'environnement (par exemple la peau plus ou moins hâlée par le soleil chez l'homme) n'est pas une indication de la *ressemblance par descendance*. Pour des caractères héréditaires et variables, la théorie prédit que dès lors que des sous-ensembles sont généalogiquement séparés, des variants propres à chacun d'eux vont finir par se fixer sous l'effet de la sélection et de la dérive.

L'accumulation de ces variations sur de nombreux caractères augmente les différences et justifie l'utilisation du critère de ressemblance. La théorie justifie donc ce critère mais en révèle une limite : la fixation de caractères permettant de diagnostiquer les espèces n'est pas un processus instantané et donc, des espèces récemment séparées partagent des caractères dit plésiomorphes ou ancestraux (voir Chapitre 6). Ces caractères ne renseignent pas sur les séparations du réseau. Le critère de ressemblance est opérationnel (sauf cas de convergence évolutive, voir Chapitre 6) puisque notre perception permet intuitivement de le mettre en œuvre. Ce critère correspond à la définition d'espèce comme un « cluster » génotypique proposé par Mallet (1995). Il permet de détecter la ressemblance par descendance commune mais, sans analyse des caractères utilisés, ne permet pas de détecter l'autonomie d'une lignée, ni *a fortiori* de retracer l'histoire des branchements.

##### 1.3.2.2 Ressemblance par descendance avec modifications : critère phylogénétique

La grande découverte méthodologique de Hennig (1966) réside dans cette analyse : seuls les caractères dérivés (apomorphies) permettent de retracer l'histoire des branchements dans l'arbre généalogique. Cette fixation au cours de l'évolution de caractères dérivés dans des lignées autonomes correspond au critère phylogénétique. Les processus de tri stochastique (la dérive) et/ou sélectif qui agissent dans les populations tendent à y réduire le polymorphisme. Cependant, tous les caractères variables et héréditaires ne répondent pas de la même façon à ces tris. Pour les caractères neutres, non affectés par la sélection, le temps de fixation moyen d'un variant dans une population dépend de la taille de la population. En d'autres termes, quand deux sous-ensembles se séparent généalogiquement, la fixation de caractères dérivés dans chaque sous-ensemble prend du temps,

même si la séparation est définitive. En conséquence, avant la fixation d'apomorphies qui permettra de reconnaître chaque espèce, du polymorphisme pourra être transitoirement partagé. De même, pour les caractères adaptatifs, les modalités de tri ne conduisent pas toujours à fixer rapidement un variant. C'est notamment le cas de caractères sous sélection balancée (par exemple le polymorphisme HLA, Hedrick et Thomson 1983). L'utilisation de caractères pour lesquels le polymorphisme est maintenu dans les populations conduira à dissocier des individus appartenant à une même espèce et/ou à regrouper des individus appartenant à des espèces différentes (par exemple des mâles de l'espèce A et de l'espèce B d'un côté, et des femelles de A et de B de l'autre). Le regroupement des individus sous le critère phylogénétique est donc un bon critère pour reconnaître des espèces. Toutefois, selon les caractères utilisés et le temps écoulé depuis la séparation avec l'espèce la plus proche, ce critère peut présenter des limites (rétention de polymorphisme ancestral, sélection sexuelle, sélection balancée).

#### 1.3.2.3 Intérfécondité : le critère « biologique » et ses dérivés

La fameuse définition dite « biologique » de Mayr (1963) considère les espèces comme des « groupes de populations naturelles, effectivement ou potentiellement interfécondes, qui sont génétiquement isolées d'autres groupes similaires ». Ainsi dans le cas des chiens et des chats, la conviction qu'il s'agit bien de deux espèces différentes repose avant tout sur l'observation de l'incapacité des organismes de ces deux ensembles à se reproduire les uns avec les autres. En effet, l'incompatibilité reproductrice entre deux ensembles d'individus est bien une preuve que ces ensembles sont définitivement divergents. Ce critère et ses dérivés qui insistent sur l'interfécondité des individus appartenant à une même espèce, ainsi que l'isolement reproductif entre des individus appartenant à des espèces différentes est un critère puissant de délimitation. Il trouve sa limite en termes d'opérationnalité lorsqu'il n'est pas possible de réaliser des croisements contrôlés sur les organismes étudiés. On peut alors lui substituer des comparaisons de niveaux des flux de gènes intra- et intergroupes (Sites et Marshall 2004). Ce critère touche aussi une limite plus fondamentale chez les organismes asexués ou lorsque deux « espèces » sont capables d'hybridation occasionnelle, ce qui est fréquent chez les plantes par exemple.

#### 1.3.2.4 Développement de nouveaux critères

Les réflexions récentes sur le concept d'espèce et les récents développements méthodologiques et technologiques ont conduit à identifier de nouveaux critères. On peut notamment citer le critère « généalogique » : chez les organismes où la recombinaison génétique a lieu (par exemple la reproduction sexuée biparentale), les généalogies de gènes non liés ne seront pas concordantes entre elles au niveau intraspécifique, contrairement au niveau interspécifique (voir par exemple Taylor *et al.* 2000). Ce critère combine les critères phylogénétique et biologique et devrait être de plus en plus utilisé.

### 1.3.3 Les espèces nommées : hypothèses testables de délimitation en espèces de la diversité du vivant

Dans la pratique, la plupart des espèces ont été et sont décrites en utilisant essentiellement des critères phénétiques

(cf. ci-dessus) appliqués à des caractères morphologiques. Comme il n'est pas démontré fermement lors de leur identification que ces espèces constituent réellement un sous-ensemble divergent du reste du réseau généalogique, ces espèces représentent en fait des hypothèses primaires de délimitation. Ces hypothèses pourront ensuite être testées en utilisant d'autres caractères et/ou en appliquant d'autres critères. Une illustration de ce processus de test est la mise en évidence de flux de gènes entre deux groupes reconnus et nommés par la taxinomie morphologique comme deux espèces différentes. Cette hybridation dite « interspécifique » est une preuve que l'hypothèse de départ (deux espèces) était fautive et implique une réévaluation des hypothèses de délimitation. La taxinomie, science de la délimitation des taxons, est donc une discipline dynamique qui, sur la base des données disponibles à une date donnée, propose des hypothèses qui résisteront — ou pas — aux données acquises ensuite.

### 1.3.4 Est-il possible de décrire les millions d'espèces estimées de la biodiversité actuelle ?

Il y a une trentaine d'années, après 250 ans de pratique taxinomique, un peu plus de 1,5 million d'espèces avaient été décrites et la diversité biologique était considérée comme majoritairement connue. Cette vision a radicalement changé et aujourd'hui cette diversité est évaluée à 10 fois supérieure au moins (May 1988, Groombridge et Jenkins 2002). Bien que le taux de description ait largement augmenté au cours du temps (environ 13 000 espèces décrites par an, Groombridge et Jenkins 2002), il reste insuffisant pour espérer décrire les millions d'espèces non encore découvertes avant que celles-ci ne disparaissent. Les développements technologiques permettent d'accroître l'acquisition de données génétiques et morphologiques, de gérer ces données à l'aide de bases de données informatisées et de les rendre accessibles à la communauté scientifique. L'ensemble de ces développements permet d'envisager de nouvelles procédures qui permettront d'accélérer notre connaissance de la diversité des espèces. C'est dans ce contexte que se développe actuellement le projet « barcode of life » qui vise à lier les données taxinomiques classiques aux données génétiques et de rendre l'ensemble accessible *via* le réseau internet par des bases de données publiques (Ratnasingham et Hebert 2007).

## 2

## LES MÉCANISMES D'ISOLEMENT REPRODUCTIF

Étudier la spéciation revient en grande partie à étudier l'évolution des mécanismes qui conduisent des sous-ensembles du réseau généalogique à ne plus échanger de matériel génétique. Ces mécanismes d'isolement reproductif sont nombreux. Ils peuvent intervenir à différents stades du cycle de vie (Figure 2). Parce que les bases génétiques de ces mécanismes conditionnent largement la faisabilité des différents scénarios de spéciation envisagés par la communauté scientifique, la recherche a été très active récemment pour mettre en évidence ces mécanismes et décrire leur support génétique.

## 2.1 Isolement post-zygotique

Il y a isolement post-zygotique entre deux entités taxinomiques lorsque des génotypes hybrides sont créés mais ont une valeur sélective inférieure à celle des génotypes parentaux. Il existe probablement autant de mécanismes d'isolement post-zygotique qu'il existe de façons de diminuer la valeur d'un caractère aussi complexe. Cependant, les bases génétiques générales de l'isolement post-zygotique sont bien connues (Coyne et Orr 1998) et récemment des gènes responsables d'un isolement post-zygotique ont été identifiés et caractérisés (Noor et Feder 2006).

### 2.1.1 Quand et dans quel environnement s'exprime l'isolement post-zygotique ?

La contre-sélection des hybrides a été décrite à tous les stades du cycle de vie d'un organisme. Au plus tôt, la fécondation a lieu mais n'est pas suivie par un développement embryonnaire complet, comme c'est le cas pour l'embryon produit lors d'une hybridation entre une chèvre et un mouton ; au plus tard, les hybrides sont viables mais stériles, ce qui est le cas du mulet, issu du croisement entre un âne et une jument. Toutes les situations sont rencontrées chez les drosophiles (Coyne et Orr 1998). Pour rendre compte de ces différences temporelles, Dobzhansky (1970) distingue trois catégories : (i) la létalité des hybrides, lorsque la viabilité des zygotes hybrides de première génération (F1) est nulle, (ii) la stérilité des hybrides, lorsque les hybrides F1 ne produisent pas de gamètes fonctionnels et (iii) la dégénérescence des hybrides, lorsque la réduction de valeur sélective apparaît dans les générations d'hybridation subséquentes, de deuxième génération (F2) ou de rétro-croisements (*backcross*). L'isolement post-zygotique n'est véritablement complet que lorsque tous les hybrides F1 ont une valeur sélective nulle. Lorsque des croisements de générations ultérieures existent (F2, *backcross*), même en très faible abondance, le flux de gènes entre deux entités taxinomiques est possible et l'isolement est incomplet. L'isolement est également incomplet lorsque la létalité ou la stérilité ne s'exprime que chez certains hybrides. Haldane (1922) fit remarquer que la létalité ou la stérilité hybride ne frappait souvent qu'un des deux sexes et que lorsque c'était le cas, il s'agissait régulièrement du sexe hétérogamétique (chez les espèces dont le déterminisme du sexe est chromosomique, voir Chapitre 9). Ce qui est devenu la règle de Haldane (Encadré 1) s'est révélée être incroyablement robuste à l'accumulation de nouvelles observations (Laurie 1997).

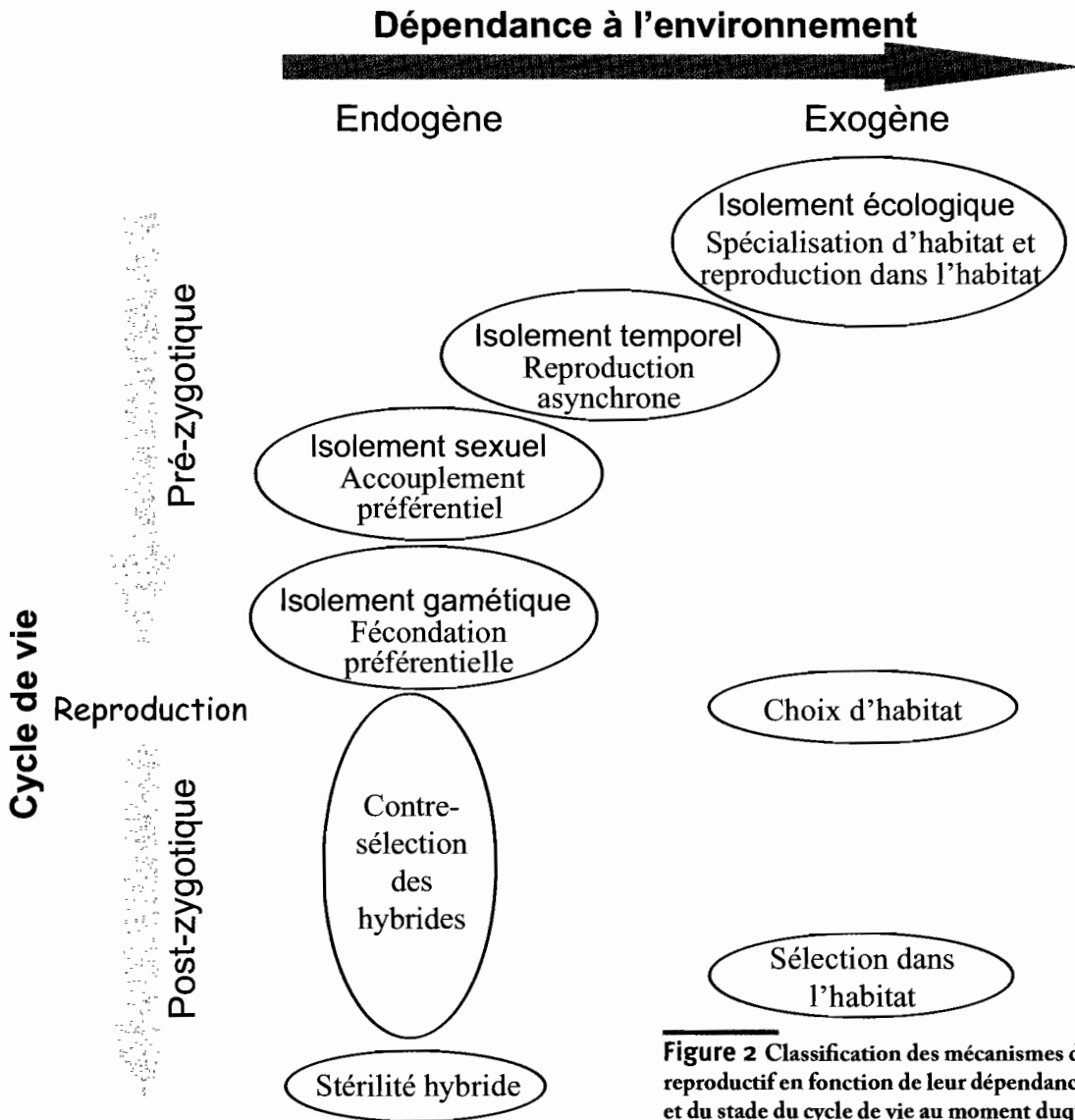
Étudier l'isolement post-zygotique n'est pas toujours aisé. Tout d'abord, le croisement en laboratoire n'est pas possible pour de nombreuses espèces. Il faut alors réussir à estimer les valeurs sélectives des différents génotypes *in natura*. Ensuite, les hybrides F1 dévoilent souvent des performances accrues par rapport à leurs deux parents pour certains caractères comme la croissance ou la survie, alors qu'ils sont stériles. La vigueur du mulet, qui a pourtant une valeur sélective nulle puisque stérile, est un exemple bien connu. C'est ce que Dobzhansky (1952) qualifiait de « luxuriance hybride » ou euheterosis, une heterosis (vigueur hybride) sur un ou plusieurs caractères bien que la valeur sélective soit globalement réduite. Par ailleurs, l'étape de contre-sélection peut parfois échapper à l'observation. Par exemple, les spermatozoïdes

d'hybrides d'oursin *Echinometra*, bien que fonctionnels, ne trouvent pas facilement d'œufs à féconder car ils ont un mélange de protéines de reconnaissance gamétique à leur surface (Palumbi 1999). Les hybrides peuvent aussi avoir des gamètes parfaitement fonctionnels mais révéler des troubles dans les comportements de parade.

La sélection contre les hybrides est dite exogène (ou extrinsèque) lorsqu'elle dépend des variations de l'environnement, de sorte que des génotypes différents sont favorisés dans des habitats différents. Typiquement, les génotypes parentaux sont favorisés dans leurs habitats respectifs. La sélection exogène s'oppose à la sélection endogène (ou intrinsèque) indépendante de l'environnement. Il est ainsi possible de distinguer l'isolement post-zygotique endogène de l'isolement post-zygotique exogène (Figure 2). Pour participer à la spéciation, un mécanisme d'isolement doit pouvoir créer une barrière au flux génique sur des gènes non impliqués dans l'isolement. De ce fait, toute sélection exogène n'est pas un isolement post-zygotique. Pour que la sélection exogène crée une barrière génétique efficace au flux de gènes non liés au gène sous sélection, il faut que les génotypes hybrides aient une valeur sélective inférieure aux parents en moyenne sur tous les habitats, même s'ils sont intermédiaires dans chaque habitat. Par exemple, deux écotypes du bigorneau des rochers, *Littorina saxatilis*, sont maintenus par une sélection exogène qui favorise un écotype H, plus petit, avec une coquille plus fine et une ouverture plus large dans les crevasses des escarpements rocheux et qui favorise un écotype M, plus gros, à la coquille épaisse et plus solide sur les plateaux rocheux battus par les vagues ; de plus, l'existence d'une barrière au flux génique neutre entre les deux écotypes a été démontrée (Grahame *et al.* 2006).

### 2.1.2 Les bases génétiques de l'isolement post-zygotique

La sous-dominance est un déterminisme génétique monolocus simple qui vient naturellement à l'esprit lorsque l'on s'intéresse à la dépression d'hybridation. Il y a sous-dominance lorsque le génotype hétérozygote a une valeur sélective inférieure à celle des génotypes homozygotes (voir aussi Chapitre 5). C'est un déterminisme facilement modélisable qui est très souvent utilisé dans les travaux théoriques. Pourtant, ce déterminisme pose deux problèmes. Tout d'abord, la sous-dominance s'exprime dès la première génération d'hybridation puisqu'un génotype F1 est hétérozygote sur tous les locus autosomaux. Or, la dépression d'hybridation est plus fréquemment observée dans les deuxièmes générations d'hybridation (F2 ou *backcross*) qu'en F1 (Dobzhansky 1937, Edmands 1999), ou pour un seul sexe lorsqu'elle touche les F1 (règle de Haldane, voir Encadré 1). De plus, la fixation d'un nouvel allèle ayant une relation de sous-dominance avec l'allèle préexistant est difficile puisque qu'une nouvelle mutation est initialement à l'état hétérozygote et donc contre-sélectionnée. En d'autres mots, un des deux taxons doit traverser une vallée adaptative (voir aussi Chapitre 5). En principe, la dérive pourrait permettre une telle traversée, comme le supposent les modèles de spéciation péripatrique (divergence rapide par effet de fondation d'une petite colonie en marge de l'aire de distribution), mais la probabilité de ce scénario est très faible même pour des populations relativement petites (Gavrilets 2003). Reste que les



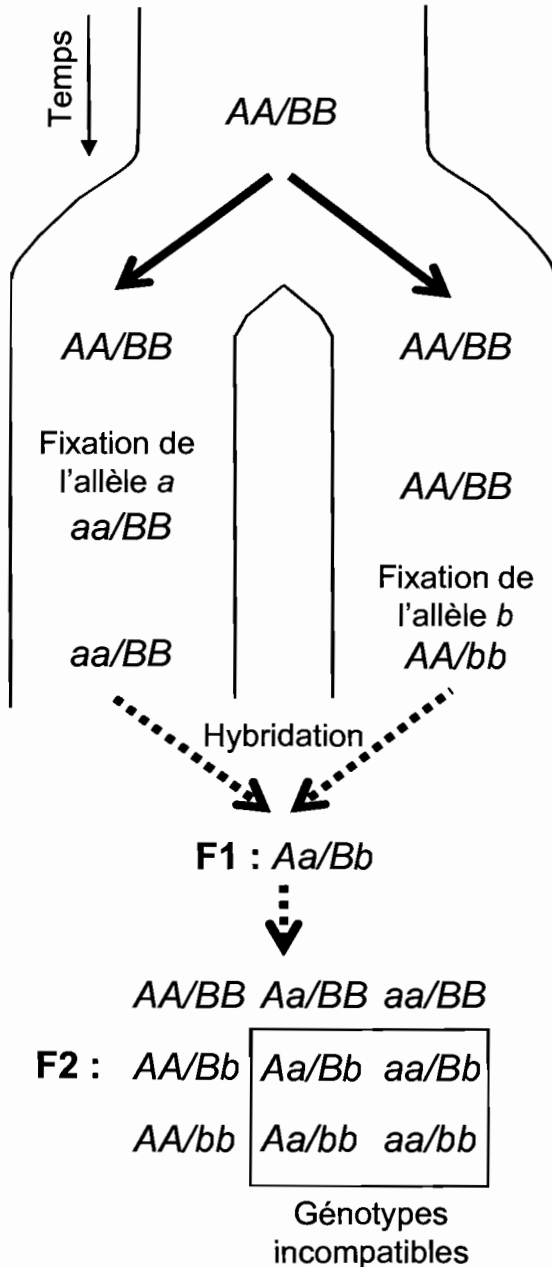
**Figure 2** Classification des mécanismes d'isolement reproductif en fonction de leur dépendance à l'environnement et du stade du cycle de vie au moment duquel ils interviennent.

remaniements chromosomiques et les événements de polyploïdisation constituent des exemples de sous-dominance (Paragraphe 3.3).

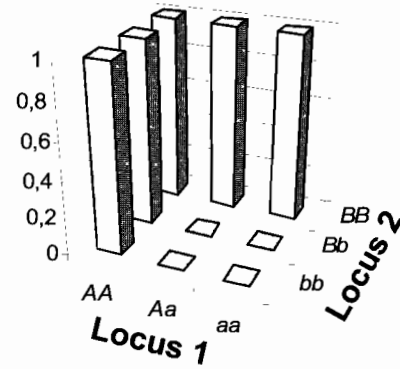
Pour expliquer la fixation d'incompatibilités génétiques sans avoir à franchir une vallée adaptative, Dobzhansky (1937) et Muller (1942) ont proposé que les allèles responsables de la dépression d'hybridation soient avantageux dans leur fond génétique habituel, mais délétères lorsqu'ils sont mélangés aux allèles d'une autre espèce. Ce modèle d'évolution de l'isolement post-zygotique impliquant plusieurs locus avec épistasie a été appelé modèle de Dobzhansky-Muller (Orr 1995). Considérons le cas le plus simple avec deux locus bi-alléliques (Figure 3). Deux populations divergent en allopatrie à partir d'une population ancestrale fixée pour l'allèle *A* au locus 1 et pour l'allèle *B* au locus 2. Dans une population, un nouvel allèle *a* se fixe au locus 1 dans le fond génétique *BB* au locus 2. Dans la deuxième population, un nouvel allèle *b* se fixe au locus 2 dans le fond génétique *AA* au locus 1. Les combinaisons impliquant l'allèle *a* du locus 1 et l'allèle *b* du locus 2 n'ont jamais été créées pendant la phase de divergence. Par contre, la formation d'hybrides lors d'un contact secondaire va permettre aux deux

allèles dérivés de se retrouver combinés dans le même génotype. Les valeurs sélectives de ces combinaisons, jusqu'à jamais soumises à l'action de la sélection naturelle, peuvent être délétères.

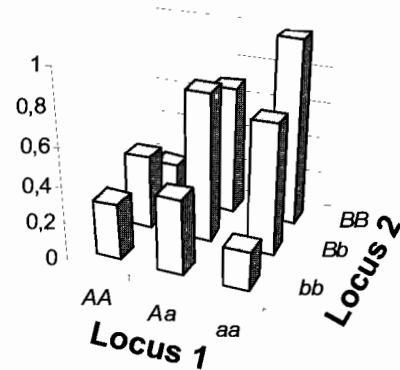
Le modèle Dobzhansky-Muller exposé comme ceci ne suffit pas pour expliquer que la dépression hybride n'apparaisse qu'en deuxième génération d'hybridation ou dans un seul sexe en F1. Par contre, ces observations s'expliquent bien lorsque l'on ajoute des effets de dominance entre allèles (Turelli et Orr 2000). En deuxième génération d'hybridation, les combinaisons génétiques parentales sont brisées par la recombinaison, créant ainsi des hybrides homozygotes pour les allèles d'un parent à un locus et homozygotes pour les allèles de l'autre parent à un deuxième locus (les génotypes *aabb* du modèle bi-locus, Figure 3). On parle de rupture de co-adaptation. Si l'on considère un déterminisme génétique additif simple (la valeur sélective d'un individu dépend linéairement du nombre d'incompatibilités), on attend en moyenne à peu près la même valeur sélective chez les F1 que chez les F2. Par contre, si les substitutions (allèles *a* et *b*) sont récessives, la dépression n'apparaît qu'en F2. La règle de Haldane peut s'expliquer également par des



Exemples de relation génotype-fitness



« Holey landscape » de Gavrilets



Génotype - survie larvaire dans un croisement F2 de *Mytilus*

**Figure 3** Représentation schématique du modèle bi-locus d'évolution de l'isolement post-zygotique de Dobzhansky-Muller. Deux lignées divergent indépendamment d'une lignée ancestrale unique, chaque lignée fixe un nouvel allèle, chacune à un locus différent. L'hybridation entre ces deux lignées donne un seul génotype en F1 et neuf génotypes bi-locus en F2. Deux exemples de relation génotype-valeur sélective sont donnés. Celui

de droite (en haut) correspond à une relation génotype-valeur sélective utilisé dans certains modèles de spéciation (*holey fitness landscape* de Gavrilets 2004) pour laquelle l'isolement reproductif est complet entre les génotypes *aaBB* et *AAbb*. L'exemple de droite (en bas) est une relation génotype - survie larvaire obtenue dans un croisements F2 de moules *Mytilus edulis* et *M. galloprovincialis* (Bierne *et al.* 2006).

incompatibilités Dobzhansky-Muller récessives à l'état hémizygote dans le sexe hétérogamétique. La cartographie génétique de facteurs de dépression hybride a apporté une validation expérimentale de ce modèle (Orr et Irving 2001). Par exemple, la relation génotype survie larvaire observée dans des croisements F2 de moules (Figure 3) implique que la dépression d'hybridation entre *Mytilus edulis* et *M. galloprovincialis* mette en jeux des interactions Dobzhansky-Muller de type homozygote-homozygote (génotypes *aabb* et

*AABB*). Enfin, des gènes impliqués dans des incompatibilités Dobzhansky-Muller ont récemment été identifiés et isolés (Orr *et al.* 2004).

**2.1.3 Les gènes et les mutations impliqués dans l'isolement post-zygotique**

Un effort a récemment été produit pour caractériser des gènes impliqués dans l'isolement post-zygotique, notamment chez

## Encadré 1

## La règle de Haldane (d'après Presgraves 2008)

La règle de Haldane stipule que la stérilité et la baisse de viabilité des hybrides affectent davantage le sexe hétérogamétique (Haldane 1922). Lors de croisements entre espèces sœurs récemment formées, on observe en effet fréquemment que les hybrides d'un seul sexe sont stériles ou ont une viabilité réduite. Parmi ces études, la règle de Haldane se vérifie dans 95 % des croisements interspécifiques chez les drosophiles ( $n = 131$ ) et 100 % des croisements interspécifiques de mammifères ( $n = 26$ ) où les mâles sont XY. Ce chiffre est de 96 % chez les oiseaux ( $n = 87$ ) et 96 % ( $n = 114$ ) chez les papillons, où ce sont les femelles qui sont hétérogamétiques (XY ou ZW) (Presgraves 2002, Price et Bouvier 2002). La règle de Haldane a plusieurs causes (Wu et Davis 1993, Laurie 1997, Orr 1997).

La première, dite hypothèse de dominance, est que la majorité des allèles responsables de la stérilité et/ou de l'inviabilité des hybrides seraient récessifs. Les hybrides XY seraient en moyenne plus affectés parce qu'ils exprimeraient complètement les effets délétères de tous les allèles liés au chromosome X, alors que les hybrides XX ne les exprimeraient pas ou dans une moindre mesure. Cette hypothèse est soutenue par les analyses qui montrent que les allèles récessifs d'incompatibilité entre espèces s'accumulent plus vite

les drosophiles (Orr *et al.* 2004, Noor et Feder 2006). Le but était d'obtenir des exemples concrets, de vérifier si ces gènes appartenaient à une classe fonctionnelle particulière et enfin d'étudier leur taux d'évolution. Par exemple, *Odysseus* (*Ods*) est un gène associé à la stérilité mâle entre *Drosophila simulans* et *D. mauritiana* (Ting *et al.* 1998). *Odysseus* est un gène homéobox, c'est-à-dire un gène de régulation impliqué dans le développement (Chapitre 8), qui s'exprime dans les testicules. *Ods* a dévoilé une évolution extrêmement rapide entre les deux espèces de drosophile, ce qui est surprenant pour un gène homéobox, mais classique pour un gène sexuel. *Nup96* est un gène impliqué dans l'inviabilité des hybrides entre *D. simulans* et *D. melanogaster* (Presgraves *et al.* 2003). Ce gène qui code une protéine formant un canal transmembranaire du noyau des cellules a lui aussi dévoilé une évolution très rapide. Cependant, les gènes d'isolement post-zygotique caractérisés à ce jour n'ont pas tous montré une évolution rapide. Par exemple, la dépression d'hybridation observée entre deux populations du copépode *Tigriopus californicus* est due, entre autres, à une rupture de co-adaptation entre le cytochrome c et la cytochrome oxydase c, impliquant un seul acide aminé du cytochrome c parmi les trois substitués entre les deux populations (Harrison et Burton 2006). Ainsi, l'identification de gènes d'isolement post-zygotique est un champ de recherche très actif qui a récemment donné des résultats intéressants mais qui ne permet pas encore de conclure quant à de possibles règles générales gouvernant la fonction et les taux d'évolution des gènes concernés.

dans les génomes que les allèles dominants (True *et al.* 1996, Masly et Presgraves 2007). La seconde hypothèse repose sur le fait que les facteurs d'incompatibilité causant une stérilité mâle se fixent plus vite dans les génomes que ceux qui causent des diminutions de valeur sélective des hybrides (Wu et Davis 1993, True *et al.* 1996, Masly et Presgraves 2007). Cette évolution plus rapide des mâles ne devrait du coup contribuer à la règle de Haldane que chez les espèces où ce sont les mâles qui sont hétérogamétiques. Cependant, les causes de cette évolution plus rapide ne sont pas encore bien connues. Une possibilité est que la sélection sexuelle conduirait à une divergence rapide des caractères mâles-spécifiques, dont les facteurs de fertilité (Ellegren et Parsch 2007). Une autre hypothèse est que la spermatogénèse pourrait être particulièrement sensible aux perturbations, et donc facilement affectée chez les hybrides (Lifschytz et Lindsley 1972). La troisième, qui recueille de plus en plus de support expérimental, est liée à la divergence entre espèces des supresseurs de distorsion méiotique (Frank 1991, Hurst et Pomiankowski 1991). Il est à noter que l'hypothèse de dominance est la plus communément acceptée. Pour autant, ces hypothèses ne sont pas mutuellement exclusives.

Des travaux utilisant d'autres approches dans des situations d'isolement moins abouties ont suggéré qu'un grand nombre de locus à effet faible était parfois une base génétique plus probable que peu de locus à effet fort. Par exemple, au moins 50 locus seraient nécessaires pour expliquer l'isolement entre les crapauds *Bombina bombina* et *B. variegata* (Szymura et Barton 1991) et au moins 150 locus pour expliquer l'isolement entre les races chromosomiques de sauterelle *Podisma pedestris* (Barton et Hewitt 1981). Un grand nombre d'incompatibilités Dobzhansky-Muller à effet faible est nécessaire pour expliquer les écarts à l'attendu mendélien observé en F2 chez les moules *Mytilus edulis* et *M. galloprovincialis* (Bierne *et al.* 2006). La quête des régions chromosomiques ou des gènes de spéciation entreprise dans certains taxons pourrait se révéler laborieuse pour d'autres. Toutefois, les techniques d'hybridation sur puce à ADN ont récemment permis d'étudier simultanément l'expression d'un très grand nombre de gènes. Les études utilisant cette technique suggèrent que la dépression d'hybridation pourrait être la conséquence de disruptions d'expression (Landry *et al.* 2007). En effet, il n'est pas rare d'observer une dizaine (Michalak et Noor 2003), voire plusieurs centaines (Haerty et Singh 2006), de gènes révélant une expression plus forte ou plus faible dans les génotypes hybrides que dans les génotypes parentaux.

Les études récentes sur le polymorphisme de substitution nucléotidique ne doivent pas faire oublier que d'autres types de polymorphisme, de nature plus structurale comme





les remaniements chromosomiques, peuvent être la source d'une dépression d'hybridation (Paragraphe 3.3). Ajoutons simplement ici que la duplication génique (voir Chapitre 5) peut aboutir à un isolement post-zygotique de type Dobzhansky-Muller—une perte différentielle d'une copie lors d'une évolution en allopatrie amène à l'existence d'hybrides sans aucune copie (Lynch et Force 2000). Il se trouve que la quête des gènes de spéciation chez la drosophile a récemment abouti en l'identification d'une transposition génique responsable d'une stérilité hybride (Masly *et al.* 2006).

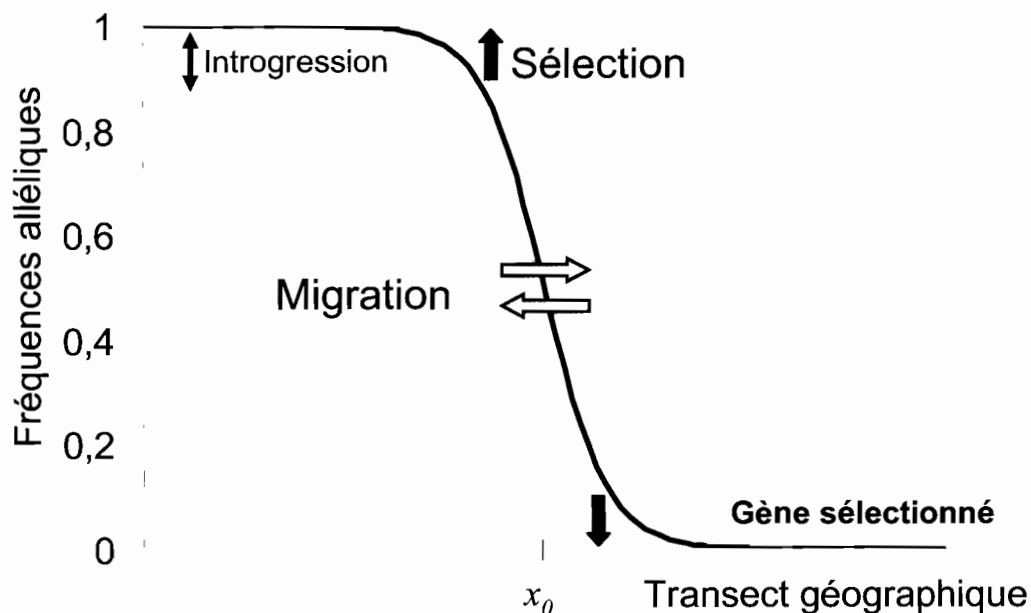
Enfin, les génomes hébergent généralement des séquences mobiles (voir Chapitre 5) qui peuvent être passagères, devenir résidentes ou qui ont pu être « domestiquées ». Ces séquences, virus et/ou éléments transposables, peuvent vraisemblablement s'installer après un transfert horizontal, même si dans la plupart des cas le mécanisme précis du transfert reste inconnu. La dysgénèse hybride causée par des éléments transposables est un phénomène décrit chez *Drosophila melanogaster*. Les éléments transposables responsables sont les éléments P, hobo et I. Cette dysgénèse survient lorsqu'une femelle sans copie active s'accouple avec un mâle ayant des copies actives. Il est important de noter que le croisement réciproque entre une femelle ayant des copies actives et des mâles avec ou sans copie(s) active(s) donne naissance à une descendance tout à fait normale. Pour l'élément P, ceci est dû à une régulation maternelle de l'activité de ces éléments transposables dans l'œuf fécondé. Ainsi, les femelles ayant des copies actives déposent dans leurs œufs un répresseur (codé par l'élément P lui-même suite au non épissage de l'intron entre les exons 2 et 3), ce qui empêche les copies de bouger. On dit que les œufs sont de « cytotype P ». Inversement, les femelles dépourvues d'éléments ne peuvent déposer ce répresseur dans leurs œufs qui sont alors de « cytotype M ». Transitoirement, les éléments P actifs apportés par le mâle ne sont plus réprimés, ce qui induit un fort taux de transposition. Dans ce cas, la descendance présente

plusieurs symptômes qui peuvent aller de l'absence de gonade à la mortalité embryonnaire, en passant par une augmentation du taux de mutation et l'existence de crossing-over chez les mâles.

#### 2.1.4 La spatialisation de l'isolement post-zygotique et sa conséquence sur les flux génétiques neutres : les zones d'hybridation

L'existence d'un isolement post-zygotique incomplet peut se traduire dans la nature par la formation d'une zone d'hybridation, c'est-à-dire une aire géographique restreinte où se produit l'hybridation, alors que de part et d'autre de cette zone des populations parentales sont observées (Barton et Hewitt 1985). En quelque sorte, l'isolement post-zygotique incomplet s'oppose au chevauchement des aires de répartition des taxons. Les zones d'hybridation stables, même si elles ne correspondent généralement pas à la naissance de deux espèces, ont permis aux évolutionnistes de mieux comprendre comment se construit une barrière génétique au flux génique (exemple de la zone d'hybridation des souris du genre *Mus* en Europe, Encadré 2). La théorie des zones d'hybridation est très fortement liée à la description de clines, ou gradients spatiaux, de fréquences alléliques. La théorie des clines remonte aux travaux de Fisher (1937) et Haldane (1948). Cependant, cette théorie était principalement restreinte à un seul locus sous sélection. Les travaux de Barton ont amélioré la théorie des zones d'hybridation sur deux points principaux : l'extension des modèles mono-locus à des modèles multi-locus et la prise en compte de l'impact de la sélection sur le flux génique neutre.

L'existence d'un cline de fréquence allélique repose sur l'équilibre entre deux forces, la migration qui tend à homogénéiser les fréquences alléliques et la sélection qui ré-enrichit les populations en génotypes parentaux à chaque génération (Figure 4). Le modèle le plus simple considère



**Figure 4** Cline de fréquences alléliques stable à un locus sous sélection (en noir) et cline dynamique d'un marqueur neutre en

cours d'introgession, freiné par la barrière génétique créé par le locus sélectionné (en gris).

deux taxons qui ont chacun fixé un allèle différent, *A* pour le taxon 1 et *B* pour le taxon 2. On suppose qu'il y a sous-dominance : les valeurs sélectives des homozygotes *AA* et *BB* sont de 1 et la valeur sélective de l'hétérozygote *AB* de  $1 - s$ . Les deux taxons rentrent en contact et on étudie la variation de la fréquence *p* de l'allèle *A* le long d'un axe, ou transect, perpendiculaire au front de rencontre. La migration est aléatoire et homogène isotrope, de moyenne nulle et de variance  $\sigma^2$ . En utilisant les équations de diffusion de la physique, il est possible d'obtenir la relation suivante (Haldane 1948) :

$$p(x) = \frac{1}{1 + \exp\left(\sqrt{\frac{2s}{\sigma^2}}(x_0 - x)\right)}$$

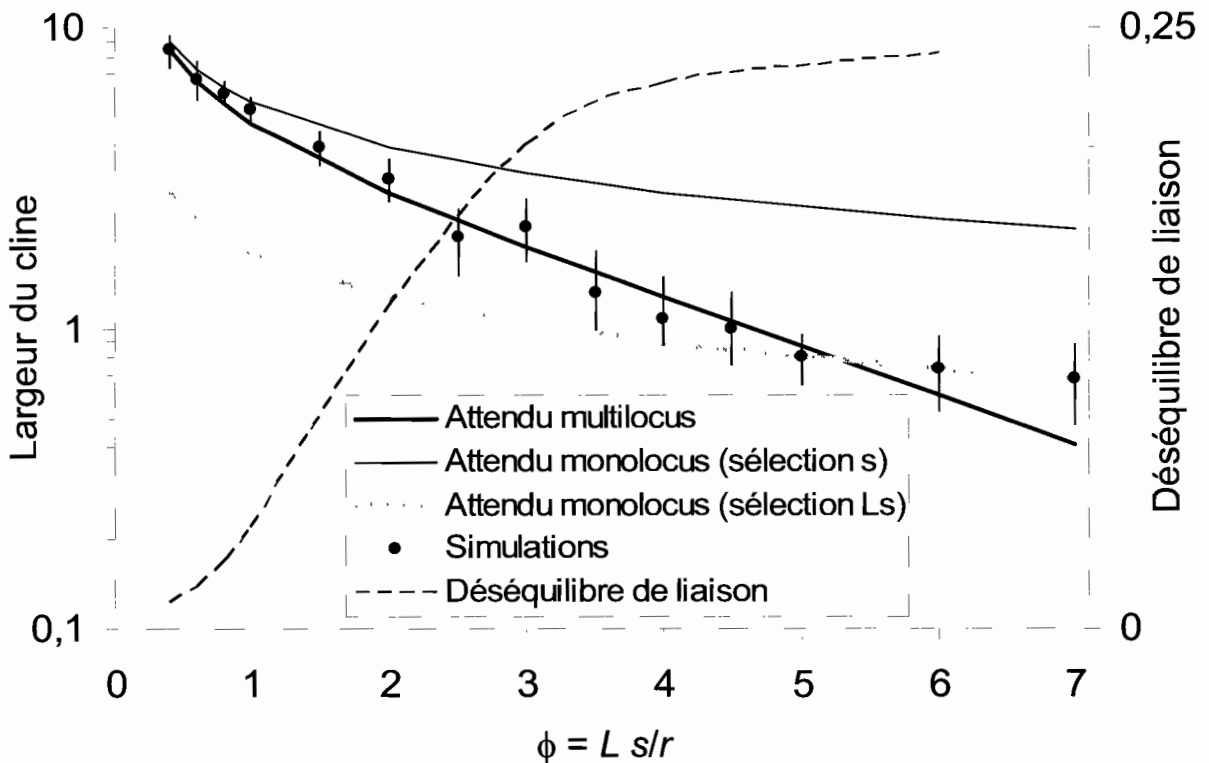
où *x* est la coordonnée sur le transect et *x*<sub>0</sub> la coordonnée du point de rencontre. La largeur du cline  $\omega$ , définie comme l'inverse de la pente maximale, est :

$$\omega = 4\sqrt{\frac{\sigma^2}{2s}}$$

Différents modèles explorent le type de sélection : endogène, avec sous-dominance ou épistasie (incompatibilités Dobzhansky-Muller), ou exogène au niveau d'une frontière environnementale (transition abrupte) ou d'un écotone (transition graduelle). La forme des clinés n'est que très légèrement affectée par le type de sélection (Barton et Gale 1993) et la largeur du cline diminue quand la migration

diminue ou quand la sélection, ou toute autre force de cohésion, augmente.

Lorsque plusieurs locus interviennent dans le maintien de la cohésion des génomes parentaux, il peut se créer des interactions entre les locus. Ces interactions peuvent être décrites par le déséquilibre de liaison qui mesure l'association statistique entre paires de gènes, en négligeant les associations d'ordre supérieur (Kruuk *et al.* 1999). Le déséquilibre de liaison est maintenu par la sélection et il est d'autant plus fort que la sélection est forte. La liaison physique augmente également le déséquilibre de liaison mais ne suffit pas par elle seule à le maintenir, et elle n'est pas indispensable. Ces deux paramètres (sélection et liaison physique) peuvent être synthétisés dans le coefficient de couplage qui est simplement le rapport entre les deux  $s/r$ , où *s* est le désavantage hybride moyen à un locus et *r* le taux de recombinaison moyen entre deux locus (Barton 1983). Lorsque le coefficient de couplage n'est pas trop grand, toutes les caractéristiques statistiques d'un cline sont fonction du coefficient de couplage sommé sur tous les locus,  $\Phi = Ls/r$  où *L* est le nombre de locus sous sélection. Quand  $\Phi$  est petit (disons  $\Phi < 1$ ), tel que le déséquilibre de liaison est faible (sélection faible et peu de liaison), alors les locus se comportent de manière indépendante et la largeur de chaque cline est celle attendue par la théorie mono-locus. Quand  $\Phi$  est grand (disons  $\Phi > 4$ ), tel que le déséquilibre de liaison est fort (sélection forte ou/et liaison forte), alors le génome entier se comporte comme un seul locus subissant une sélection d'intensité *Ls*. On dit parfois que les génomes sont « congelés ». Entre ces deux états, à



**Figure 5** Comparaison des largeurs de clinés obtenus par simulations aux résultats analytiques de Barton (1983) en fonction de  $\Phi$ , le coefficient de couplage sommé sur les locus ( $\Phi = Ls/r$ ). Le nombre de gènes est *L* = 10, la migration est

*m* = 0,2 et la recombinaison entre locus *r* = 0,5. Les largeurs de clinés sont en axe principal (à gauche) sur une échelle logarithmique, le déséquilibre de liaison est en axe secondaire (à droite).

## Encadré 2

## La zone d'hybridation des souris domestiques en Europe



Deux sous-espèces de souris du complexe *Mus musculus* sont présentes sur le continent européen : *M. m. domesticus* (à l'ouest) et *M. m. musculus* (à l'est). Les deux taxons se distinguent par des différences morphologiques ténues (Zimmerman 1949) et des marqueurs moléculaires diagnostiques (Boursot *et al.* 1993). Ils se rencontrent le long d'une zone d'hybridation qui s'étend du Danemark à la Bulgarie (Figure 6). Cette zone d'hybridation correspondrait à un contact secondaire entre les deux taxons, originaires d'Asie, *M. m. domesticus* ayant colonisé le bassin méditerranéen pendant que *M. m. musculus* s'étendait par l'Europe centrale (Boursot *et al.* 1996). Cette zone d'hybridation est intéressante car elle permet d'illustrer différents aspects des barrières aux flux de gènes.

Afin d'expliquer le maintien de cette zone d'hybridation, des facteurs exogènes ont tout d'abord été évoqués, comme la limite entre les climats océanique et continental ou entre des gammes de températures différentes (Klein *et al.* 1987). Cependant, il est maintenant démontré que la transition rapide d'un taxon à l'autre (une vingtaine de km) en différents points de la zone d'hybridation (Raufaste *et al.* 2005 ; Macholán *et al.* 2007), est la conséquence d'une contre-sélection endogène des hybrides.

Toutes les régions du génome ne sont pas affectées de la même façon (Teeter *et al.* 2008). Par exemple, les locus liés aux chromosomes sexuels présentent des clines bien plus abruptes que la plupart des marqueurs autosomiaux. Il n'existe quasiment pas de populations intermédiaires pour le chromosome Y et les largeurs des clines aux locus du chromosome X sont de quelques kilomètres seulement (Raufaste *et al.* 2005, Macholán *et al.* 2007). Dans des croisements expérimentaux, les mâles hybrides de première génération (F1) présentent de forts taux de stérilité et les femelles F1 présentent une forte réduction de fécondité (Britton-Davidian *et al.* 2005). Des facteurs de stérilité ont récemment été cartographiés sur le chromosome X (Oka *et al.* 2004, Storchova *et al.* 2004).

De façon intéressante, les charges parasitaires en helminthes (cestodes hépatiques et intestinaux, nématodes intestinaux) sont plus élevées dans les populations de la zone hybride (Sage *et al.* 1986, Moulia *et al.* 1991) que chez les souris des populations parentales des deux sous-espèces. Les

infestations au laboratoire ont confirmé une forte susceptibilité aux parasites de lignées issues de populations hybrides. Les charges parasitaires obtenues après infestation expérimentale sont principalement le reflet de la capacité immunitaire des individus à établir une réponse efficace aux parasites (Moulia *et al.* 1993, Derothe *et al.* 2004). La raison de cette plus grande susceptibilité ne semble pas être une incompatibilité directe des gènes du système immunitaire des parents, mais plutôt un état physiologique général qui interdit aux bons signaux d'être produits au bon moment. Les souris hybrides seraient ainsi victimes des effets pléiotropes d'une fonction autre que la réponse immunitaire.

La zone d'hybridation coïncide à plusieurs endroits avec des barrières physiques au flux génique comme des rivières ou des collines (Sage *et al.* 1986, Raufaste *et al.* 2005, Macholán *et al.* 2007). Cette observation illustre un attendu classique de la théorie des zones d'hybridation : les clines des gènes sous sélection viennent se caler secondairement au niveau de barrières physiques au flux de gènes (Barton 1979).

Pour finir, les clines associés à cette zone d'hybridation semblent légèrement asymétriques, suggérant une introgression plus forte dans *musculus* que dans *domesticus*. Des asymétries comportementales ont été démontrées entre les deux sous-espèces. On observe que les mâles *domesticus* ont un comportement plus agressif que les mâles *musculus*. Par ailleurs, les femelles *musculus* présentent une préférence sexuelle pour leur propre sous-espèce, reposant sur des signaux olfactifs présents dans l'urine, au contraire des *domesticus* qui n'ont pas de préférence (Smadja et Ganem 2005). À première vue, cette asymétrie va à l'encontre des patrons d'introgression. Cependant, si l'homogamie a évolué en réponse à l'introgression, la zone a pu se mettre secondairement en mouvement, ce qui expliquerait les queues d'introgression dans la sous-espèce en expansion (Moran 1981).

La compréhension des barrières aux flux de gènes implique différents domaines tels que la biologie expérimentale, la biologie moléculaire, la parasitologie, l'immunologie et l'écologie comportementale. Avec le développement des outils de la génomique, ces études, qui se multiplient le long de la zone d'hybridation, devraient à terme nous permettre d'accéder aux bases génétiques de l'isolement reproductif.

mesure que  $\Phi$  augmente, le déséquilibre de liaison augmente et chaque locus est de plus en plus affecté par la sélection agissant sur les autres locus. Ceci est illustré dans la comparaison des largeurs de clines mono- et multi-locus, présentée dans la Figure 5.

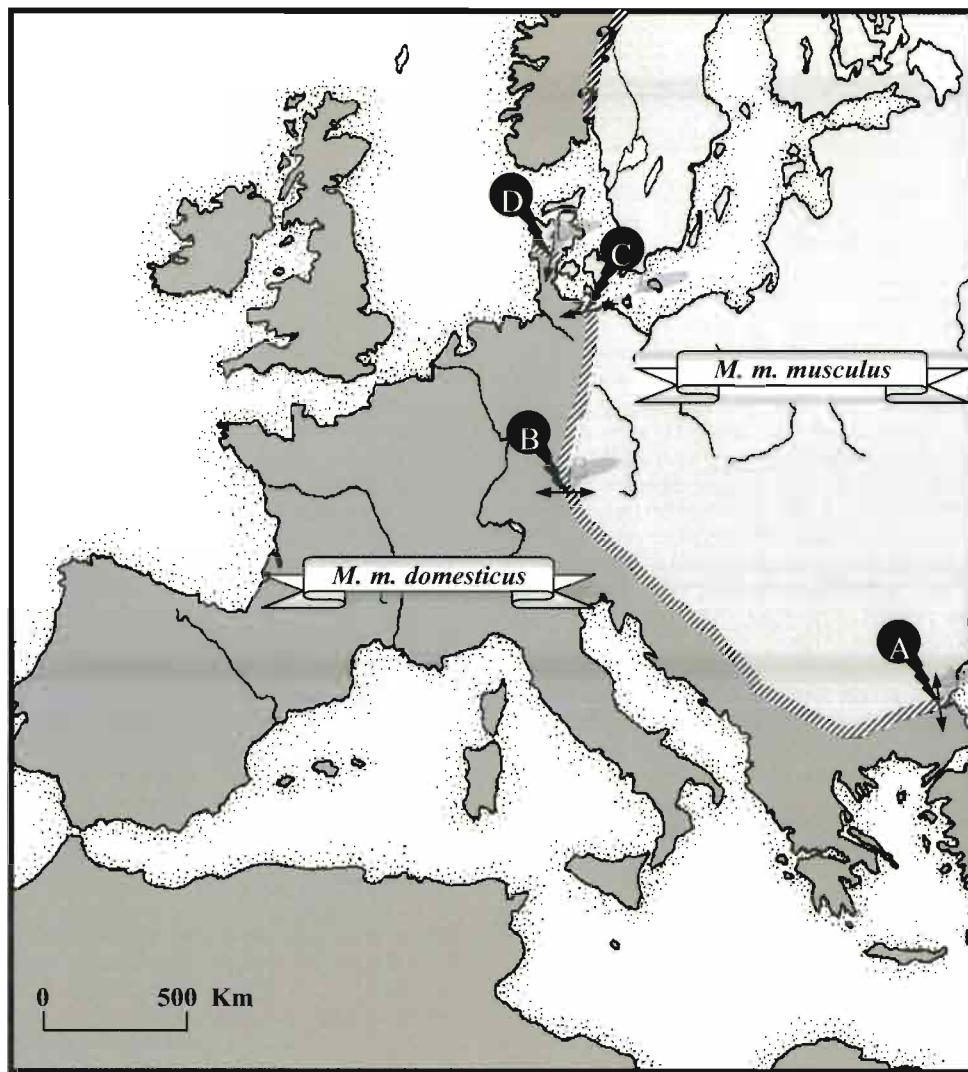
De la même façon que les locus sélectionnés vont subir l'action d'autres locus sélectionnés, les locus neutres vont également être influencés. Il existe trois raisons pour que les flux géniques neutres soient ralentis dans une zone d'hybridation :

- (i) il est prédit que les clines des gènes sous sélection viennent se caler au niveau de zones au flux génique restreint, c'est-à-dire des barrières physiques (Barton 1979) ;

- (ii) la contre-sélection des hybrides entraîne une baisse de la densité efficace des populations hybrides, et par conséquent du flux génique efficace. C'est l'effet puits hybride (« *hybrid sink* », Barton 1980).

- (iii) le déséquilibre de liaison avec les gènes sélectionnés va réduire le flux génique entre les deux fonds génomiques (Barton et Bengtsson 1986).

Ces trois effets sont pris simultanément en compte par Barton (1986). La barrière au flux génique neutre est bien décrite en la formulant en fonction de la valeur sélective moyenne dans la population hybride centrale. Quand cette dernière est en dessous de la moitié de la valeur sélective moyenne dans les



**Figure 6** Distribution des deux sous-espèces européennes du complexe *Mus musculus*. La zone d'hybridation est représentée en hachuré. Les points d'interrogation dans la partie la plus au nord illustrent des incertitudes quant aux limites de répartitions

des deux sous-espèces. Les lettres représentent les quatre points de la zone hybride les plus étudiés : A, Bulgarie ; B, Sud de l'Allemagne ; C, Est de la région Holstein en Allemagne ; D, le Jutland au Danemark. (Modifiée d'après Derothe 1999).

populations parentales pures ( $\Phi > 2$ ), le flux génique neutre commence à être ralenti, même si le locus neutre n'est pas physiquement lié aux locus sélectionnés.

Il est nécessaire d'être toujours conscient de l'aspect dynamique du flux de gènes au travers d'une barrière génétique. La description de la diversité génétique neutre dans une zone d'hybridation ne correspond pas à une situation d'équilibre vrai. Les fréquences alléliques tendent à s'homogénéiser, un processus appelé introgression (Figure 4). Cependant, le temps nécessaire pour atteindre l'homogénéité peut être tellement long que d'autres effets interviennent comme par exemple la dérive génétique. Quoiqu'il en soit, l'observateur n'ayant le plus souvent pas accès aux gènes directement impliqués dans l'isolement reproductif (les seuls gènes formant un cline stable), il doit se contenter d'inférences indirectes basées sur l'étude de marqueurs génétiques. Il doit garder à l'esprit ce lien indirect entre génotypes analysés (marqueurs) et gènes d'isolement. Trop souvent pourtant, des auteurs font le raccourci de considérer les marqueurs utilisés comme

des indicateurs directs du statut spécifique d'un individu. La confusion réside peut-être dans l'utilisation du mot hybride pour désigner un mélange d'allèles hétéros spécifiques, que ce soit des marqueurs ou des gènes d'isolement. Il est en effet possible de définir deux types d'individus hybrides. Il y a d'une part les hybrides qui possèdent des allèles des deux taxons aux gènes d'isolement. Ce sont les hybrides auxquels il faut s'intéresser pour l'étude des mécanismes d'isolement entre taxons. Ils sont issus d'une ou quelques générations de croisements impliquant des parents des deux taxons. Ces hybrides possèdent également des allèles des deux taxons aux marqueurs neutres. D'autre part, il y a les hybrides qui ne possèdent les allèles que d'un seul taxon aux gènes d'isolement, mais qui possèdent les allèles des deux taxons pour certains marqueurs. Ces hybrides sont issus d'un grand nombre de générations ayant permis d'intégrer des allèles originaires d'un taxon dans le fond génétique de l'autre. Ces hybrides devraient s'appeler individus introgressés. De même, les populations hybrides sont des populations pour lesquelles les

allèles caractéristiques des deux taxons sont présents en fréquence intermédiaire. Lorsque la population est fixée pour les allèles d'un taxon aux gènes d'isolement, mais est polymorphe pour les locus neutres, ces populations sont appelées introgressées. Dans les populations où les deux fonds génétiques co-existent, il y aura peu de mélange d'allèles des deux taxons dans les mêmes individus puisque les mécanismes d'isolement reproductif seront à l'œuvre pour maintenir la cohésion des deux fonds génétiques. Les associations entre allèles du même taxon seront très fortes aux gènes d'isolement, mais également détectables aux marqueurs neutres sous la forme de déséquilibres de Hardy-Weinberg (HW) et de liaison (voir Chapitre 3). La constitution d'hybrides dans ces populations va tendre à diminuer les déséquilibres de HW dès la première génération et les déséquilibres de liaison lors des générations d'hybridations suivantes. Cependant, l'isolement reproductif contribuera à les maintenir non nuls. Ce type de population hybride est parfois qualifié de population en mélange. Dans les populations introgressées, les individus ne sont plus structurés dans deux fonds génétiques différents, et les déséquilibres de HW et de liaison chutent à zéro, malgré la ségrégation d'allèles hétérospécifiques (Bierne *et al.* 2003).

## 2.2 Isolement pré-zygotique

Il existe de nombreux mécanismes qui interviennent avant la fécondation et empêchent la formation même des hybrides. On parle alors de mécanismes d'isolement pré-zygotique.

### 2.2.1 Isolement écologique

L'isolement écologique pré-zygotique concerne notamment les différences qui restreignent les probabilités de rencontre entre deux espèces, c'est-à-dire les différences de préférences d'habitats, les différences de vecteurs (par exemple de pollinisateurs pour les plantes), ou encore des décalages temporels dans la période de reproduction (Schluter 2001). Si, comme on va le voir ci-dessous, il existe de nombreuses observations d'isolement écologique entre deux espèces, il est cependant toujours difficile de savoir si cet isolement a été la cause première de la spéciation, ou une simple conséquence.

#### 2.2.1.1 Isolement écologique lié à habitat

On dit qu'il y a un isolement écologique pré-zygotique lié à l'habitat quand l'existence de niches écologiques distinctes pour deux espèces entraîne une réduction de la probabilité de rencontres interspécifiques. Il faut bien distinguer ce phénomène de celui de l'allopatrie. En allopatrie, les probabilités de rencontres entre taxa sont réduites par des barrières extrinsèques. L'isolement écologique pré-zygotique repose uniquement sur des différences génétiques entre les espèces, sur la capacité à survivre dans les différents habitats ou sur un choix actif des habitats, et non sur des barrières extrinsèques (Rundle et Nosil 2005).

Parmi les exemples classiques d'isolement par l'habitat, les crapauds du genre *Bombina* dispersent de façon non aléatoire vers deux types d'habitats, flaques ou mares, rencontrés dans une zone d'hybridation en Croatie (MacCallum *et al.* 1998). Par ailleurs, de nombreux insectes phytophages, comme la mouche *Rhagoletis pomonella* (Bush 1969, voir aussi Paragraphe 3.2.3.2), copulent sur leurs plantes hôtes.

On parle alors de plante « rendez-vous ». Le choix de la plante a probablement une base génétique et permet un isolement reproductif efficace.

Les plantes et les champignons ne peuvent pas choisir directement leurs habitats (même si l'attraction de vecteurs particuliers des graines peut être considérée comme une forme de choix d'habitat). Chez ces espèces, l'isolement écologique repose donc principalement sur la valeur sélective réduite des migrants dans certains habitats (Nosil *et al.* 2005). Chez les champignons parasites de plantes par exemple, de nombreuses espèces sont spécialisées sur un petit nombre de plantes et se croisent sur leurs plantes hôtes. Ne peuvent donc se croiser entre eux que des individus spécialisés, c'est-à-dire ayant réussi à infecter et à croître sur les mêmes espèces de plantes (Giraud *et al.* 2006, Giraud 2006a). La spécialisation constitue donc une barrière écologique pré-zygotique efficace et importante dans la nature. Ainsi plusieurs espèces de champignons ascomycètes du genre *Ascochyta*, responsables de l'antracnose de diverses légumineuses, se maintiennent différenciées en sympatrie sans autre barrière reproductrice connue que cette spécialisation (Peever 2007). De même, chez les plantes, des graines migrantes peuvent ne pas arriver à donner de plantes adultes dans certains habitats. Ainsi les chênes blanc (*Quercus gambelii*) et gris américains (*Q. grisea*) ne peuvent chacun pousser que sur certains types de sols qui ont des caractéristiques différentes. Il s'ensuit que les flux de pollen, et donc les probabilités d'hybridation, sont très fortement réduits entre les deux espèces (Howard *et al.* 1997). Dans ce cas, pour montrer que c'est l'habitat qui entraîne un isolement reproductif et non des différences de cortège de pollinisateurs par exemple, il est nécessaire de montrer que faire pousser les plantes en jardins communs augmente les taux d'hybridation. De telles expériences avec différents types de sols ont ainsi permis de conclure par exemple que l'isolement reproductif entre deux sous-espèces d'armoises (*Artemisia tridentata tridentata* et *A. tridentata vaseyana*) était principalement expliqué par des différences de valeur sélective sur des sols différents (Wang *et al.* 1997).

#### 2.2.1.2 Isolement écologique lié à des vecteurs

Un autre type d'isolement écologique est celui lié à des vecteurs. Les cas les plus fréquents sont les pollinisateurs d'angiospermes. Des fleurs sympatriques dont les pollinisateurs sont strictement spécifiques ne pourront pas se féconder mutuellement. Pour documenter ce type d'isolement, observer les visites d'insectes sur des fleurs est insuffisant, car tous les visiteurs ne sont pas efficaces pour polliniser. Des expériences consistant à suivre la dispersion de poudre fluorescente, préalablement déposée sur des fleurs, ont montré que la spécificité des pollinisateurs de deux espèces de silènes (*Silene latifolia* et *S. dioica*) en sympatrie réduisait fortement les probabilités d'hybridation (Goulson et Jerrim 1997). Les exemples les plus frappants d'isolement par les pollinisateurs se trouvent parmi les mutualismes forts. Les figuiers (*Ficus sp.*) sont pollinisés par des insectes de la famille des Agaonides (voir Chapitre 15), et leur fournissent en échange un abri et de la nourriture pour leurs larves dans les figues. Chez plusieurs espèces, ce mutualisme est hautement spécifique : une seule espèce d'Agaonide peut entrer dans les figues d'une espèce donnée de figuier, ce qui réduit pratiquement à zéro les probabilités d'hybridation entre espèces de figuiers (Weiblen 2001).

Certains champignons utilisent également des insectes pour disperser leurs spores, comme les *Epichloë*, des endophytes d'herbes. Les spores d'*Epichloë* sont dispersées par des mouches, dont les larves se développent sur les organes sexuels des champignons. Cette symbiose peut promouvoir une certaine spécificité, et il semble qu'effectivement les croisements entre différentes espèces d'*Epichloë* soient rares du fait du comportement des mouches (Bultman et Leuchtman 2003).

### 2.2.1.3 Isolement temporel

Le dernier type d'isolement écologique pré-zygotique est l'isolement temporel, qui a lieu quand des espèces se reproduisent à des moments différents, ce qui réduit la probabilité d'hybridation. Chez les plantes, la période de floraison peut par exemple être décalée suite à des réponses différentes à des signaux environnementaux. Ainsi, quatre espèces de fleurs du genre *Clarkia* (Onagracées) en Californie fleurissent à des moments différents, qui sont déterminés par la température et l'humidité du sol où elles poussent (Vasek et Sauer 1971). Les différences de phénologie peuvent aussi être de simples effets pléiotropiques d'adaptation à des habitats différents. Si des plantes fleurissent à certains degrés d'humidité et de température des sols, et qu'elles poussent dans des habitats différents, elles fleuriront automatiquement à des moments différents.

L'isolement temporel est assez fréquent chez les parasites, car le moment de reproduction est obligatoirement lié à la phénologie de leur hôte (Théron et Combes 1995). L'isolement temporel est également assez répandu chez les animaux aquatiques qui relâchent directement leurs gamètes dans l'eau. Chez certains saumons (*Oncorhynchus gorbuscha*) qui se reproduisent un an sur deux, les saumons qui se reproduisent en années paires sont génétiquement isolés des saumons qui se reproduisent en années impaires (Aspinwall 1974). On ne sait cependant pas avec certitude si ce décalage temporel a été la cause première de la spéciation, ou une simple conséquence.

### 2.2.2 Reconnaissance entre partenaires sexuels et isolement comportemental

En l'absence d'isolement écologique, les éventuels partenaires sexuels des deux taxa (ou leurs gamètes) ont la possibilité de se trouver au même endroit au même moment. Avant que la fécondation n'ait lieu cependant, il existe souvent une phase de reconnaissance des partenaires sexuels. C'est ce que Paterson (1985) appelle le SMRS (*Specific Mating Recognition System*) suggérant même que les espèces devraient être circonscrites en fonction de la reconnaissance des conspécifiques, plutôt que par l'isolement vis-à-vis des autres espèces. Dans ce domaine, les animaux ont développé des systèmes de reconnaissance complexes qui font intervenir des signaux visuels, tactiles, auditifs, chimiques et des séquences comportementales parfois très élaborées (par exemple Figure 7). Dans tous les cas, il faut une adaptation entre émetteur et récepteur. Suivant les espèces, ces signaux peuvent être utilisés en totalité ou non, séquentiellement ou simultanément.

Par ailleurs, leurs rôles respectifs varient suivant les groupes d'espèces. Ainsi les signaux visuels et auditifs semblent prépondérants chez les oiseaux. Chez les insectes, la

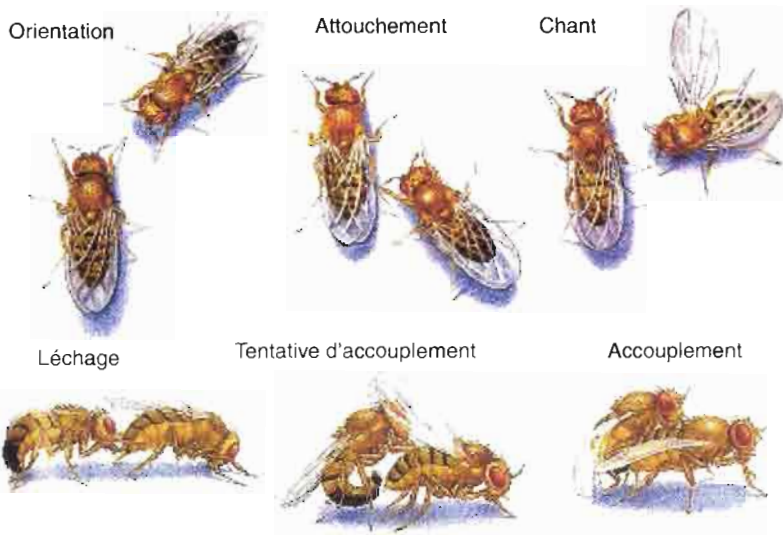
communication chimique, *via* l'émission de phéromones d'attraction sexuelle, est primordiale. Parmi les cas les plus étudiés, il y a celui des drosophiles du sous-groupe *melanogaster*, et en particulier *D. melanogaster*, *D. simulans* et *D. sechellia*. Chez ces espèces, une partie de la reconnaissance des partenaires se fait par l'intermédiaire d'hydrocarbures cuticulaires. Ce sont des acides gras généralement polyinsaturés, synthétisés dans les corps gras et les œnocytes localisés sur l'épiderme de l'abdomen. Leur synthèse nécessite des élongases pour allonger des chaînes carbonées et des désaturases pour l'établissement de doubles liaisons. Les profils d'hydrocarbures varient de façon qualitative et/ou quantitative (présence/absence de tel ou tel composé, rapport entre deux composés) entre espèces. Chaque espèce possède donc son bouquet phéromonal, les deux sexes pouvant avoir des bouquets différents. Ainsi, le 7,11-heptacosadiène (7-11 HD) et le 5-9 heptacosadiène (5-9 HD) sont des composés caractéristiques des femelles de *D. melanogaster*, alors que les mâles de cette espèce possèdent plutôt du 7-tricosène et du 7-pentacosène (Ferveur *et al.* 1996). Ces signatures sont si fines que l'existence de différences intraspécifiques est vraisemblablement à l'origine d'un début d'isolement reproductif pré-zygotique entre souches européennes et africaines chez *D. melanogaster*. Par exemple, une petite délétion de 16 paires de bases dans le promoteur du gène *Desat2*, impliqué dans la mise en place d'une double liaison, peut être à l'origine d'une modification du rapport entre le 7-11 HD et le 5-9 HD. Ainsi, les femelles des souches africaines ayant un gène *Desat2* fonctionnel affichent principalement du 5-9 HD, au contraire des souches européennes qui sont affectées par cette délétion. Ceci se traduit par une reconnaissance des différentes origines par les individus lorsque les deux populations sont confrontées lors de tests comportementaux.

Les signaux sonores sont également importants, aussi bien pour des partenaires qui se voient que plus encore pour ceux qui ne se voient pas pour de multiples raisons. Ainsi, en milieu dense (forêt, prairie, etc.), une première approche des deux partenaires peut se faire sur cette base. C'est le cas pour de nombreux insectes. De même, les grenouilles émettent des chants si spécifiques qu'ils sont devenus un des critères utilisés pour distinguer les espèces. Enfin, il a été montré que la communication acoustique joue un rôle primordial dans les milieux fermés tels que des forêts tropicales. Ainsi, des « bandes polyspécifiques » de cercopithèques ont pu être observées en Côte d'Ivoire ou dans les forêts du nord-est du Gabon. Elles regroupent plusieurs espèces partageant les mêmes signaux d'alarme, et de cohésion, tout en ayant des signaux spécifiques de reconnaissance sexuelle.

Dans le cadre de leur relation, émetteur et récepteur sont en étroite interaction dans un environnement où de multiples signaux sont échangés. Par ailleurs, il existe une variabilité du signal émis, de même qu'une fenêtre de réception. Dans les deux cas, les largeurs d'émission et de réception ont une base génétique permettant que cette interaction évolue sous l'effet de la sélection naturelle (voir aussi encadré pollution sonore dans le Chapitre 18).

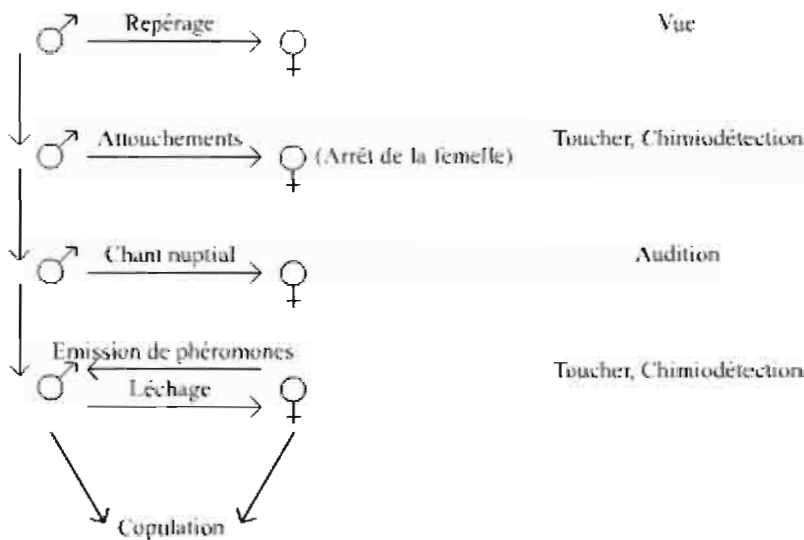
### 2.2.3 Isolement mécanique

Une fois la reconnaissance des partenaires effectuée, un autre type d'isolement peut intervenir en raison d'une



## SEQUENCE DE LA PARADE NUPTIALE

## SENS MIS EN JEU



**Figure 7** Comportements pré-copulatoires des drosophiles *Drosophila melanogaster*. (D'après Hall 1994, Yamamoto et Nakano 1999).

inadéquation mécanique entre les pièces génitales des deux partenaires chez les espèces à fécondation interne. De nombreux exemples viennent des animaux et plus particulièrement des arthropodes.

Les pièces génitales (genitalia) mâles sont des structures qui évoluent rapidement au point de constituer de véritables critères pour les systématiciens. Trois principales hypothèses sont généralement évoquées pour expliquer l'évolution des genitalia. La première hypothèse, dite clé-serrure, considère que les genitalia sont fortement canalisés par une sélection directe stabilisatrice découlant de la forte dépendance de ce caractère à des croisements assortis. La deuxième hypothèse suggère que les pièces génitales sont l'objet d'une sélection indirecte, due à des gènes à effets pléiotropes déterminant à la fois des caractères morphologiques généraux et des pièces génitales. La troisième hypothèse, quant à elle,

considère que l'évolution des genitalia résulte d'une sélection directionnelle. Bien qu'antérieure à Darwin, la première hypothèse est actuellement délaissée dans la mesure où aucune de ses prédictions n'a été observée. Par ailleurs, elle ne garantit pas une évolution rapide. Les deux autres hypothèses gardent leurs tenants et leurs détracteurs. Ceci dit, un consensus semble actuellement se dégager pour reconnaître l'importance de la sélection sexuelle dans l'évolution des genitalia. La sélection sexuelle, qui découle des différences de succès reproducteur entre individus (voir Chapitre 11), produit en théorie une sélection directe et souvent directionnelle sur les genitalia, ce qui tendrait à privilégier la troisième hypothèse.

À titre d'illustration, on peut revenir aux drosophiles, chez lesquelles une très grande variabilité interspécifique existe pour de nombreux caractères. Ainsi, les différences

morphologiques des genitalia mâles des espèces du sous-groupe *melanogaster* sont proportionnelles au temps de divergence entre les espèces (Lachaise *et al.* 1988). Au sein de la famille des *Drosophilidae*, il existe d'importantes variations de la taille des spermatozoïdes. La longueur des spermatozoïdes varie en effet de 0,36 mm chez *D. pseudoobscura* à plus de 57 mm chez *D. bifurca*, soit 10 fois la longueur du corps des mâles (record du monde). Les femelles sont capables de différer la fécondation après une copulation en stockant les spermatozoïdes dans des spermathèques. L'étude des spermathèques des femelles montre une parfaite adéquation avec la longueur des spermatozoïdes des mâles, suggérant une évolution conjointe des caractères mâles et femelles.

Au-delà des grandes différences observées, même entre espèces phylogénétiquement très proches, l'étude des bases génétiques de ces variations n'a été entreprise que très récemment. À partir de plusieurs études menées sur les scarabées, les drosophiles et les araignées, il semble que même si des composantes de dominance et d'épistasie persistent, la variance interspécifique est essentiellement additive (Arnqvist 1997a, Sasabe *et al.* 2007). L'évolution rapide de ce caractère pourrait donc être expliquée par un déterminisme génétique simple.

#### 2.2.4 Isolement et incompatibilité gamétique ou génomique

La fécondation nécessite la rencontre des gamètes et la reconnaissance des gamètes, ce qui n'est pas le moindre des problèmes car plusieurs phénomènes peuvent soit empêcher cette rencontre, soit conduire à une incompatibilité entre les gamètes.

Chez les espèces à fécondation interne, il peut y avoir destruction des gamètes mâles dans les voies génitales femelles. Pour les espèces à fécondation externe comme interne, il faut une complémentarité moléculaire des enveloppes d'ovules (zone pellucide) et de spermatozoïdes, un système moléculaire de reconnaissance des gamètes de type « clé-serrure » d'autant plus fiable que la fécondation est externe car la confrontation entre gamètes d'espèces différentes doit y être fréquente (Vacquier 1998, Swanson et Vacquier 2002). Par exemple, chez les mammifères, une série de réactions est nécessaire avant la fécondation : la *capacitation* des spermatozoïdes (perte de la coque de protéines qui l'entoure), suivie de la *réaction acrosomiale* (fragmentation de la membrane acrosomiale permettant la libération des enzymes contenu dans l'acrosome et pénétration dans l'ovule) et enfin la *réaction corticale* (modification de la paroi de l'ovule) qui bloque l'entrée de nouveaux spermatozoïdes et empêche la polyspermie. Bien que la capacitation ne semble pas être spécifique, la modification de chacune de ces étapes peut être un frein à la rencontre et à la reconnaissance des gamètes.

Au-delà de ces phénomènes d'incompatibilité intrinsèques aux espèces considérées, il ne faut pas oublier qu'un organisme peut être l'hôte de nombreux autres organismes. Ainsi, plus de 20 % des arthropodes hébergent des  $\alpha$ -protéobactéries endosymbiotiques de la famille des *Rickettsiaceae* : les *Wolbachia* (Werren 1997a, b) (voir aussi Chapitre 15). Ces bactéries sont généralement très abondantes dans les cellules de la lignée germinale des hôtes. Chez les drosophiles, plusieurs milliers de bactéries peuvent être présentes dans un seul œuf. Ces bactéries sont responsables de

nombreux phénomènes liés à la reproduction de leur hôte, comme la mortalité des mâles, la féminisation des mâles, l'induction de parthénogenèse thélytoque<sup>1</sup> et l'incompatibilité cytoplasmique. Lors de la féminisation des mâles, cas rencontré chez les cloportes, les mâles génétiques deviennent des femelles phénotypiques fonctionnelles parce que la bactérie bloque le développement de la glande androgène (Werren *et al.* 2008). Les mâles génétiques infectés n'émettent alors plus de spermatozoïdes mais des ovules et doivent se croiser avec des mâles non infectés. En cas d'incompatibilité cytoplasmique, un mâle dont la lignée germinale est infectée ne pourra avoir une descendance normale que lors d'un croisement avec une femelle infectée par la même bactérie ou par une bactérie compatible (Werren *et al.* 2008). Un croisement entre un mâle infecté et une femelle non infectée produit peu ou pas de descendants. Ce résultat est interprété comme le fait d'une incompatibilité entre les gamètes des deux partenaires, liée à un système poison-antidote<sup>2</sup>. Ainsi, le matériel génétique des mâles infectés subirait une modification (de nature actuellement inconnue) de la part des bactéries avant que celles-ci soient évacuées des spermatozoïdes matures. Une fois dans l'ovule, et seulement si la femelle est infectée par la même bactérie, cette modification pourrait être levée et permettre un développement normal du zygote. Dans le cas contraire, des anomalies de ségrégation des chromosomes semblent se produire. Dans ce système, la même bactérie induit la modification et le sauvetage du matériel génétique des mâles. Toutefois, les hôtes peuvent être infectés par plusieurs bactéries, chacune provoquant des incompatibilités cytoplasmiques. Dès lors, on comprend aisément que des espèces proches, voire des populations de la même espèce, hébergeant des *Wolbachia* différentes peuvent rapidement se retrouver isolées génétiquement, bien qu'elles présentent peu ou pas de divergence génétique. De tels phénomènes ont été suspectés chez deux espèces phylogénétiquement proches de guêpes du genre *Nasonia* (*N. longicornis* et *N. giraulti*) qui hébergent des *Wolbachia* différentes et où l'on observe une levée partielle de l'isolement reproductif après un traitement à la tétracycline visant à éliminer les bactéries endosymbiotiques (Rokas 2000, Telschow *et al.* 2005). L'importance des *Wolbachia* dans les processus de spéciation reste à évaluer.

Enfin des éléments transposables (voir Chapitre 5) peuvent causer une incompatibilité cytoplasmique (qui n'est jamais totale). On comprend facilement que, pour ces séquences mobiles comme pour les bactéries endosymbiotiques, la multiplication de tels systèmes peut être à l'origine d'un isolement et à défaut renforcer un isolement dû à une autre cause (Capy *et al.* 1997).

### 2.3 Conclusion

Pour comprendre les phénomènes de spéciation, il est important d'appréhender quelles sont les parts respectives des différentes barrières dans l'isolement reproductif total qui existe entre deux espèces définitivement divergentes, et

<sup>1</sup>. Descendance uniquement femelle issue d'un gamète femelle non fécondé.

<sup>2</sup>. Les systèmes poison-antidotes sont dus à des gènes très liés, l'un induisant la production d'un poison extra-cellulaire, l'autre produisant un antidote intracellulaire. Ainsi en présence de cellules portant le couple poison-antidote, les cellules ne portant pas ces gènes ne possèdent pas l'antidote et meurent sous l'action du poison.



quelle est (ou a été) l'évolution de ces parts respectives au cours du temps. En effet, une barrière reproductive qui joue un rôle important à l'heure actuelle n'a pas forcément été la cause initiale de la spéciation. Si des populations ont divergé en allopatrie par exemple, jusqu'à ce qu'un isolement post-zygotique apparaisse, puis se retrouvent en sympatrie par contact secondaire, un isolement pré-zygotique peut être sélectionné par renforcement (Paragraphe 4). Une fois ce processus achevé, l'isolement pré-zygotique apparaîtra alors comme le plus important dans les barrières aux flux de gènes contemporains : en agissant avant les barrières post-zygotiques, il empêche leur expression. C'est cependant l'isolement post-zygotique qui aura été la première barrière reproductive et aura causé l'évolution de la barrière pré-zygotique. Etudier l'ordre d'apparition des différentes barrières évolutives est essentiel mais peut ne pas être aisé : des analyses comparatives sur un grand nombre de taxa sont nécessaires, mais sont encore rares (Coyne et Orr 1997, Le Gac et Giraud 2008).

### 3 LES MODES DE SPÉCIATION

Il apparaît assez intuitif que des barrières géographiques, comme des montagnes ou des océans, puissent stopper les flux de gènes entre deux populations. Ce type de spéciation est appelé allopatrique. La spéciation allopatrique est le plus souvent le fruit de barrières géographiques, mais elle peut s'étendre à toute barrière extrinsèque aux organismes, comme par exemple les vecteurs pour certains parasites. Par exemple les *Plasmodium*, protozoaires responsables de la malaria, sont très généralement transmis d'un hôte à l'autre *via* des moustiques. Si les vecteurs sont des espèces de moustiques différentes suivant les espèces hôtes, les *Plasmodium* ne pourront pas changer d'espèce hôte même si plusieurs espèces hôtes sont en sympatrie. Dans la mesure où les insectes reconnaissent les traits des espèces hôtes et non les traits des parasites, ce n'est pas la variation génétique des *Plasmodium* qui détermine la probabilité qu'ils se retrouvent dans le même hôte. Les vecteurs constitueraient alors une barrière extrinsèque pour les parasites (Giraud 2006b).

Par opposition à ce scénario allopatrique, on doit aussi considérer la possibilité qu'une spéciation ait lieu alors même qu'aucune barrière extrinsèque ne s'oppose aux flux de gènes entre espèces naissantes. Les probabilités des croisements entre individus ne dépendent alors que de leurs génotypes. On parle de spéciation sympatrique. Cette distinction allopatrie/sympatrie est utile car les problèmes posés par ces deux types de spéciation sont radicalement différents. Sous un scénario de spéciation allopatrique, les seules difficultés théoriques sont l'émergence de barrières externes et leur maintien pendant un temps suffisant pour qu'une divergence génétique assez grande se mette en place. La faisabilité de la spéciation sympatrique pose au moins deux difficultés théoriques majeures. Tout d'abord, ce scénario suppose la fixation d'allèles qui restreignent les probabilités de croisements entre les individus qui les possèdent et ceux qui ne les portent pas. Or il est *a priori* difficile de concevoir que la sélection naturelle favorise des gènes qui réduisent les probabilités de croisements. Une seconde difficulté réside dans la coexistence des espèces nouvellement formées : deux espèces

ne peuvent en effet coexister en sympatrie que si elles ont des niches écologiques suffisamment différentes.

C'est probablement cette opposition entre un scénario « naturel » et réaliste et un scénario plus improbable mais attrayant qui a fait, et fait encore, de la spéciation un champ de recherches extrêmement dynamique. Par la suite, nous exposerons pour chaque scénario la théorie et détaillerons quelques exemples documentés.

#### 3.1 Spéciation sans flux de gènes — spéciations allopatrique et péripatrique

##### 3.1.1 La théorie

La théorie de la spéciation allopatrique a été rapidement et largement acceptée par la communauté scientifique (Mayr 1942). Des barrières extrinsèques aux flux de gènes peuvent apparaître par exemple suite aux changements climatiques, à la dérive des continents, ou à la formation de montagnes. Si deux populations sont séparées par de telles barrières, des mutations vont apparaître chez certains individus et certaines vont se fixer sous l'effet des processus de tri de manière indépendante dans les deux populations, provoquant leur différenciation. D'autre part, du fait que ces variations touchent tous les caractères des organismes, y compris ceux liés aux modalités de reproduction, si le temps de séparation est suffisant, les deux populations finiront par devenir incompatibles (Paragraphe 2.1). La divergence entre ces deux populations est alors irréversible puisque le retour à la compatibilité reproductive devient extrêmement improbable. La différenciation peut se faire par dérive génétique : comme les populations sont de tailles finies, les fréquences alléliques évoluent par le simple fait du tirage aléatoire des génotypes à chaque génération parmi tous les génotypes possibles. La divergence est alors lente. La divergence peut être plus rapide si les populations se trouvent dans des environnements biotiques ou abiotiques différents, où elles subissent des pressions de sélection différentes. Enfin la divergence allopatrique peut être particulièrement rapide lorsqu'elle est soutenue par certains conflits intersexuels dans les espèces en divergence. On parle même de ces conflits comme d'un « moteur » de spéciation (« *engine of speciation* », Rice et Holland 1997, Rice 1998). Plus précisément, il existe chez de nombreuses espèces un conflit d'intérêt entre mâles et femelles sur le taux de copulation. D'après la théorie de la sélection sexuelle, la valeur sélective des mâles augmente avec le nombre de copulations, alors que la valeur sélective des femelles sature rapidement lorsque le nombre de copulations augmente. Lorsque ces copulations sont coûteuses pour les femelles, celles-ci sont sélectionnées pour « résister » aux mâles et une « course aux armements » peut s'enclencher entre les mâles et femelles autour des copulations, conduisant à une évolution et donc une divergence rapide des traits reproductifs au sein de chaque espèce naissante. Un exemple connu est celui des femelles chez les araignées d'eau (*Gerridae*) qui risquent la noyade sous les « assauts » des mâles au cours de la copulation. On observe chez cette espèce que les mâles disposent de diverses adaptations pour agripper et maintenir leur partenaire, et que les femelles disposent d'une sorte d'aiguillon qui leur sert à repousser les mâles (Arnqvist 1997b).

On distingue parfois deux types de spéciation allopatrique : la spéciation par vicariance, qui sépare une unique population ancestrale en deux grandes populations, et la spéciation péripatrique, dans laquelle une petite population se retrouve séparée de la grande population ancestrale. Une spéciation péripatrique peut se produire par exemple par un événement de colonisation dans un nouvel environnement et être associée à une dérive génétique assez forte, due à l'effet de fondation (voir aussi Chapitre 5).

### 3.1.2 Observations en faveur de la spéciation allopatrique

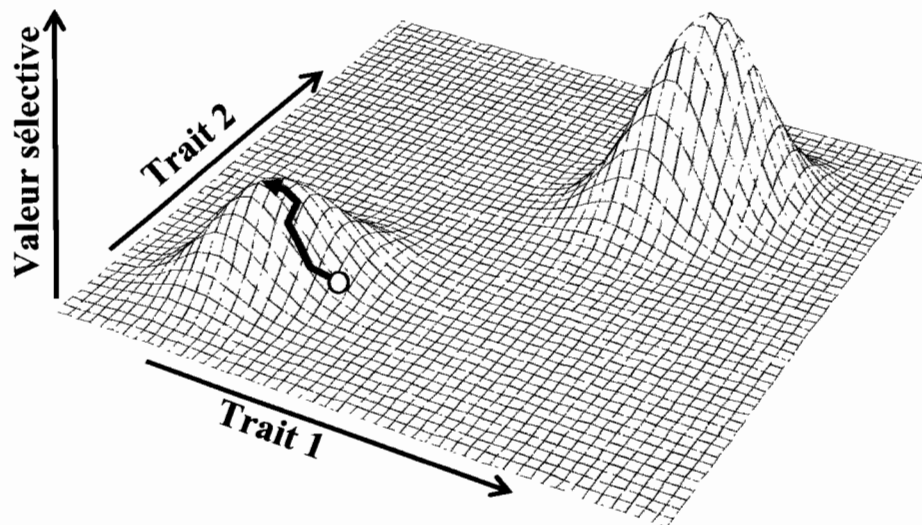
Il existe plusieurs types de preuves à l'appui de la spéciation allopatrique. Le premier concerne les cas de multiples paires d'espèces sœurs séparées par la même barrière géographique. L'isthme de Panama sépare des environnements marins, avec plusieurs paires d'espèces proches, chacune d'un côté de l'isthme (Lessios 1998). Dans ce cas, les estimations des temps de divergence pour plusieurs paires d'espèces proches ont fourni des dates très similaires. Ces données constituent des arguments forts en faveur de spéciations allopatriques liées à l'émergence de l'isthme de Panama et à la dérive des continents. Un autre type de preuves est fourni par des analyses comparatives sur certains groupes taxinomiques, comme les oursins *Diadema*, qui montrent que des espèces sœurs sont toujours allopatriques, alors que des espèces dont la divergence est plus ancienne peuvent avoir des répartitions chevauchantes (Lessios *et al.* 2001). Comme l'avait déjà noté Darwin avec ses pinsons, le fort endémisme observé dans les îles est en accord avec les attendus de la spéciation péripatrique, surtout quand les espèces sœurs se trouvent sur le continent le plus proche. L'exemple le plus étudié est sans doute celui des drosophiles de l'archipel d'Hawaï, dont les 400 espèces représentent un tiers des espèces mondiales de drosophiles (Carson et Kaneshiro 1976). Chaque espèce est endémique d'une île et les drosophiles de l'archipel descendent toutes d'un ancêtre commun unique relativement récent.

### 3.1.3 Expériences de spéciation allopatrique expérimentale

Diverses expériences ont été réalisées en laboratoire avec des mouches pour déterminer si la séparation de populations pouvait faire émerger un isolement reproductif, par simple dérive génétique, ou en exerçant des pressions de sélection disruptives sur les populations, par exemple sur le type de nourriture ou le temps de développement (Rice et Hostert 1993). Aucune expérience d'évolution expérimentale (voir Chapitre 16) de populations isolées soumises à la dérive comme seule force évolutive n'a conduit à l'émergence d'isolement reproductif (bien que ces expériences aient pu durer des dizaines de générations). Par contre, des isolements reproductifs comportementaux ont pu être observés entre des populations soumises à des pressions de sélection disruptives, et ce après seulement quelques dizaines de générations d'évolution expérimentale. Plusieurs mécanismes peuvent expliquer cette évolution rapide. On peut tout d'abord imaginer que cet isolement était causé par une pléiotropie, c'est-à-dire que les gènes sélectionnés dans l'expérience, sur la capacité à utiliser un milieu nutritif par exemple, pouvaient également contrôler un trait impliqué dans la reconnaissance sexuelle. Une autre possibilité est qu'un gène impliqué dans la reconnaissance sexuelle était associé au gène sélectionné et a été entraîné par auto-stop génique. L'isolement post-zygotique n'a malheureusement pas été examiné dans ces expériences de laboratoire.

### 3.1.4 Rôles respectifs de la sélection et de la dérive dans la spéciation allopatrique

Une question importante est celle des rôles de la sélection et de la dérive dans la spéciation allopatrique. La dérive cause en premier lieu une divergence neutre qui pourrait conduire à un isolement génétique au bout d'un temps suffisant. Un effet plus subtil de la dérive a également été invoqué par Wright (1931, 1982) et Mayr (1963) dans le contexte de la



**Figure 8** Un paysage adaptatif. Une population, représentée par le point blanc, se déplace sous l'effet de la mutation et de la sélection en direction d'un pic adaptatif local. Rejoindre le

second pic de valeur sélective est impossible sous les seuls effets de la mutation et de la sélection car cela impliquerait de fixer des mutations intermédiaires de moindre valeur sélective.

spéciation péripatrique, qui serait de permettre à une petite population de changer de « pic adaptatif ». Un pic adaptatif est une zone du paysage adaptatif, l'espace des traits, associée à une forte valeur sélective (Figure 8). Une population soumise à la sélection seule ne peut évoluer que dans le sens d'une plus grande valeur sélective (en montant la pente). Elle ne peut donc pas évoluer vers des valeurs de traits associées à un autre pic, même s'il est plus haut, car cela impliquerait un passage par une valeur sélective plus faible (une vallée, voir aussi Chapitre 7). Par opposition à la sélection, la dérive provoque des mouvements erratiques, non orientés dans le sens ascendant des populations dans le paysage adaptatif. L'idée de Wright était que la dérive associée à un fort goulot d'étranglement pourrait permettre de passer dans le bassin d'attraction d'un autre pic, qui serait ensuite atteint par sélection. Les données expérimentales vont cependant à l'encontre d'un rôle important de la dérive dans la spéciation. Des expériences en laboratoire sur des drosophiles n'ont pas permis de voir évoluer d'isolement reproductif (Rice et Hostert 1993). Les données moléculaires sur des espèces endémiques insulaires, comme les drosophiles d'Hawaï ou les pinsons de Darwin aux Galapagos, ne témoignent pas de goulots d'étranglement drastiques. Enfin, il est remarquable que tous les gènes identifiés jusqu'à présent comme responsables d'isolement post-zygotique (Paragraphe 2.1) montrent des signatures de sélection positive (voir Chapitre 5), c'est-à-dire de sélection récente et forte pour de nouveaux allèles (Wu et Ting 2004). Au contraire, la sélection semble avoir été importante dans de nombreux cas de spéciation, par exemple chez des angiospermes adaptées à des pollinisateurs différents, des parasites adaptés à des hôtes différents et des espèces de papillons mimétiques d'espèces différentes. Au final, il existe un seul exemple convaincant où la dérive génétique paraît avoir été essentielle, celui d'espèces sœurs d'escargots (par exemple *Euhadra*) dont la seule différence importante est le sens d'enroulement de la coquille (Ueshima et Asami 2003). Des individus qui diffèrent par le sens d'enroulement de leur coquille ont du mal à copuler, ce qui induit un isolement reproductif, et ce trait ne semble pas avoir d'autre effet sur la valeur sélective (voir cependant Gould *et al.* 1985). Puisque dans une population présentant un sens donné un mutant rare est désavantagé, il faut invoquer une forte dérive génétique pour qu'une population puisse évoluer vers un sens d'enroulement opposé.

### 3.1.5 Conclusion

En conclusion, la spéciation allopatrique ne pose pas de problème théorique et il existe des expériences en laboratoire qui montrent qu'un isolement reproductif peut effectivement émerger relativement rapidement entre des populations isolées. Il existe de plus de nombreux exemples dans la nature qui sont vraisemblablement des cas de spéciation allopatrique, et la sélection naturelle paraît jouer ici un rôle primordial. Il existe cependant des scénarios alternatifs à celui de la spéciation allopatrique, qui n'impliquent pas forcément de barrières extrinsèques aux flux de gènes : les spéciations parapatric et sympatric. Par la suite, nous allons décrire ces scénarios et donner des éléments permettant d'évaluer leur importance dans la nature.

## 3.2 Spéciation avec flux de gènes — spéciations sympatric et parapatric

Une spéciation est dite sympatric quand il n'existe pas de barrières extrinsèques au flux de gènes, c'est-à-dire quand la probabilité de croisement entre individus dépend seulement de leurs génotypes (Kondrashov 1986). Ce scénario de spéciation pose des difficultés théoriques. Tout d'abord, il implique que des gènes réduisant les probabilités de croisements entre deux populations évoluent, ce qui paraît à première vue contraire à la sélection. Cependant, lorsque des individus ont des aptitudes écologiques différentes, comme des insectes phytophages spécialisés sur des plantes hôtes différentes, leurs descendants auront vraisemblablement des phénotypes intermédiaires et donc une faible valeur sélective. Un gène réduisant les croisements entre ces individus évite de produire des descendants peu viables et pourrait donc être sélectionné. Dans l'exemple des insectes phytophages, il pourrait s'agir d'un gène de préférence de la plante, car ces insectes se croisent généralement sur leurs plantes hôtes. Cependant, pour qu'un tel gène soit sélectionné, il faut qu'un déséquilibre de liaison puisse s'établir entre les gènes d'isolement reproductif, ici les gènes de choix de la plante, et les gènes responsables de l'adaptation, de sorte que les insectes puissent préférer les plantes qui leur confèrent la meilleure valeur sélective, et ce malgré la reproduction sexuée qui casse les associations entre locus à chaque génération (voir Chapitre 9). En admettant que ce soit possible, tout ceci repose sur le fait qu'il existe dans la population des individus suffisamment différents dans leurs aptitudes écologiques pour que leurs descendances croisées soient peu viables. Mais le brassage génétique à chaque génération casse les déséquilibres de liaison et empêche la formation de sous-populations caractérisées par des complexes de gènes co-adaptés à une niche écologique donnée. Il est alors difficile d'imaginer qu'une telle différenciation écologique puisse évoluer avant qu'un isolement reproductif ne soit déjà en place. Enfin, en admettant que des espèces sœurs aient émergé en sympatric, celles-ci ne peuvent coexister sans que l'une n'exclue l'autre par compétition ou même par simple dérive, à moins qu'elles ne possèdent des niches écologiques suffisamment différenciées (voir Chapitre 15). Cette séparation des niches découle du processus même de spéciation dans le cas des insectes phytophages évoqué ci-dessus, mais pas lorsque le moteur de la spéciation est la sélection sexuelle, comme le proposent certains modèles (Gavrilets 2004).

Ces difficultés théoriques ont fait que seule la spéciation allopatric semblait plausible au milieu du XX<sup>e</sup> siècle, en particulier sous l'influence de Mayr (1942). La spéciation sympatric a cependant connu un regain d'intérêt ces dernières années (Kirkpatrick et Ravigné 2002). Nous exposerons ci-dessous les différents modèles théoriques qui ont amené ce changement de point de vue, puis les expériences et observations qui semblent conforter ces modèles.

### 3.2.1 Modèles théoriques

De toute évidence, la spéciation sympatric ne peut se faire sous la seule influence de la dérive. Pour que deux populations se différencient en sympatric, il faut une sélection disruptive,

c'est-à-dire une sélection vers deux optimums distincts. La grande majorité des modèles de spéciation qui ont été développés considèrent qu'il existe une sélection disruptive et recherchent, en modélisant explicitement les bases génétiques de la divergence, les conditions dans lesquelles cette sélection disruptive peut contrer les flux de gènes et la recombinaison au point de provoquer une divergence entre populations. *A priori*, l'hétérogénéité spatiale de l'environnement naturel devrait produire assez fréquemment de la sélection disruptive. Celle-ci peut par exemple résulter, pour des insectes phytophages, d'un environnement où des plantes hôtes différentes coexistent. Mais les modèles montrent qu'il n'est pas toujours aisé de prédire si un contexte écologique donné peut ou non produire une sélection disruptive. Une autre classe de modèles s'est donc attachée à rechercher les conditions écologiques produisant ce type de pression de sélection.

### 3.2.1.1 Conditions d'existence d'une sélection disruptive

La sélection disruptive naît naturellement d'une situation d'allopatricité où des individus de populations différentes sont soumis à des pressions de sélection locales différentes. Chaque population isolée s'adapte à son milieu, indépendamment des autres. La sélection disruptive peut aussi émerger en sympatrie dans un environnement spatialement hétérogène, c'est-à-dire présentant plusieurs habitats ou niches, même si chaque individu a potentiellement accès à tous ces habitats (Levene 1953). De nombreux modèles documentent les conditions dans lesquelles l'hétérogénéité spatiale produit de la sélection disruptive (Ravigné *et al.* 2004). Ils montrent qu'il faut que des contraintes génétiques fassent qu'il est impossible de s'adapter simultanément de façon optimale à ces habitats (Levene 1953, Levins et MacArthur 1966). Autrement dit, l'adaptation à un habitat doit entraîner une perte de valeur sélective sur les autres habitats (compromis évolutif, voir Chapitre 10). De plus, la densité des populations doit être régulée indépendamment dans chaque habitat. Imaginons par exemple une espèce de papillon qui pond ses œufs dans un environnement composé de deux plantes hôtes, et pour laquelle la régulation de la densité de population aurait lieu au stade adulte, indépendamment des plantes hôtes. Il peut par exemple y avoir une mortalité adulte liée au froid ou à la prédation. Si la survie des chenilles est un tant soit peu supérieure sur une plante que sur l'autre, alors les génotypes adaptés à cette plante vont produire plus de descendants que les autres, augmenter en fréquence et, de génération en génération, devenir majoritaires (Dempster 1955). La population se spécialisera sur une seule plante hôte—la sélection est directionnelle ou stabilisante. Si, au contraire, il y a régulation de la densité des populations sur chaque plante hôte, de sorte qu'à chaque plante soit associée une capacité biotique maximale, alors les génotypes très adaptés à une plante ne pourront pas produire plus de descendants que la capacité biotique associée à leur plante. Ainsi la valeur sélective des génotypes très spécialisés est limitée par la régulation. Ceci peut avoir deux conséquences : soit la valeur sélective d'un génotype généraliste moyennement adapté à chaque plante est bonne et dans ce cas la sélection favorisera cette stratégie, soit le généraliste a une mauvaise valeur sélective sur les deux plantes et dans ce cas la sélection sera effectivement disruptive et permettra l'apparition ainsi que le maintien d'un polymorphisme d'adaptation entre des génotypes spécialisés sur chacune des

deux plantes (Levene 1953, Geritz et Kisdi 2000). Ces modèles montrent de plus que tout trait permettant aux individus adaptés à un habitat d'aller préférentiellement dans cet habitat (choix d'habitat, philopatrie) élargit les conditions dans lesquelles la sélection est disruptive (Maynard-Smith 1966, Geritz et Kisdi 2000, Beltman *et al.* 2004, Ravigné *et al.* 2004, Ravigné *et al.* 2009).

Les modèles précédents montrent que la sélection disruptive ne peut naître d'un environnement spatialement hétérogène que s'il n'est pas possible pour les individus d'être adaptés de façon optimale à différentes niches : l'adaptation à une niche doit entraîner une perte de valeur sélective sur les autres niches. Les raisons peuvent en être l'existence de coûts physiologiques à l'adaptation : si un allèle permet d'utiliser une ressource, il peut rendre l'exploitation d'une autre ressource moins efficace. Il se peut aussi qu'il n'existe pas de coût intrinsèque à l'adaptation à une ressource, mais que les populations qui utilisent plus souvent une ressource accumulent des mutations neutres ou avantaquées sur leur ressource de prédilection et délétères sur d'autres ressources (Kawecki 1996, 1997). Par ailleurs, chez les parasites qui évoluent avec leurs hôtes, un coût intrinsèque à l'adaptation à différentes ressources peut ne pas être nécessaire pour induire une divergence. En effet, les populations spécialisées sur des hôtes différents évoluent plus vite et pourraient donc être plus performantes dans la coévolution incessante entre hôtes et parasites (Whitlock 1996) (voir Chapitres 15 et 16).

La sélection disruptive peut également résulter de la compétition sur une ressource distribuée de façon continue. La formalisation mathématique de cette idée, émise par Darwin et reprise par Rosenzweig (1978), n'a été publiée que récemment (Dieckmann et Doebeli 1999, Kondrashov et Kondrashov 1999), relançant les débats autour de la spéciation sympatrique. Imaginons une espèce qui exploite une ressource distribuée selon une loi normale. Cela peut par exemple être des oiseaux qui se nourrissent de graines de tailles variables, les graines de taille moyenne étant abondantes, alors que les graines plus petites ou plus grandes sont plus rares. La sélection va opérer sur un trait d'utilisation de la ressource, dans notre exemple la taille du bec. La population va évoluer vers une taille de bec optimale qui permettra d'utiliser les graines de taille moyenne, les plus abondantes. Une fois cette adaptation réalisée, les graines moyennes seront surexploitées et il existera des ressources sous-utilisées (des graines bien plus grandes ou bien plus petites). Les génotypes ayant des tailles de bec plus grandes ou plus petites que la moyenne seront alors avantaqués car ils subiront moins la compétition intraspécifique. Il y aura donc sélection disruptive pour des valeurs extrêmes du trait d'utilisation des ressources.

Enfin, dans de nombreux complexes d'espèces animales sympatriques, les espèces proches diffèrent fortement pour leurs traits sexuels secondaires, comme chez les oiseaux ou les poissons. Ces observations ont fait germer l'idée que la spéciation sympatrique pourrait se produire par sélection sexuelle (Chapitre 11). Des modèles ont été développés, qui considèrent en général l'évolution de deux groupes de femelles ayant des préférences différentes pour un trait donné chez les mâles. Ces modèles prédisent une spéciation sympatrique sous certaines conditions, concernant le nombre de gènes impliqués et la distribution des traits supposée, et il est

là encore difficile de tester si ces hypothèses sont réalistes. La plus grande difficulté de ces modèles est cependant liée au fait que, si les espèces ainsi générées ne diffèrent pas également par des traits écologiques, elles ne pourront pas coexister à long terme en sympatrie.

### 3.2.1.2 De la sélection disruptive à la divergence

Étant donné un contexte écologique qui produit une sélection disruptive sur un ensemble de populations, il reste à ce que cette pression de sélection se traduise sous forme de divergence effective entre populations jusqu'à l'isolement reproductif complet (Lenormand 2012).

Si on reprend l'exemple des oiseaux évoqué plus haut et que l'on imagine que la taille du bec est codée par de nombreux locus non liés à effet additif, on comprend aisément que la recombinaison va empêcher l'apparition de deux morphes distincts ayant des tailles de bec contrastées. En effet, à chaque génération, les croisements aléatoires entre des individus de tailles de bec différentes produisent des hybrides recombinants dont la taille de bec est la moyenne de celles de leurs parents. Pour qu'un déséquilibre de liaison puisse se construire entre les différents locus codant la taille de bec et que deux morphes divergent jusqu'à former des espèces distinctes, il faut que les croisements se fassent préférentiellement entre individus ayant des tailles de bec similaires. Autrement dit, il faut qu'un isolement pré-zygotique évolue également.

Ainsi de nombreux modèles de spéciation sympatrique modélisent explicitement le déterminisme génétique des traits d'adaptation à la niche écologique et de traits d'isolement pré-zygotique qui déterminent les probabilités de croisement entre individus *via* le choix de la niche et/ou le choix du partenaire sexuel. Dans la majorité des cas, on suppose que la sélection disruptive existe et affecte les fréquences alléliques des traits considérés. La spéciation est considérée achevée quand les individus adaptés à une niche écologique donnée ne se croisent plus qu'avec d'autres individus adaptés à cette même niche. Les différentes hypothèses faites sur le déterminisme génétique des traits d'adaptation à la niche écologique, du choix de la niche et/ou du choix du partenaire sexuel ont de fortes conséquences sur la faisabilité de la divergence en sympatrie (par exemple, Johnson *et al.* 1996).

L'hypothèse permettant le plus facilement une spéciation sympatrique repose sur une pléiotropie entre l'adaptation à la niche écologique et le choix du partenaire sexuel, c'est-à-dire que c'est le même gène qui contrôle les deux traits. Dans ce cas, la sélection disruptive est efficace car elle joue à la fois directement sur l'adaptation à la niche écologique et sur le choix du partenaire sexuel. Un individu adapté à une niche donnée ne se croise qu'avec des individus adaptés à la même niche, ce qui permet au déséquilibre de liaison nécessaire à la divergence de se construire. Ces gènes à effet pléiotropique sur l'adaptation et les croisements ont été qualifiés de « magiques »<sup>3</sup> (Gavrilets 2004). Il existe cependant peu d'exemples de tels « traits magiques » dans la nature, excepté chez les papillons mimétiques, pour lesquels la couleur joue à la fois sur la capacité à mimer correctement des espèces toxiques et sur la reconnaissance sexuelle. Un autre exemple de « traits magiques » est l'adaptation à l'hôte chez

les parasites qui se reproduisent dans leurs hôtes : comme seuls peuvent se croiser entre eux des individus adaptés au même hôte, les gènes d'adaptation à l'hôte jouent aussi directement sur les probabilités de croisement (Giraud *et al.* 2006, Giraud 2006a).

D'autres modèles ont tenté de faire des hypothèses applicables à davantage d'organismes, c'est-à-dire avec un ou plusieurs gènes spécifiquement responsables de l'isolement pré-zygotique (choix du partenaire sexuel et choix d'habitat), différents du (ou des) gène(s) d'adaptation à la niche écologique. Il existe de nombreuses variantes de ces modèles qui permettent de préciser les conditions de faisabilité de la spéciation sympatrique en termes de nombre de gènes, de taux de recombinaison entre gènes, de force de la sélection, etc. (Gavrilets 2004). Une tendance générale se dégage cependant concernant le déterminisme génétique de l'isolement pré-zygotique. La spéciation est rendue plus difficile si l'isolement pré-zygotique repose sur un déterminisme génétique de type « deux allèles », c'est-à-dire tel qu'une augmentation de l'isolement entre deux morphes en cours de divergence ne puisse être réalisée que par la fixation de deux allèles (ou deux combinaisons d'allèles) différent(e)s au(x) locus d'isolement reproductif dans les deux morphes (Felsenstein 1981). Ce déterminisme s'oppose aux mécanismes dits « un allèle », où une augmentation de l'isolement entre deux morphes en cours de divergence peut être réalisée par la fixation du même allèle (ou la même combinaison d'allèles) dans les deux morphes (Felsenstein 1981). Imaginons par exemple que la spéciation repose sur un gène d'adaptation qui a deux allèles *A* et *a*, permettant respectivement l'adaptation à deux niches différentes, et un gène déterminant la date de reproduction, les individus *BB* se reproduisant tôt et les *bb* se reproduisant tard. La spéciation nécessite qu'un morphe devienne *AA/BB* et l'autre *aa/bb*. Il s'agit donc d'un mécanisme « deux allèles ». Il nécessite le développement d'un déséquilibre de liaison total, et ce malgré la recombinaison. Supposons maintenant que l'isolement reproductif repose sur un gène de philopatrie<sup>4</sup> où les individus *BB* tendent à rester dans l'habitat où ils sont nés alors que les *bb* tendent à disperser. La spéciation nécessite qu'un morphe devienne *AA/BB* et l'autre *aa/BB*. Autrement dit, la spéciation progresse lorsque les populations fixent le même allèle *B*. La philopatrie est donc un mécanisme « un allèle ». Il n'y a alors pas besoin d'un déséquilibre de liaison entre les locus d'adaptation et d'isolement reproductif, et la recombinaison ne constitue pas un obstacle au processus de spéciation.

### 3.2.2 Expériences en laboratoire

La faisabilité de la spéciation sympatrique a été examinée au laboratoire par des expériences d'évolution expérimentale visant à faire évoluer un isolement reproductif entre des drosophiles élevées en sympatrie (Rice et Hostert 1993) (voir Chapitre 16). Dans un premier type d'expériences, les chercheurs ont élevé deux populations reconnaissables morphologiquement dans un environnement commun et ont enlevé à chaque génération tous les individus issus de croisements entre les populations. Ce dispositif conduit généralement à l'émergence d'un isolement reproductif pré-zygotique.

<sup>3</sup>. Magic traits.

<sup>4</sup>. Tendance à rester vivre dans l'habitat de naissance. S'oppose à la dispersion.

Cependant, il simule davantage un scénario où des populations qui ont divergé en allopatrie se retrouvent en contact secondaire et produisent des hybrides non viables (renforcement, Paragraphe 4), qu'une véritable spéciation sympatrique où les croisements doivent être initialement possibles. Un deuxième type d'expériences, plus proche de la spéciation sympatrique sous sélection disruptive, a consisté, à partir d'une unique population au sein de laquelle les croisements étaient laissés libres, à constituer chaque nouvelle génération par les phénotypes extrêmes pour un trait quelconque, comme le nombre de soies, le poids des pupes ou l'activité dans un labyrinthe. Dans certains cas, un isolement reproductif pré-zygotique a évolué, mais pas toujours. Enfin, le troisième type d'expériences simulait une sélection disruptive sur le choix de l'habitat, ce dernier contrôlant pléiotropiquement la probabilité de croisements. Des préférences fortes d'habitat ont évolué de sorte que les mouches choisissant des habitats différents se trouvaient effectivement isolées génétiquement, mais il n'y a pas eu d'évolution d'isolement reproductif pré-zygotique supplémentaire.

### 3.2.3 Exemples plausibles de cas naturels de spéciation sympatrique

Il existe très peu d'exemples non controversés d'espèces qui seraient apparues par spéciation sympatrique dans la nature. Ceci ne veut pas forcément dire que la spéciation sympatrique soit effectivement rare, car elle est extrêmement difficile à démontrer. En effet, il est le plus souvent impossible d'exclure complètement une période d'allopatrie qui aurait permis une divergence initiale.

#### 3.2.3.1 Les cas les plus probants

Deux articles publiés en 2006 dans la revue *Nature* font état d'espèces qui pourraient avoir évolué par spéciation sympatrique. Ces deux études sont particulièrement intéressantes car elles illustrent le type de preuves requises pour inférer une spéciation sympatrique.

La première concerne des poissons cichlidés (*Amphilophus citrinellus* et *A. zalius*) dans un lac de cratère au Nicaragua (Barluenga *et al.* 2006). Des études de phylogéographie, de morphométrie, d'écologie et de génétique des populations basées sur plusieurs marqueurs tels que des polymorphismes de séquence d'ADN mitochondrial (840 pb), des microsatellites (10 locus) et des AFLP (226 locus variables) ont été menées. Elles montrent que : 1) le lac de cratère Apoyo n'a étéensemencé qu'une seule fois par l'espèce ancestrale *A. citrinellus*, l'espèce la plus commune dans cette région, 2) la nouvelle espèce *A. zalius* a bien évolué à partir de cette espèce ancestrale en moins de 10 000 ans et n'a jamais été détectée en dehors de ce lac, 3) les deux espèces sont reproductivement isolées et présentent des différences morphologiques et écologiques. *A. citrinellus* est benthique alors que *A. zalius* occupe plutôt la zone limnétique. D'un point de vue comportemental, ces deux espèces sont homogames. L'ensemble de ces éléments suggère donc fortement qu'une sélection disruptive pour des habitats différents en association avec de l'homogamie ont abouti à cette spéciation en sympatrie.

La deuxième étude décrit des palmiers (*Howea forsteriana* et *H. belmoreana*) dans l'île de Lord Howe au large de

la côte est de l'Australie (Savolainen *et al.* 2006). Les deux espèces sœurs sont endémiques et ont divergé il y a environ 1 à 1,9 millions d'années, c'est-à-dire bien après la formation de l'île (6,9 millions d'années). Les deux espèces étant diploïdes, il ne s'agit pas de spéciation par polyploïdisation<sup>5</sup>. Ces plantes présentent un décalage de leur période de floraison de 6 semaines, en liaison avec la nature des terrains sur lesquels elles se trouvent (acides ou neutres). De plus, *H. forsteriana* est protandre (les mâles fleurissent avant les femelles), alors que chez *H. belmoreana* la floraison des deux sexes est simultanée. Enfin, l'étude du génome (274 AFLP) montre que quelques locus présentent une divergence entre les deux espèces, bien supérieure à celle attendue sous un modèle neutre, ce qui semble en accord avec l'existence d'une sélection disruptive.

La force de ces deux exemples réside essentiellement dans la démonstration qu'il ne s'agit pas d'une divergence en allopatrie suivie d'un contact secondaire. Les zones géographiques où ces spéciations ont eu lieu sont isolées, ce qui réduit fortement les probabilités d'introductions récurrentes. Par ailleurs, il y a dans les deux cas une association entre adaptation et homogamie, ce qui limite fortement la formation d'hybrides. Enfin, les deux espèces sont phylogénétiquement très proches.

#### 3.2.3.2 Le cas des parasites

Les parasites peuvent être considérés comme les organismes pour lesquels la spéciation sympatrique est *a priori* la moins difficile. En sympatrie, leurs différents hôtes exercent de fortes sélections disruptives. De plus, les parasites se croisent souvent dans ou sur leurs hôtes, ce qui devrait en théorie faciliter la spéciation sympatrique. De fait, il existe quelques cas considérés comme assez convaincants de spéciation sympatrique chez les parasites. Certains auteurs ont parfois argumenté que les parasites pouvaient être considérés comme en allopatrie, isolés dans des hôtes différents, même si ces hôtes sont en sympatrie (on parle alors de spéciation alloxénique, Théron et Combes 1995). Cela n'est pourtant vrai que s'il existe des barrières extrinsèques qui empêchent la transmission de parasites entre hôtes différents (comme le cas de vecteurs différents que nous avons cités plus haut). S'il n'existe pas de telles barrières extrinsèques à la transmission entre espèces d'hôtes différentes, alors les parasites sont en sympatrie tout autant que leurs hôtes : il faut qu'il y ait évolution de gènes qui limitent spécifiquement les possibilités de croisements, permettant ainsi une divergence (par exemple des gènes favorisant une allochronie ou une spécialisation dans des hôtes différents si le croisement a lieu au sein des hôtes, Giraud 2006b).

L'exemple le plus étudié est un insecte phytophage *Rhagoletis pomonella*, la mouche de la pomme (Figure 9). Ce diptère parasite les fruits en y pondant ses œufs. L'espèce était initialement connue comme parasite de différentes

<sup>5</sup> La spéciation par polyploïdisation (non traitée dans ce chapitre) regroupe des cas de spéciation où deux individus d'une même espèce ou d'espèces différentes produisent un hybride portant tous leurs chromosomes (tétraploïde si les parents sont diploïdes). Cet hybride peut éventuellement s'autoféconder ou se croiser avec des hybrides semblables, mais généralement les croisements de l'hybride avec des formes parentales sont difficiles, voire impossibles. L'hybride est du coup reproductivement isolé des parents et peut fonder une nouvelle espèce.

espèces d'aubépine. Aux États-Unis, après leur première observation au milieu du XIX<sup>e</sup> siècle sur les pommiers qui venaient d'être introduits, ces mouches se sont répandues dans les cultures, occasionnant de gros dégâts. Il existe actuellement, en plus des populations parasites de l'aubépine au Mexique et dans certaines régions des États-Unis où le pommier n'est pas cultivé, deux races sympatriques de *R. pomonella* aux États-Unis, dont l'une parasite l'aubépine et l'autre les pommes (Feder *et al.* 2005). Les deux races, dites races d'hôte, ont des cycles de vie très similaires : les adultes se croisent sur les plantes, les femelles pondent dans les fruits mûrs, les larves se développent dans les fruits et les pupes finissent leur développement dans le sol. Des analyses utilisant des marqueurs moléculaires ont montré que ces deux races sont génétiquement différenciées et que la race sur pommes a une origine unique, datant d'environ 150 ans. Toutes ces caractéristiques ont fait de *Rhagoletis pomonella* un candidat de choix pour une spéciation sympatrique en cours. Mayr, qui était un farouche opposant de la spéciation sympatrique, a proposé à un de ses doctorants, Bush, de tenter de montrer qu'il n'en était rien. En étudiant de plus près ces races d'hôte, Bush est en fait devenu un ardent partisan de la spéciation sympatrique, et ce modèle biologique en est devenu un exemple classique. La nature de l'isolement reproductif entre les deux races d'hôte a été étudiée en détail et plusieurs barrières aux flux de gènes ont été identifiées. D'abord, les différences de phénologie des plantes induisent un certain degré d'isolement temporel entre les mouches se reproduisant sur pomme et aubépine. De plus, les mouches retournent souvent sur l'espèce de plante où elles ont éclos et sont préférentiellement attirées par les odeurs des fruits correspondant à leur race (Feder *et al.* 1994). Les femelles ont des préférences en termes de site de ponte : les deux races préfèrent les aubépines, mais la race sur pomme accepte plus facilement les pommes. L'isolement entre les races n'est cependant pas complet — les flux de gènes ont été estimés à 4-6 % par génération (Feder *et al.* 1998) — ce qui justifie qu'elles n'aient pas été élevées au rang d'espèces. D'ailleurs, il n'existe pas de différence de survie entre les races sur les deux types de fruits, il n'y a pas de choix de partenaire sexuel indépendant du choix de la plante sur lequel a lieu le croisement et aucune baisse de viabilité ou de fertilité n'a été détectée chez les hybrides. Toutes ces données suggèrent fortement que les deux races de *R. pomonella* sont en train de subir une spéciation sympatrique. Cependant, des données récentes sèment le doute : la race inféodée aux pommes viendrait non pas des populations sympatriques de la race sur aubépine aux États-Unis, mais d'une race sur aubépine qui aurait divergé en allopatrie au Mexique. Les populations mexicaines diffèrent des populations américaines sur aubépine par des réarrangements chromosomiques, où justement sont localisés plusieurs des gènes responsables de l'adaptation à la pomme. La divergence initiale entre des populations allopatriques sur aubépine aurait donc permis l'apparition de réarrangements chromosomiques et d'adaptations à des conditions climatiques différentes, qui auraient favorisé l'adaptation à la pomme, tout en empêchant l'homogénéisation des gènes en sympatrie en États-Unis (Feder *et al.* 2005).

Il existe de nombreux autres exemples d'insectes phytophages qui constituent de bons candidats à des spéciations sympatriques (Drès et Mallet 2002). Le puceron



G. Bush

Figure 9 *Rhagoletis pomonella*. Photo : G. Bush.

*Acyrtosiphon pisum* présente plusieurs races adaptées à des plantes hôtes différentes, comme la luzerne *Medicago alfalfa* et le trèfle *Trifolium pratense* (Ferrari *et al.* 2006). Ces races sont génétiquement différenciées et présentent des adaptations à leurs plantes hôtes respectives. La pyrale *Ostrinia nubilalis* présente aussi en France des races différenciées génétiquement, dont l'une est adaptée au maïs et l'autre au houblon et à l'armoise. Ces races de pyrales montrent de plus une préférence pour les partenaires sexuels correspondant à leur race (Malausa *et al.* 2005).

Les champignons phytopathogènes constituent d'autres exemples de parasites qui pourraient être de bons candidats de spéciation sympatrique (Giraud *et al.* 2008). En particulier, les champignons ascomycètes se reproduisent le plus souvent à l'intérieur de leur plante hôte. Ne peuvent donc se croiser entre eux que des individus qui ont pu se développer sur le même hôte. Des gènes d'adaptation à l'hôte devraient donc pouvoir contrôler de façon pléiotropique à la fois la capacité à infecter une plante et les probabilités de croisements, ce qui est favorable à la spéciation sympatrique (Giraud *et al.* 2006). De fait, plusieurs exemples de champignons phytopathogènes ascomycètes qui co-existent en sympatrie sont des espèces sœurs infectant des plantes hôtes différentes. Ces espèces sont génétiquement isolées d'après des marqueurs moléculaires mais montrent peu d'isolement pré-zygotique, ce qui laisse penser qu'elles sont apparues récemment par spéciation sympatrique (Le Gac et Giraud 2008). C'est le cas par exemple des *Venturia* qui causent la tavelure du pommier et du *Pyracantha*, ou des *Ascochyta*, responsables de l'anthracnose de diverses légumineuses (Peever 2007).

Mais dans tous ces cas, il est difficile d'exclure une période d'allopatrie ayant permis une divergence initiale. Des méthodes d'analyse de séquences récemment développées peuvent permettre de déterminer *a posteriori* si la divergence a commencé alors que des flux de gènes étaient possibles, et donc de démontrer que la spéciation est possible malgré les flux de gènes. Cette approche a par exemple été appliquée au champignon *Mycosphaerella graminicola*, un important

pathogène du blé. Les analyses ont révélé que cette espèce est apparue récemment, probablement pendant la domestication du blé dans le croissant fertile du Moyen-Orient (voir Chapitre 18), par divergence sympatrique d'avec d'autres espèces de *Mycosphaerella* pathogènes d'herbes sauvages. Des signatures de flux de gènes postérieurs à la divergence initiale ont en effet été détectées (Stukenbrock *et al.* 2007). Cette approche a également montré qu'il y a eu des flux de gènes après la divergence initiale chez plusieurs autres organismes, notamment entre des espèces de drosophiles et entre des papillons parasites de conifères (Nosil 2008).

### 3.2.3.3 Études comparatives

Les études de cas apparaissent souvent délicates dans leur interprétation concernant la géographie de la spéciation et elles ne permettent pas de tirer de conclusions générales. Une alternative est l'étude comparative sur un grand nombre d'espèces. Le principe est de compiler les pourcentages de recouvrement des aires de répartition de paires d'espèces dans un groupe taxinomique en fonction de leurs âges de divergence (Barraclough et Vogler 2000). Dans le cas de spéciations principalement sympatriques, on attend une diminution du pourcentage de recouvrement des aires de répartition en fonction de la distance génétique, parce qu'initialement les espèces nouvellement formées sont en recouvrement total ou quasiment et devraient par la suite diverger écologiquement, notamment en réponse à la compétition interspécifique. Au contraire, on attend une augmentation du recouvrement des aires avec la distance génétique

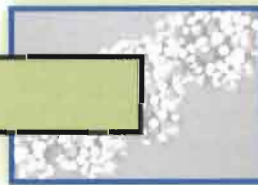
pour des spéciations principalement allopatriques, parce qu'initialement les espèces naissent sans recouvrement (en allopatrie) et peuvent être amenées par évolution à utiliser les mêmes habitats plus tard. Des signatures claires de spéciation allopatrique ont ainsi été détectées chez certains oiseaux, mammifères et poissons. Cependant, pour la plupart des taxons étudiés, il était difficile de trancher, ce qui laisse penser que le cas général est plutôt celui d'un mélange entre divergence en allopatrie et en sympatrie. Il faut cependant noter que cette approche comporte aussi des limites, comme les difficultés de calculer les pourcentages de recouvrement des aires de répartition, ou les distances génétiques qui peuvent être artificiellement réduites en sympatrie, par rapport au temps réel de divergence, s'il existe des flux de gènes résiduels. Il faut aussi que les aires de répartition ne changent pas trop rapidement.

### 3.2.4 Spéciation parapatrique

À mi-chemin entre les spéciations allopatrique et sympatrique, la spéciation parapatrique est une divergence entre populations qui échangent des migrants, mais avec des flux de gènes restreints. Il semble que si la spéciation sympatrique est possible, la spéciation parapatrique devrait se produire plus facilement car les flux de gènes sont réduits, et donc la divergence facilitée. Des modèles théoriques ont montré que c'était effectivement le cas s'il existait des populations discrètes, avec de faibles taux de migration. La divergence apparaissait facilitée par l'hétérogénéité des pressions de sélection entre populations. Un autre type de spéciation parapatrique

## Encadré 3

### Espèces et spéciation chez les champignons



Les champignons constituent un règne à part des plantes et des animaux et ont une grande importance dans le fonctionnement des écosystèmes par leurs rôles de symbiontes, de parasites et de décomposeurs de la litière. De nombreuses espèces de champignons décrites sur des bases morphologiques se sont révélées être en fait des complexes d'espèces jumelles, qui sont de bons modèles pour étudier des spéciations récentes. Les critères de reconnaissance d'espèces les plus utilisés actuellement chez les champignons sont l'interfécondité et surtout le critère généalogique (Taylor *et al.* 2000, partie 1).

Certains de ces complexes d'espèces jumelles de champignons ont des répartitions géographiques séparées, par exemple sur des continents différents, suggérant que l'allopatrie a dû jouer un rôle important dans la spéciation. C'est le cas par exemple pour les espèces du genre *Neurospora* qui se trouvent sur la végétation récemment brûlée. Sur des bases morphologiques, deux espèces avaient été décrites, alors que les tests d'interfécondité et de congruence entre phylogénies multiples (voir Chapitre 6) en ont distingué respectivement 7 et 8. Ces espèces se sont révélées avoir chacune des répartitions géographiques distinctes et aucune spécialisation

apparente en termes de substrat, suggérant des spéciations par séparation géographique (Dettman *et al.* 2003).

D'autres groupes d'espèces jumelles de champignons, souvent parasites, sont au contraire trouvées en sympatrie avec des adaptations à des hôtes différents, suggérant un rôle prépondérant de l'adaptation dans le processus de spéciation. C'est le cas par exemple pour le charbon des anthères des Caryophyllacées. Ce champignon pathogène stérilise plus de 100 espèces de silènes, œillettes et saponaires en remplaçant le pollen par ses spores. Une unique espèce morphologique, *Microbotryum violaceum*, a été divisée par le critère de congruence entre phylogénies multiples en presque autant d'espèces de champignons que d'espèces d'hôtes (Le Gac *et al.* 2007).

Les groupes d'espèces proches de champignons parasites infectant des hôtes différents sont très répandus. On peut se demander alors si les spéciations se sont faites par des cospéciations, c'est-à-dire des spéciations accompagnant celles des hôtes, ou si des changements d'hôtes ont été fréquents. Les faibles congruences (ressemblances topologiques) des phylogénies des hôtes et des parasites témoignent le plus souvent de nombreux changements d'hôtes, comme pour



le charbon des anthères des caryophyllacées (Refrégier *et al.* 2008) ou les rouilles des crucifères (Roy 2001).

Lorsque les spéciations ont eu lieu en sympatrie par spécialisation sur des hôtes différents, on peut se demander comment un isolement reproductif a pu se mettre en place. Il est parfois avancé que des parasites infectant des hôtes différents ne sont pas en réelle sympatrie, même si les hôtes le sont. La définition simple de Kondrashov, « en sympatrie, les croisements ne dépendent que du génotype des individus », s'applique cependant parfaitement aux parasites dès qu'il n'existe pas de barrières extrinsèques faisant obstacle à la dispersion entre hôtes, comme la géographie ou des vecteurs spécifiques de certains hôtes. Cependant, chez les nombreux champignons parasites qui se reproduisent dans ou sur leurs hôtes, les croisements ne peuvent se faire qu'entre espèces capables de se développer sur le même hôte. L'adaptation à l'hôte pourrait alors jouer de façon pléiotropique, à la fois sur la capacité à infecter et sur l'isolement reproductif, ce qui facilite grandement la spéciation. Cela paraît être le cas par exemple chez le champignon responsable de la tavelure du pommier, qui montre des formes spécialisées sur le pommier et le *Pyracantha*, sans flux de gènes en sympatrie malgré une interfécondité totale. La spécialisation forte des souches de champignon sur les deux plantes, associée à la localisation des croisements à l'intérieur des feuilles constitue un isolement reproductif efficace (Giraud *et al.* 2006, Giraud 2006a). Chez les espèces de champignons non spécialisées sur des hôtes, par exemple des saprophytes, un isolement reproductif pré-zygotique est au contraire souvent observé en sympatrie (Le Gac et Giraud 2008). C'est le cas chez les armillaires,

où plusieurs espèces jumelles sympatriques ont été distinguées sur la base du critère d'interfécondité.

D'autres mécanismes de spéciation ont pu également être mis en évidence chez des champignons. La variabilité caryotypique est très grande dans ce règne, et plusieurs cas de spéciation par réarrangement chromosomique ont été proposés. Chez les levures du genre *Saccharomyces* par exemple, une duplication totale du génome aurait donné naissance à plusieurs espèces, l'autopolyploïdisation générant un isolement reproductif et permettant l'évolution rapide de certains gènes dupliqués pour de nouvelles spécialisations écologiques, telles que la capacité à la fermentation chez *S. cerevisiae* (Giraud *et al.* 2008).

L'hybridation a également été proposée chez les champignons comme pouvant permettre l'apparition d'une espèce adaptée à une nouvelle niche écologique. Par exemple, des hybrides de peupliers ont été commercialisés pour être résistants aux rouilles causées par les champignons du genre *Melampsora*, mais un hybride entre deux espèces de *Melampsora* est apparu rapidement, qui a réussi à infecter les peupliers hybrides (Newcombe *et al.* 2000, Giraud *et al.* 2008).

Les champignons apparaissent donc comme d'excellents modèles pour étudier la spéciation. Ils peuvent même être utilisés en évolution expérimentale (voir Chapitre 16), grâce à de grandes populations à générations courtes, cultivables en laboratoire. Une expérience récente a montré par exemple que des adaptations divergentes à des environnements différents en laboratoire pouvaient mener à des isolements post-zygotiques chez la levure (Giraud *et al.* 2008).

considère non plus des populations discrètes et génétiquement isolées, mais une divergence le long d'un gradient environnemental. Dans ce cas, la distribution géographique est continue, ce qui rend la divergence beaucoup plus difficile. Des modèles théoriques montrent qu'elle peut cependant être possible, sous certaines conditions (par exemple Meszéna *et al.* 1997). Cependant, comme avec les modèles de spéciation sympatrique, il est délicat de déterminer si les paramètres biologiques permettant la spéciation sont réalistes. D'autre part, démontrer qu'une spéciation a eu lieu en parapatrie dans la nature est quasiment impossible car une répartition géographique contiguë entre deux espèces peut refléter bien d'autres scénarios que la spéciation parapatrique. Il a pu notamment y avoir une spéciation allopatrique suivie d'un contact secondaire à la limite des aires de répartition, la compétition entre les espèces empêchant ensuite un recouvrement plus grand de leurs aires de distribution.

### 3.2.5 Conclusion

En conclusion, les modèles théoriques montrent que la spéciation sympatrique est possible sous certaines conditions, mais il est difficile de déterminer si les valeurs des paramètres correspondants sont réalistes. Des expériences en laboratoire montrent qu'un isolement reproductif peut apparaître malgré la possibilité de croisements. Quelques exemples naturels de spéciation sympatrique apparaissent convaincants, mais une démonstration indiscutable est difficile. Globalement, la spéciation sympatrique paraît possible, surtout dans certains groupes taxinomiques, mais son importance dans la génération de la biodiversité est encore difficile à estimer.

## 4 SPÉCIATION CHROMOSOMIQUE

À la fin des années 1960, White (1969), travaillant sur un complexe de races et d'espèces de sauterelles australiennes différant par leurs chromosomes, a suggéré que les remaniements chromosomiques pourraient être impliqués de manière causale dans le processus de spéciation. Il a le premier conceptualisé un modèle de spéciation chromosomique, c'est-à-dire de spéciation impliquant des remaniements chromosomiques (White 1978). Dans sa formulation initiale, ce scénario ne nécessite *a priori* pas de divergence en allopatrie et a donc retenu l'attention de la communauté scientifique comme un mécanisme particulier de spéciation avec flux de gènes. Ce modèle a par la suite été décliné sous de nombreuses versions au fur et à mesure des découvertes sur différents groupes taxinomiques. Nous les regroupons ici en deux catégories. La première comprend les modèles faisant l'hypothèse que les remaniements chromosomiques participent en tant que mutation sous-dominante à l'isolement reproductif post-zygotique. La seconde, plus récente, postule que, quel que soit le degré de sous-dominance associé à un tel remaniement, son effet majeur est de réduire les flux de gènes dans la région chromosomique touchée, autorisant ainsi la divergence.

### 4.1 Modèle de spéciation chromosomique par sous-dominance

Le modèle de spéciation proposé par White (1968) repose sur l'existence d'une diminution d'origine chromosomique

de la fertilité ou de la viabilité des hybrides (sous-dominance) entre deux taxons qui diffèrent par leur caryotype. L'idée est que la sous-dominance des hybrides devrait suffisamment diminuer les flux de gènes pour que les taxons en présence divergent jusqu'à l'acquisition d'un isolement reproductif pré-zygotique par sélection ou par dérive (Capanna 1982, King 1993, Ayala et Coluzzi 2005). Ce scénario ne fait pas intervenir d'isolement géographique préalable. Venant contester la généralité du modèle de spéciation allopatrique, cette proposition a immédiatement suscité une polémique au sein de la communauté scientifique qui a pointé du doigt un paradoxe majeur. En effet, un remaniement suffisamment délétère pour assurer un isolement reproductif post-zygotique fort a une probabilité très réduite de se fixer dans une population lors de son apparition. Ce paradoxe a conduit à l'émergence de deux écoles. La première a discrédité ce modèle, en considérant que la majorité des remaniements fixés au cours de l'évolution ne devaient présenter qu'une faible sous-dominance et que, dans ce cas, la différenciation chromosomique ne pouvait constituer un mécanisme d'isolement reproductif d'importance évolutive (Spirito 2000). Le deuxième courant s'est employé à estimer le niveau de sous-dominance

chromosomique chez différents taxons, et ce pour divers types de remaniements, ainsi qu'à déterminer les conditions d'application du modèle (King 1993, Searle 1993, Sites et Reed 1994).

#### 4.1.1 Quelle est la valeur de la sous-dominance associée aux mutations chromosomiques ?

L'étendue des perturbations de la gamétogenèse chez les hétérozygotes chromosomiques a été estimée en mesurant le contenu chromosomique des gamètes et/ou des embryons dans divers organismes (Encadré 4). Dans une étude élégante, Delneri *et al.* (2003) ont pu mesurer l'effet propre des remaniements entre deux espèces de levure différenciées par des translocations réciproques et dont les hybrides produisent des spores stériles. Pour ce faire, ils ont manipulé la structure du génome de l'une d'entre elles afin de la rendre similaire (colinéaire) à celle de l'autre espèce. Cette manipulation a permis de restaurer en grande partie la fertilité des spores chez les hybrides, ce qui montre que les remaniements étaient responsables pour une large part de l'isolement post-zygotique entre ces espèces.

## Encadré 4

### Les différents remaniements : inversions, fusions et translocations (King 1993)

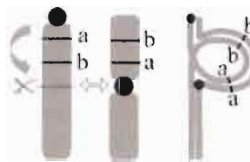
Il y a plusieurs types de remaniements chromosomiques (représentés à gauche dans les dessins ci-dessous). Ils diffèrent notamment par leur effets sur la fertilité des individus hétérozygotes pour ces remaniements.

**Fusion/fission centrique** : ces mutations sont les plus fréquentes et consistent en la fusion (ou la fission) par le centromère de deux chromosomes non-homologues. Une mauvaise ségrégation méiotique des chromosomes chez les hétérozygotes conduit à la formation de gamètes ayant un chromosome en trop ou en moins. Les modèles les plus étudiés appartiennent aux mammifères (Searle 1993, Piálek *et al.* 2005). Les taux d'aneuploïdie mesurés varient en fonction des chromosomes impliqués dans

le remaniement, de leur nombre, du sexe, du fonds génétique et des espèces (Searle 1993). Chez les souris et les musaraignes qui ont la particularité d'accumuler ce type de remaniement dans la nature, l'hétérozygotie pour une seule fusion n'engendre généralement pas de diminution de fertilité significative, mais celle-ci augmente avec leur nombre (Gropp et Winking 1981, Castiglia et Capanna 2000).

**Fusion/fission en tandem** : la fusion en tandem implique la réunion tête-bêche de deux chromosomes non-homologues ; l'inverse pour la fission. La ségrégation attendue après recombinaison génère 50 % de gamètes défectueux, mais aucune donnée expérimentale n'est actuellement disponible.

**Inversion** : il s'agit de l'inversion d'un segment chromosomique suite à une cassure. Les inversions sont dites péricentriques si le segment inversé comprend le centromère (cf. dessin ci-contre), ou paracentriques si il ne l'implique pas. L'appariement des régions homologues donne lieu à la formation d'une boucle d'inversion ; la présence d'une recombinaison à l'intérieur de la boucle conduit à la production de gamètes dont 50 % possèdent des délétions ou des duplications de gènes. La dysgénèse méiotique liée à l'hétérozygotie pour des inversions varie selon la taille du segment inversé et la fréquence des recombinaisons au sein de l'inversion (Coates et Shaw 1984, Jaarola *et al.* 1997).



le remaniement, de leur nombre, du sexe, du fonds génétique et des espèces (Searle 1993). Chez les souris et les musaraignes qui ont la particularité d'accumuler ce type de remaniement dans la nature, l'hétérozygotie pour une seule fusion n'engendre généralement pas de diminution de fertilité significative, mais celle-ci augmente avec leur nombre (Gropp et Winking 1981, Castiglia et Capanna 2000).

**Translocations** : les translocations dites non-réciproques consistent en un transfert d'un segment de génome d'un chromosome à un autre, alors qu'elles sont réciproques lorsqu'un échange symétrique a lieu entre deux chromosomes non-homologues. La disjonction méiotique chez les hétérozygotes est dysfonctionnelle dans la majorité des cas.



L'ensemble des données expérimentales montre que le désavantage sélectif lié à l'hétérozygotie chromosomique est variable. Certains remaniements, telles les fusions centriques et les inversions, sont souvent associés à une sous-dominance faible ou nulle lorsqu'elles apparaissent. De ce fait, ces mutations ne nécessitent pas des conditions drastiques pour se fixer dans les populations, mais dans ce cas, elles ne peuvent constituer une barrière conséquente au flux de gènes. Toutefois, l'étude de l'évolution chromosomique chez certains taxons a permis de proposer deux scénarios dans lesquels ces remaniements pourraient conférer un isolement post-zygotique important. Le premier consiste en une accumulation successive de plusieurs réarrangements, chacun faiblement sous-dominant (par exemple des fusions centriques, White 1978, Capanna 1982). L'isolement reproductif est alors observable lorsque des populations fortement différenciées entrent en contact. Le deuxième scénario est celui de la fixation de quelques fusions centriques différentes dont un des bras chromosomique est commun (fusions à homologie monobrachiale). L'appariement des chromosomes chez de tels hétérozygotes est complexe et se manifeste par une ségrégation très perturbée (Piálek *et al.* 2005). Ainsi, il suffit de la fixation indépendante d'un petit nombre de ces fusions dans deux populations pour constituer une barrière reproductrice partielle (Baker et Bickham 1986). Ce mécanisme peut être assimilé aux systèmes d'incompatibilité de type Dobzhansky-Muller (Paragraphe 2.1). Ce scénario, qui demeure le modèle le plus consensuel de spéciation chromosomique par sous-dominance, est séduisant de par le faible nombre de contraintes nécessaires pour assurer une limitation conséquente du flux génique entre populations en très peu de temps (Rieseberg 2001, Coyne et Orr 2004). Un exemple permettant d'illustrer une telle évolution est celui des races chromosomiques de la souris domestique, apparues dans l'île de Madère, et dont l'origine est très récente (Günduz *et al.* 2001) ; les différentes races sont caractérisées par la présence de une à sept fusions incompatibles laissant à penser que certaines des races sont isolées reproductivement (Britton-Davidian *et al.* 2000).

#### 4.1.2 Quelles forces évolutives interviennent dans la fixation des remaniements fortement délétères ?

Bien que les remaniements très délétères tels que les fusions en tandem et les translocations soient moins fréquemment observés, il existe quelques cas de fixations récurrentes dans certaines lignées, comme par exemple chez les muntjacs, de petits cervidés asiatiques, où les caryotypes ont évolué de  $2n = 70$  à  $2n = 6\text{♀}/7\text{♂}$  (6 chez les femelles et 7 chez les mâles — à cause d'une translocation X-autosome) par fusions en tandem récurrentes (Yang *et al.* 1995). D'après les analyses théoriques, deux facteurs permettraient d'augmenter sensiblement la probabilité de fixation des remaniements délétères (Hedrick 1981, Walsh 1982, Lande 1985, Chesser et Baker 1986, Michalakis et Olivieri 1993). Le premier est la dérive génique, particulièrement si celle-ci est associée à la consanguinité (voir Chapitre 9). En effet, plus la population est de taille réduite, fortement structurée et avec une dispersion limitée, plus la probabilité de fixer des remaniements

délétères est importante. Certains auteurs ont d'ailleurs mis en évidence une corrélation positive entre le taux d'évolution chromosomique et des structures sociales en dèmes chez les mammifères, notamment les rongeurs et les primates (Wilson *et al.* 1975). Le deuxième facteur est l'existence d'une transmission préférentielle d'un des deux types chromosomiques, distorsion récemment confortée par les données disponibles chez l'homme, la souris et la poule (Pardo-Manuel de Villena et Sapienza 2001).

#### 4.1.3 La fixation des remaniements réduit-elle le flux génique entre populations ?

Il existe des travaux théoriques prédisant les niveaux de sous-dominance chromosomique nécessaires pour assurer un isolement reproductif significatif entre taxons (Walsh 1982). Les travaux expérimentaux, quant à eux, se sont heurtés à un problème méthodologique. Pour savoir si des réarrangements chromosomiques entre deux espèces réduisent de manière efficace les flux de gènes entre deux populations divergentes, il est nécessaire de dissocier les effets des remaniements chromosomiques de ceux liés à d'autres incompatibilités géniques apparues depuis le début de la divergence. Les études concernant des espèces différenciées sont donc sujettes à caution. Mesurer la barrière au flux génique n'a réellement de sens qu'entre populations en contact et dont le caryotype a récemment divergé, ce qui nécessite de disposer de marqueurs génétiques ayant un taux d'évolution suffisamment élevé.

#### 4.2 Modèle de spéciation par suppression de la recombinaison

L'avènement du séquençage des génomes a contribué à diversifier les marqueurs disponibles tout en précisant leur localisation dans le génome (Armengol *et al.* 2005) (voir Chapitre 5). Ces avancées ont montré que les taux d'évolution varient entre différentes parties du génome, conduisant au développement du concept de « génome mosaïque » (Wu 2001). Deux séries de travaux ont proposé que les remaniements chromosomiques pouvaient être responsables de cette variabilité des taux d'évolution génomique et ainsi jouer un rôle dans la spéciation sans pour autant causer une forte sous-dominance. Le premier groupe d'études montre que la divergence entre taxons de gènes portés par des chromosomes remaniés est significativement supérieure à celle des gènes sur des chromosomes colinéaires (non remaniés). La deuxième série de travaux indique que les gènes d'incompatibilité hybride entre deux taxons sont préférentiellement localisés dans des régions impliquées dans des remaniements. Ces études ont porté majoritairement sur des taxons différenciés par des inversions et des translocations réciproques (voir Chapitre 5), et les deux constats sont liés à un même effet, c'est-à-dire l'absence de production chez les hybrides chromosomiques de gamètes recombinés, soit du fait de leur génome délétère, soit par suppression de la recombinaison entre les segments remaniés. Ainsi, les remaniements constitueraient une barrière intrinsèque au flux génique, plus par leur effet sur la recombinaison que sur la fertilité des hybrides.

#### 4.2.1 Inversions et translocations

Plusieurs espèces de tournesol différenciées par des translocations présentent des zones d'hybridation dans la nature. Le niveau d'introgression (Paragraphe 2.1.4) d'hybrides entre les espèces *Helianthus annuus* et *H. petiolaris* a été mesuré pour des marqueurs dispersés dans tout le génome (Rieseberg 2001). Il est apparu que le taux d'introgression des marqueurs localisés dans les régions impliquées dans une translocation était en moyenne inférieur de 50 % à celui des marqueurs portés par les chromosomes colinéaires, suggérant que la présence de translocations limite les échanges génétiques dans les parties du génome concernées.

Les drosophiles sont depuis longtemps un modèle d'étude privilégié des conséquences des remaniements (essentiellement des inversions paracentriques) sur les composantes de la valeur sélective. En recherchant le déterminisme génétique des caractères impliqués dans l'isolement reproductif entre deux espèces de drosophile, divers auteurs se sont aperçu que la majorité de ces traits étaient localisés dans des inversions (Noor *et al.* 2001a, 2001b). La présence d'inversions différenciant deux taxons contribuerait ainsi à réduire le flux génique dans les zones du génome touchées par les remaniements, et offrirait ainsi l'opportunité à la sélection de renforcer la différenciation des taxons en présence par accumulation d'autres incompatibilités. Selon ce modèle, il devrait exister une association entre la distribution des espèces et leur différenciation chromosomique. Parmi 44 espèces de drosophiles étudiées, la plupart des espèces sympatriques sont effectivement différenciées par des inversions, alors que 7 des 8 paires d'espèces à chromosomes colinéaires sont allopatriques (Noor *et al.* 2001b, Chang et Noor 2007). La même approche a été développée chez les moustiques africains du complexe *Anopheles gambiae* (Ayala et Coluzzi 2005). Ici encore, la prédiction selon laquelle les paires d'espèces sympatriques sont plus souvent différenciées chromosomiquement que celles en allopatrie, se trouve vérifiée.

L'existence de différences chromosomiques, dont neuf inversions péricentriques entre l'homme et le chimpanzé, a poussé certains auteurs à rechercher le rôle des ces remaniements dans leur spéciation. En se basant sur les séquences publiées des génomes de ces deux espèces, Navarro et Barton (2003b) ont ainsi montré une différenciation deux fois plus importante des gènes portés par les chromosomes impliqués dans des inversions que ceux non remaniés. Ces travaux ont été contestés quant à leurs méthodes d'analyse (Bowers 2003, Hey 2003, Rieseberg et Livingstone 2003). Plusieurs chercheurs ont poursuivi cette approche en variant et affinant les marqueurs utilisés (Marques-Bonet *et al.* 2004, Zhang *et al.* 2004, Mikkelsen *et al.* 2005, Szamarek *et al.* 2007). La plupart de ces études ne font pas apparaître de différences significatives dans l'évolution des marqueurs localisés sur les deux groupes de chromosomes. Le mode de spéciation homme-chimpanzé reste donc une question ouverte (Barton 2006, Patterson *et al.* 2006, Hobolth *et al.* 2007).

#### 4.2.2 Fusions/fissions centriques

Si ces travaux ont exploré les effets des inversions et des translocations, qu'en est-il des fusions/fissions centriques ? Il semble que ce type de réarrangement modifie également

la localisation des recombinaisons en réduisant leur nombre, notamment autour du centromère (Rowell 1991, Dumas et Britton-Davidian 2002). Néanmoins, la région centromérique étant pauvre en gènes, certains auteurs ont argumenté que l'effet des fusions sur la divergence des gènes devait être négligeable (Navarro et Barton 2003a). Des travaux expérimentaux mesurant la divergence de locus microsatellites entre chromosomes fusionnés et non fusionnés ont donné des résultats contrastés selon les espèces, et méritent d'être poursuivis (Panithanarak *et al.* 2004, Basset *et al.* 2006).

### 4.3 Conclusion

Les modèles de spéciation chromosomique soutiennent le rôle des remaniements en tant que barrière intrinsèque au flux génique. Les mécanismes impliqués sont soit directs, sous-dominance par perte de fertilité ou de viabilité des hétérozygotes chromosomiques, soit indirects, perméabilité différentielle du génome par suppression de la recombinaison dans les segments concernés par les remaniements. Ces deux modèles de spéciation chromosomique sont souvent mis en opposition, mais les deux catégories d'effets (sous-dominance, suppression de la recombinaison) ne sont pas nécessairement exclusives (Kirkpatrick et Barton 2006), et il est vraisemblable qu'elles agissent de concert dans la plupart des cas.

Les cas compatibles avec le modèle de sous-dominance sont ceux où une diminution conséquente du flux de gènes est réalisée par fixation 1) d'un nombre important de remaniements, chacun faiblement délétère, 2) d'un faible nombre de fusions à homologie monobrachiale et 3) d'un faible nombre de remaniements fortement délétères sous conditions favorisant leur fixation. Actuellement, le modèle par suppression de la recombinaison bénéficie d'une large audience, et certains auteurs prédisent que les taux de spéciation devraient être plus fortement associés à la présence de réarrangements ayant un effet sur la recombinaison (inversions) plutôt qu'à ceux à effet sous-dominant (fusions) (Navarro et Barton 2003a). Une des conséquences importantes de ce modèle est de faciliter les modes de spéciation en présence de flux génique. En effet, les modèles de spéciation parapatrique et sympatrique requièrent l'existence d'un déséquilibre de liaison entre des traits gouvernant l'accouplement homogame ainsi qu'un ou plusieurs gènes sous sélection diversifiante. La suppression de la recombinaison associée aux remaniements chromosomiques peut remplir ces conditions et de ce fait apporter un soutien théorique et expérimental aux modes de spéciation non allopatriques. D'ailleurs, des travaux récents sur le modèle d'étude par excellence de la spéciation sympatrique (le complexe d'espèces de *Rhagoletis pomonella*) démontrent clairement le rôle de plusieurs inversions dans l'apparition de l'isolement reproductif et la formation de nouvelles races d'hôtes (Feder *et al.* 2005). L'existence d'un isolement post-zygotique de quelque nature qu'il soit n'est évidemment pas synonyme de spéciation ; l'apport spécifique des modifications chromosomiques est d'abaisser le niveau de flux autour des barrières géniques liées. Si les remaniements apparaissent tôt dans la divergence, les allèles favorisés dans l'une ou l'autre population, assurant leur adaptation à des environnements différents, seront gelés par la barrière chromosomique, accélérant

l'apparition d'incompatibilités supplémentaires et augmentant ainsi la plausibilité d'une spéciation.

## 5 LA SPÉCIATION PAR RENFORCEMENT

Parmi les différents mécanismes possibles de spéciation, la spéciation dite « par renforcement » a une place particulière. Habituellement, la mise en place d'un isolement reproductif pré-zygotique est envisagée comme une conséquence fortuite d'une différenciation entre deux taxa (cette différenciation pouvant résulter de mécanismes de dérive ou d'adaptation comme l'adaptation à deux environnements différents). À l'inverse, l'hypothèse de spéciation par renforcement envisage que l'augmentation de l'isolement reproductif pré-zygotique puisse être, en soi, une adaptation. L'hypothèse de renforcement a été longuement débattue et a suscité un vif intérêt dans la communauté évolutionniste au cours de ces trente dernières années (Servedio et Noor 2003, Coyne et Orr 2004).

### 5.1 L'hypothèse de spéciation par renforcement

Dobzhansky (1951) formula l'hypothèse que « dans les zones de contact entre deux taxa initialement génétiquement différenciés, les barrières d'isolement pré-zygotique peuvent être renforcées sous l'effet d'une sélection contre l'hybridation ». Ce n'est qu'en 1955 que Blair utilisa le terme « renforcement » pour décrire ce phénomène. La spéciation par renforcement implique plusieurs étapes (Figure 10).

*Étape 1 : les conditions initiales.* L'idée de spéciation par renforcement implique qu'initialement une différenciation se mette en place entre deux populations, que nous appellerons A et B, et que cette divergence génère des incompatibilités post-zygotiques entre ces entités (Paragraphe 2.1). Cette divergence peut se produire en allopatrie ou en sympatrie.

*Étape 2 : le renforcement à proprement parler.* Au début de cette étape, l'isolement pré-zygotique est faible ou nul. Dans une zone de sympatrie (soit à la suite d'un contact secondaire

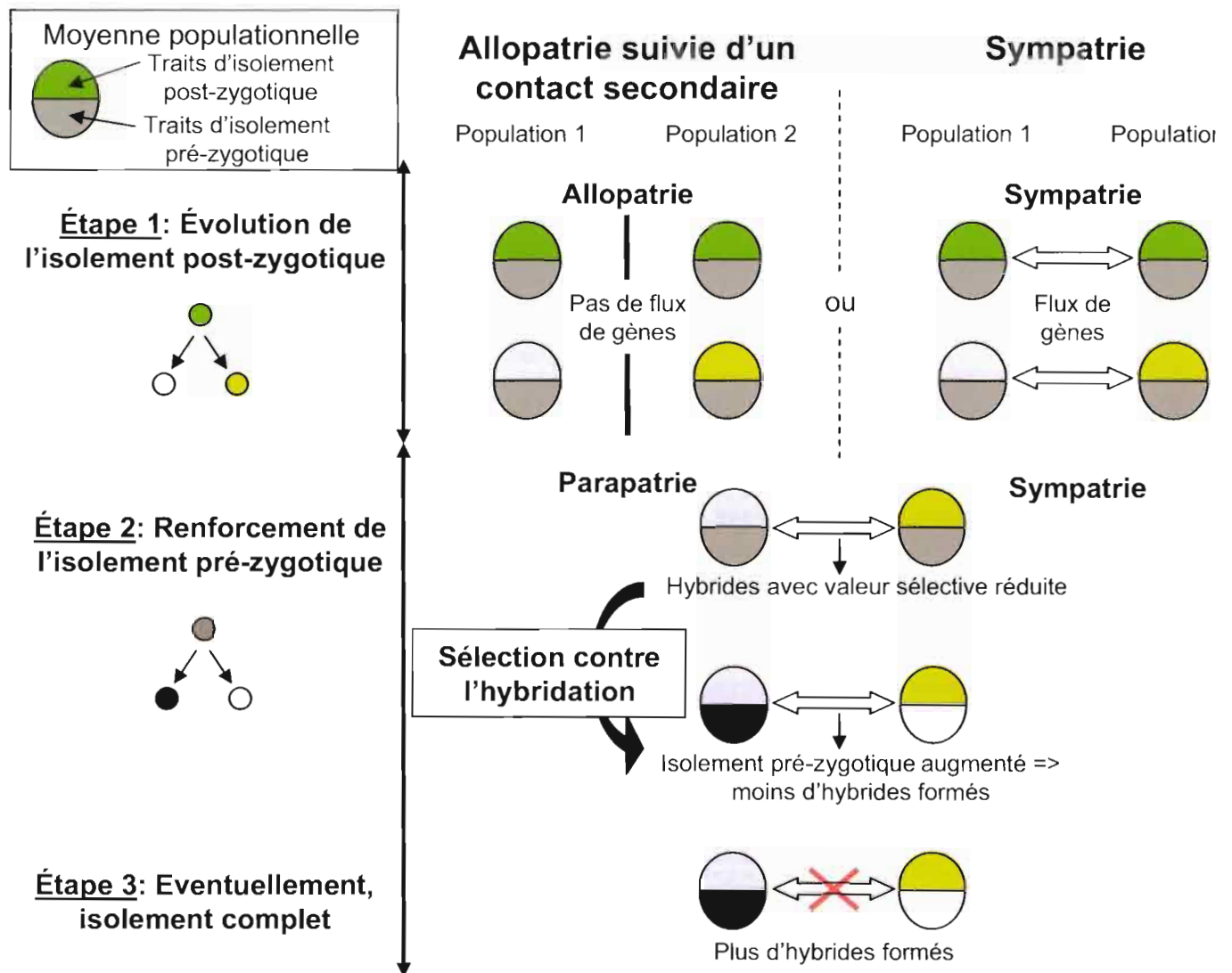


Figure 10 Représentation schématique du déroulement d'une spéciation par renforcement.

si les populations étaient auparavant en allopatric, soit parce que les populations étaient déjà sympatriques), la plupart des individus des deux populations se reproduisent aléatoirement avec des individus de l'une ou l'autre des populations. Cela conduit à des croisements fréquents entre populations. Puisqu'il existe un début d'isolement post-zygotique, les croisements entre A et B conduisent à la formation d'hybrides présentant un désavantage sélectif par rapport aux individus parentaux. Toute forme de désavantage hybride peut intervenir à ce stade (inviabilité hybride, inviabilité écologique, stérilité, contre-sélection sexuelle des hybrides, etc.), même si la plupart des études sur le renforcement ont jusqu'ici essentiellement fait intervenir l'inviabilité et la stérilité hybride (Paragraphe 5.2 et 5.3). Cette sélection contre les hybrides induit de manière indirecte une sélection contre l'hybridation : les individus se reproduisant aléatoirement avec des individus de l'une ou l'autre des populations sont indirectement contre-sélectionnés ; à l'inverse, des individus homogames sont indirectement sélectionnés car ils produisent des descendants viables et fertiles. Au sein de la population A, il va donc y avoir de plus en plus d'individus génétiquement A et se reproduisant préférentiellement avec des individus A ; respectivement dans la population B, des individus génétiquement B et se reproduisant préférentiellement avec des individus B. Un déséquilibre de liaison se crée alors entre les gènes responsables de l'incompatibilité hybride (directement sous sélection) et les gènes responsables d'une reproduction homogame. La fréquence des individus homogames augmente donc dans chaque population, aboutissant à l'augmentation de l'isolement pré-zygotique (d'où le terme renforcement). Toute forme d'isolement pré-zygotique peut être renforcée : isolement écologique, temporel, sexuel, mécanique, gamétique (Paragraphe 2.2), même si la plupart des études sur le renforcement ont jusqu'ici essentiellement concerné une augmentation de l'isolement sexuel (Paragraphe 5.2 et 5.3).

*Étape 3 (optionnelle) : vers une spéciation complète.* Le phénomène de renforcement peut éventuellement se poursuivre jusqu'à l'isolement complet entre les deux populations.

## 5.2 La spéciation par renforcement est-elle plausible théoriquement ?

### 5.2.1 Objections théoriques initiales

Jusque dans les années 1990, l'hypothèse de spéciation par renforcement fut fortement contestée, notamment sur des bases théoriques (Paterson 1978). En effet, les premiers modèles théoriques soulevaient deux objections majeures. D'une part, la mise en place du renforcement est très peu probable, le phénomène étant contrecarré par les effets de la recombinaison et des flux de gènes venant de populations en dehors de la zone de contact. En effet, en rompant l'association établie lors du renforcement entre les gènes responsables de l'incompatibilité hybride et les gènes responsables de l'homogamie, ces deux phénomènes ont tendance à diminuer l'homogamie dans chacune des populations et donc à diluer l'effet de la sélection contre l'hybridation (Felsenstein 1981). D'autre part, la probabilité qu'un renforcement mène à une spéciation complète est faible (Moore 1957, Spencer *et al.*

1986). Tout d'abord une autre issue probable est l'extinction d'une des deux populations. Deuxièmement, l'isolement ne peut pas se répandre en dehors des zones de contact puisque les forces sélectives sont restreintes à ces zones. Enfin, dans les zones de contact, lorsque l'isolement augmente, la sélection contre l'hybridation diminue, rendant difficile l'achèvement de la spéciation.

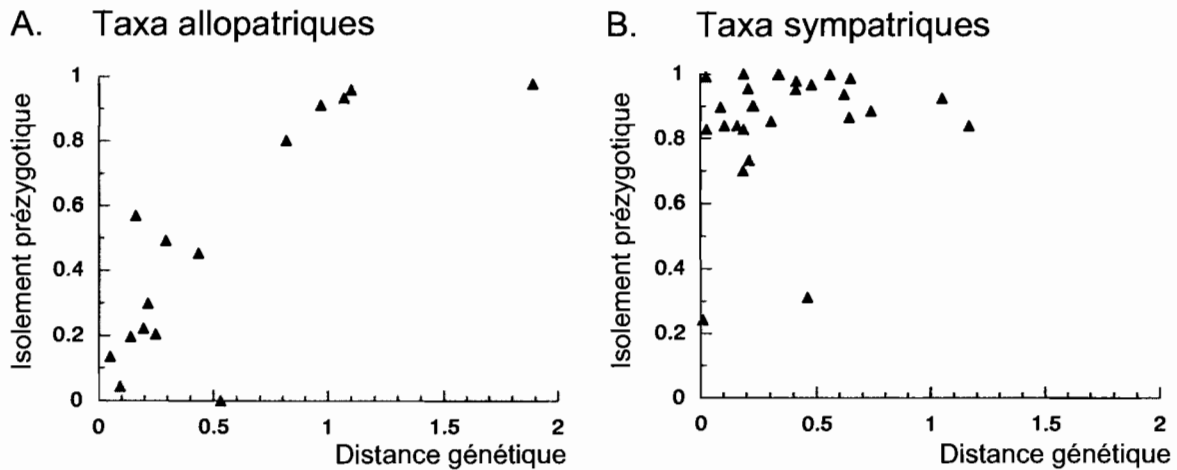
### 5.2.2 Supports théoriques en faveur du renforcement

Pourtant, à partir des années 1990, le mécanisme de spéciation par renforcement a reçu un support théorique croissant. La plupart des études apportant des arguments en faveur du renforcement se réfèrent à un cas particulier de renforcement : l'évolution d'une préférence sexuelle des femelles pour les mâles de leur propre population (isolement sexuel). Ces modèles montrent qu'un renforcement peut se mettre en place dans une zone de contact secondaire - malgré la présence de flux de gènes et de recombinaison - lorsque l'on prend en compte (i) un certain degré de divergence pré-zygotique initiale et (ii) la possibilité d'une corrélation génétique entre trait mâle et préférence femelle, ce qui accélère l'évolution des traits et des préférences (mécanisme de sélection sexuelle) (par exemple, Liou et Price 1994, Kirkpatrick et Servedio 1999, Kirkpatrick 2000, Servedio 2000). Par ailleurs, les modèles de spéciation sympatrique (Paragraphe 3.2.1) confirment que le renforcement de l'isolement pré-zygotique est possible dans un contexte de sympatrie (Dieckmann et Doebeli 1999, Kondrashov et Kondrashov 1999). Bien sûr, ces modèles prédisent que le renforcement est d'autant plus probable que la sélection contre l'hybridation et l'homogamie (ici, des préférences sexuelles) sont fortes, que les traits d'isolement pré-zygotique sont héréditaires, et que les taux de recombinaison et de flux de gènes sont faibles. Mais la conclusion la plus importante est que le mécanisme de renforcement peut se mettre en place pour des valeurs réalistes de l'ensemble de ces paramètres. À l'heure actuelle, les études théoriques ne se focalisent plus sur la plausibilité du renforcement, mais davantage sur les conditions favorables à sa mise en place et son maintien, en intégrant des paramètres de plus en plus complexes, ce qui permet de comparer par exemple l'évolution du renforcement suivant différentes modalités de structure des zones hybrides, d'incompatibilités hybrides, etc. (par exemple, Lemmon et Kirkpatrick 2006).

## 5-3 Quelles sont les preuves en faveur de la spéciation par renforcement ?

### 5.3.1 Comment démontrer un mécanisme de renforcement ?

Deux grandes approches ont été mises en œuvre pour tester la plausibilité de la spéciation par renforcement. Tout d'abord, des expériences de sélection artificielle ont été réalisées en laboratoire pour tester si la sélection contre l'hybridation peut conduire à un renforcement de l'isolement pré-zygotique (synthèse dans Kirkpatrick et Ravigné 2002). Ces expériences consistent à mettre en contact deux populations non différenciées (mais morphologiquement marquées pour les reconnaître et suivre leur descendance) et à



**Figure 11** Analyse comparative des patrons de spéciation entre plusieurs espèces de mouches drosophiles. Pour plus de 100 paires d'espèces, les degrés d'isolement pré-zygotique observés en allopatrie et en sympatrie ont été comparés, et les

mimer l'action d'une sélection contre l'hybridation en éliminant à chaque génération les individus issus du croisement entre les populations. Jusqu'ici, ce type d'expériences n'a jamais conduit à un renforcement. Une raison possible est que les populations mises en contact au départ étaient totalement indifférenciées, alors que le renforcement est favorisé par une divergence initiale entre populations. La deuxième approche consiste à tester une des prédictions du renforcement : l'observation d'un plus fort isolement pré-zygotique entre taxa dans les zones de contact (sympatrie *sensu stricto* ou contact secondaire) qu'en allopatrie. On s'attend à observer cette tendance : (i) à l'échelle d'un groupe taxinomique, entre paires d'espèces sympatriques et paires d'espèces allopatriques ; (ii) à l'échelle de deux taxa en cours de différenciation et présentant des populations en allopatrie et des populations en contact (on parle alors de déplacement de caractère reproductif). Ce patron de divergence est une signature phénotypique possible d'un mécanisme de renforcement, même s'il faut garder à l'esprit qu'un tel patron puisse résulter d'autres mécanismes que le renforcement. Jusqu'ici, cette approche a permis d'accumuler les preuves les plus tangibles de l'existence de spéciations par renforcement, dont certaines sont détaillées ci-dessous.

### 5.3.2 Supports expérimentaux en faveur de la spéciation par renforcement

Un des premiers supports significatifs en faveur du renforcement provient d'une analyse comparative des patrons de spéciation entre plusieurs espèces de drosophiles. Pour plus de 100 paires d'espèces, les degrés d'isolement pré-zygotique observés en allopatrie et en sympatrie ont été comparés, et les résultats indiquent que pour des paires d'espèces d'âge comparable, l'isolement pré-zygotique est bien plus fort entre espèces sympatriques qu'entre espèces allopatriques (Coyne et Orr 1997 et Figure 11). Cette étude confirme donc que, chez les drosophiles, l'isolement pré-zygotique évolue plus

rapidement en sympatrie qu'en allopatrie, ce résultat étant en accord avec l'hypothèse de spéciation par renforcement. Ce même type d'analyse comparative a également mis en évidence récemment de tels patrons de divergence au sein du groupe des champignons *Homobasidiomycètes* et au sein de plantes chez lesquelles la pollinisation par des insectes est hautement spécifique.

La plupart des autres preuves appuyant l'existence du renforcement proviennent de la mise en évidence de déplacements de caractères reproductifs entre taxa en cours de différenciation et présentant un désavantage hybride dans la nature. Dans ce cadre, un des premiers exemples significatifs concerne deux espèces de mouches, *Drosophila pseudoobscura* et *Drosophila persimilis*. Chez ces espèces, les femelles *D. pseudoobscura* en sympatrie avec *D. persimilis* présentent une plus forte réticence à se reproduire avec des mâles hétérospécifiques que les femelles venant de populations allopatriques (Noor 1995). Un autre cas concerne deux espèces d'oiseaux du genre *Ficedula*, le gobe-mouche noir et le gobe-mouche à collier. Dans les zones de sympatrie et d'hybridation entre ces deux taxa, l'observation d'une divergence dans la couleur du plumage chez les mâles (par rapport aux colorations observées en allopatrie) et de préférences sexuelles homogames chez les femelles sont des indices que la sélection dans la zone de contact a pu favoriser l'évolution de ces traits d'isolement pré-reproductif (Saetre *et al.* 1997). Plus récemment, il a été expérimentalement montré en laboratoire que la sélection contre les hybrides pouvait conduire à un déplacement de caractère reproducteur entre les espèces *Drosophila serrata* et *Drosophila birchii* (Higgie *et al.* 2000).

De plus en plus d'exemples de ce type sont maintenant trouvés dans la littérature (Tableau 1), montrant que ces patrons de renforcement peuvent concerner divers groupes de métazoaires (par exemple Smadja et Ganem 2005), mais également les plantes et les champignons. Dès lors, les recherches se développent sur l'analyse des bases génétiques du renforcement (Ortiz-Barrientos *et al.* 2004).

Tableau 1

Exemples de taxa pour lesquels des observations compatibles avec un mécanisme de renforcement ont été mises en évidence.

Classification phylogénétique		Taxa	Type d'isolement pré-zygotique renforcé		
Métazoaires	Mammifères	Souris domestique européenne <i>Mus musculus musculus/M. m. domesticus</i>	Isolement sexuel (système de reconnaissance olfactif)		
	Sauropsidés – Oiseaux	Gobe-mouche noir/G. à collier <i>Ficedula hypoleuca/F. albicollis</i>	Isolement sexuel (système de reconnaissance visuel)		
Lissamphibiens – Anoures		Rainette verte <i>Hyla cinerea/H. gratiosa</i>	Isolement sexuel (système de reconnaissance acoustique)		
		Rainette brune/R. de Verreaux <i>Hyla ewingi/H. verreauxi</i>	Isolement sexuel (système de reconnaissance acoustique)		
		Rainette versicolore/R. criarde <i>Hyla versicolor/H. chrysoscelis</i>	Isolement sexuel (système de reconnaissance acoustique)		
		Crapauds « pieds-en-bêche » <i>Spea multiplicata/S. bombifrons</i>	Isolement sexuel (système de reconnaissance acoustique)		
		Actinoptérygiens – Téléostéens		Epinoches à trois épines <i>Gasterosteus aculeatus</i>	Isolement sexuel (système de reconnaissance visuel)
				Euarthropodes – Insectes	Mouche des fruits <i>Drosophila pseudoobscura/D. persimilis</i>
Mouche des fruits <i>Drosophila birchii/D. serrata</i>	Isolement sexuel (système de reconnaissance olfactif)				
Papillon mimétique <i>Heliconius</i>	Isolement sexuel (système de reconnaissance visuel)				
Cigale « périodique » <i>Magicicada</i>	Isolement sexuel (système de reconnaissance acoustique)				
Phasme <i>Timema cristinae</i>	Isolement sexuel (système de reconnaissance olfactif)				
Échinodermes	Oursin <i>Echinometra</i>	Isolement gamétique			
Bivalves	Moule <i>Mytilus</i>	Isolement gamétique			
Eumycètes	Ascomycètes <i>Neurospora</i>	Isolement gamétique			
Chlorobiontes	Liliopsida – Commélinidées	Gingembre spirale <i>Costus allenii/C. laevis</i>	Isolement gamétique (incompatibilités pollen-pistil)		
	Magnoliopsida – Astéridées	<i>Gilia</i>	Isolement gamétique (incompatibilités pollen-pistil)		
	Magnoliopsida – Astéridées	<i>Phlox</i>	Isolement écologique (par les pollinisateurs)		

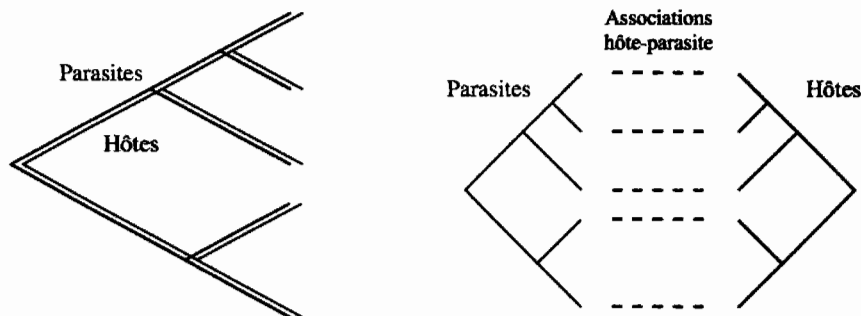
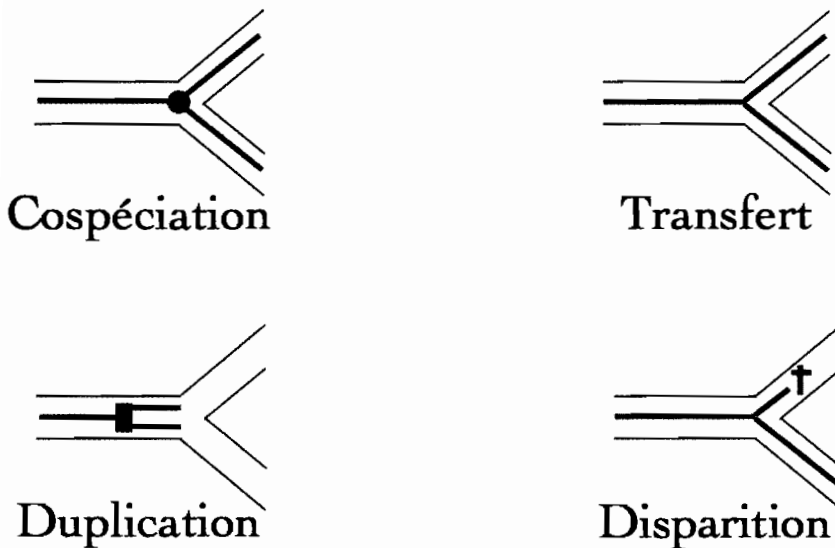


Figure 12 Représentations graphiques de la congruence entre phylogénie des hôtes et phylogénie des parasites.

(a) Superposition des deux arbres phylogénétiques.  
(b) *Tanglegram* (ou traquogramme).





**Figure 13** Histoires macroévolutives des parasites lors d'une spéciation des hôtes (voir texte).

## 5.4 Conclusion

La spéciation par renforcement est maintenant considérée comme un mécanisme possible de spéciation. La spéciation ne serait ainsi pas toujours la conséquence fortuite d'une différenciation entre deux populations, mais elle pourrait parfois constituer en soi une adaptation. Plus généralement, la spéciation par renforcement est un exemple supplémentaire du rôle de la sélection naturelle (ici, sélection contre l'hybridation) dans les mécanismes de diversification biologique.

## 6 COSPÉCIATION

### 6.1 Principe

Lorsque des organismes sont étroitement associés, comme par exemple des parasites et leurs hôtes, il est envisageable que la spéciation affecte de façon concomitante les groupes taxinomiques parties prenantes de l'interaction. On parle alors de cospéciation, cophylogénie, descente cophylogénétique, cocladogénèse, cladogénèse parallèle, ... autant de termes qui reflètent l'intérêt que les biologistes de l'évolution portent à ce phénomène (voir par exemple Thompson 1994, Page 2003 et Poulin 2007). Les premières études scientifiques sur la question datent de plus d'un siècle. A cette époque, et jusqu'à une date encore récente, on pensait que comme les parasites étaient souvent très spécifiques, donc *a priori* très adaptés à leurs hôtes, leur histoire évolutive ne pouvait que refléter fidèlement celle de l'habitat où ils vivaient, l'hôte. Une telle congruence peut se représenter graphiquement (Figure 12) par deux arbres superposés (a), ou par un *tanglegram* (b). Cependant, les parasites ne montrent pas tous la même fidélité à leurs hôtes, et peuvent réagir très différemment à leur isolement reproductif. Il existe ainsi plusieurs événements qui peuvent modeler les histoires macroévolutives des organismes associés (Figure 13) :

- la cospéciation, c'est-à-dire la spéciation quasi simultanée des hôtes et de leurs associés (par exemple des

parasites). Cet événement est favorisé : 1) lorsque les associés sont fortement adaptés à leurs hôtes et très spécifiques, 2) lorsque les associés sont transmis verticalement (des parents aux descendants) ;

- le transfert d'hôte, où un associé va coloniser un hôte plus ou moins apparenté à son hôte d'origine. Un tel événement peut être suivi ou non d'une spéciation sur le nouvel hôte. Cet événement est favorisé : 1) lorsque les associés ne présentent pas d'adaptations très spécifiques vis-à-vis de leurs hôtes et/ou que l'hôte alternatif montre des caractères convergents avec l'hôte original et offre une niche écologique équivalente, 2) lorsque les associés présentent des capacités de dispersion recouvrant l'aire de distribution de plusieurs hôtes potentiels ;
- la duplication, qui consiste en une spéciation des associés sur les hôtes qui eux ne subissent pas de spéciation ; ces événements sont souvent liés à l'évolution de différences écologiques entre les associés ;
- la disparition, qui conduit une lignée d'associés à disparaître d'une lignée hôte. Cette disparition peut avoir plusieurs causes. La première est l'extinction bien sûr, parfois due à une exclusion compétitive avec autre associé. La deuxième est l'absence initiale de l'associé sur une des deux populations hôtes au départ de la spéciation, ce qui a été appelé « *missing the boat* »<sup>6</sup> (Johnson *et al.* 2003). Cette éventualité suppose des capacités de dispersion faibles de l'associé.

Si l'idée de cospéciation entre les hôtes et les parasites est ancienne, la prise en compte de la complexité des événements qui peuvent survenir lors de l'évolution de deux clades en interaction est récente. On est maintenant assez loin de l'idée simpliste que les parasites peuvent être vus comme de simples « caractères » de leurs hôtes, et il semble que la cospéciation dans les systèmes hôtes-parasites soit plutôt l'exception que la règle (de Vienne *et al.* 2013). Quoiqu'il en soit, il est toujours important de bien connaître la biologie des espèces associées pour étudier l'hypothèse de cospéciation,

<sup>6</sup>. « rater le bateau ».

ce qui réserve ce type d'études à des modèles étudiés depuis longtemps, ou à ceux sur lesquels il est possible de conduire un échantillonnage exhaustif.

## 6.2 Systèmes étudiés : quelques résultats

Beaucoup de travaux ont été consacrés aux associations impliquant les poux et de petits rongeurs (gaufres à poche, e.g. Hafner et Nadler 1994, Page et Hafner 1996), et les conclusions qui en ont été tirées sont fortement dépendantes de la biologie des taxons impliqués. Les résultats de ces études suggéraient une très forte cospéciation dans ce

système hôte-parasite. En outre, les phylogénies moléculaires des hôtes et des parasites ont pu être réalisées à partir des séquences nucléotidiques du même fragment d'ADN mitochondrial. Cela a permis d'établir la congruence temporelle des événements de spéciation et de comparer les taux d'évolution des hôtes et de leurs parasites, ces derniers évoluant à peu près trois fois plus vite. Des études ultérieures sur d'autres systèmes hôte-parasite ont montré que l'évolution des parasites était fréquemment beaucoup plus rapide que celle des hôtes, mais qu'il était la plupart du temps difficile de comparer les taux d'évolution des deux groupes taxonomiques. Le modèle gaufres-poux est en fait un cas très

### Encadré 5

#### Méthodes d'analyse de la cospéciation

L'aspect méthodologique occupe une place importante dans l'étude de la cospéciation, car c'est le développement de méthodes spécifiques qui a permis de sortir des interprétations purement descriptives, et qui a donné une impulsion aux études dans ce domaine. Ces méthodes sont relativement récentes. Elles sont apparues au début des années 80, avec le travail pionnier de D. Brooks (Brooks et McLennan 1991, 2002) qui a développé la Brooks Parsimony Analysis (BPA). Les arbres phylogénétiques des parasites sont transformés en matrices de caractères. Cette matrice est ensuite traitée comme une matrice de caractères des hôtes : les homoplasies sont interprétées en termes de duplication ou de changement d'hôte. Une décennie plus tard, une méthode conceptuellement différente, a fait son apparition. Développée par R. Page, elle est basée sur les « arbres réconciliés » et est implémentée dans le logiciel TreeMap (Page et Charleston 1998). Cette méthode mélange adéquatement les quatre types d'événements coévolutifs décrits plus haut pour faire correspondre la phylogénie des parasites à celle des hôtes. Le grand intérêt pour la cospéciation a été alimenté par quelques études phares sur des ectoparasites de petits mammifères : il s'agit des fameuses études de l'équipe de M. Hafner sur les gaufres et leurs poux mallophages. Ces travaux, publiés notamment dans les revues *Nature* (Hafner et Nadler 1988) et *Science* (Hafner *et al.* 1994) ont brillamment exposé cette problématique devant la communauté scientifique, alimentant par là même le développement des méthodes citées plus haut. Ainsi, TreeMap 2 utilise l'algorithme de reconstruction appelé «Jungles» pour réconcilier les arbres (Page et Charleston 1998) et permet en outre d'assigner des coûts aux différents événements coévolutifs. Les scénarios choisis sont ceux qui minimisent le coût global de la reconstruction. Mais cet algorithme génère un nombre de scénarios qui croît exponentiellement avec la taille des phylogénies, ce qui a très vite limité son utilisation. Le développement relativement récent de nouveaux algorithmes a permis de palier à cette limitation (Merkle and Middendorf, 2005, Conow *et al.*, 2010, Merkle *et al.*, 2010, Doyon *et al.*, 2011) Par ailleurs, une véritable cospéciation implique que les événements de spéciation chez les hôtes et leurs parasites soient simultanés, ce qui demande plus que de simplement comparer

les topologies. Certains événements historiques peuvent générer une congruence non temporelle des topologies, comme la poursuite phylogénétique (*phylogenetic tracking*), dans laquelle un parasite, après avoir colonisé une espèce hôte, va se transférer sur des hôtes apparentés, tout en donnant naissance à une nouvelle espèce à chaque transfert (de Vienne *et al.* 2007). Ainsi, plusieurs méthodes incluent des contraintes temporelles dans les réconciliations (e.g. les transferts sur des hôtes non contemporains ne sont pas autorisés). Ces méthodes incluent généralement des tests statistiques comparant la congruence observée à ce qui serait obtenu avec des associations aléatoires.

Il est cependant apparu qu'avec des systèmes hôte-parasite dans lesquels la cospéciation n'était pas importante, surtout si les parasites n'étaient pas spécifiques et/ou les hôtes pouvaient héberger plusieurs espèces de parasites, les méthodes classiques de réconciliation étaient souvent incapables de proposer un scénario optimal. Le nombre de possibilités trop important rend simplement le calcul impossible. Elles ont aussi tendance à surestimer la cospéciation (de Vienne *et al.* 2013). En outre, ces méthodes considèrent généralement que les topologies des arbres sont parfaitement connues, et un changement de topologie peut avoir des conséquences importantes. De nouvelles méthodes ont donc été développées, qui ne cherchaient plus à estimer des scénarios évolutifs, mais à mesurer la structure cophylogénétique globale entre les arbres des hôtes et des parasites, (Johnson *et al.* 2001, Legendre *et al.* 2002, Hommla *et al.* 2009). Plus la congruence est élevée, plus la cospéciation est importante dans le système. Là encore, des tests statistiques comparent la congruence observée à ce qui serait obtenu avec des associations aléatoires. Ainsi, ParaFit (Legendre *et al.* 2002) teste la congruence entre des matrices de distances et identifie les associations hôte-parasite individuelles responsables de cette structure. En prenant en compte les longueurs de branches, cette méthode permet aussi de tester la composante temporelle. L'augmentation du nombre de systèmes hôte-parasite étudiés, ainsi que le nombre de taxons pour lesquels on dispose de données moléculaires, laisse penser que les méthodes de congruence globale seront de plus en plus utilisées à l'avenir..

particulier, dans lequel les parasites ne possèdent pas de stade de dispersion, sont morphologiquement adaptés à se fixer de façon optimale sur une espèce d'hôte donnée, et où les espèces hôtes sont en général géographiquement séparées et très territoriales. Cette biologie offre très peu d'opportunités de transferts d'hôtes. Il est donc important de ne pas généraliser ces conclusions à l'ensemble des systèmes hôte-parasite. Les systèmes formés par les poissons et leurs ectoparasites branchiaux monogènes (Plathelminthes) ont été également l'objet de nombreuses études (Desdevises *et al.* 2002, Simkova *et al.* 2004, Huysse et Volckaert 2005, Mendlova *et al.* 2012). Ces associations hôte-parasite sont *a priori* des candidats idéaux pour trouver de la cospéciation (Humphery-Smith 1989), car ils montrent une importante spécificité, un cycle direct (un seul hôte), et une virulence faible. Dans les cas où les hôtes sont sympatriques, la comparaison des phylogénies par différentes méthodes (voir encadré 5) indique une absence de cospéciation globale. Par contre, lorsque les hôtes sont séparés par des barrières géographiques importantes, on détecte des profils de cospéciation. C'est le cas des monogènes parasitant les tétrapodes à l'échelle de la planète (Verneau *et al.* 2002, Bentz *et al.* 2003). L'étude de ces systèmes suggère que la cospéciation est bien plus le fait d'un manque d'opportunités de transfert pour les parasites lorsque leurs hôtes sont en allopatrie que de l'adaptation des parasites à leurs hôtes les privant de possibilité de survie sur une espèce différente (voir Clayton *et al.* 2003).

Les relations entre les insectes et leurs bactéries endosymbiotiques mutualistes ont également été l'objet d'études de cospéciation. Ces symbioses sont très répandues chez les hémiptères dont l'alimentation phloémienne est carencée (Buchner 1965, Douglas 1998). L'exemple probablement le mieux connu est celui des pucerons et de leur bactérie obligatoire, *Buchnera aphidicola*, qui participe à la synthèse des acides aminés. La cospéciation entre les deux organismes a été montrée à différents niveaux taxinomiques (Moran *et al.* 1995, Clarke *et al.* 2000, Jousset *et al.* 2009) et est dépendante de la transmission verticale du symbionte. Des études récentes ont suggéré des scénarios similaires chez différents groupes d'hémiptères (Downie et Gullan, 2005, Hosokawa *et al.*, 2006). Chez ces modèles, étudier la phylogénie des bactéries symbiotiques obligatoires revient presque à étudier la phylogénie d'un organite de l'insecte. Parmi les autres associations symbiotiques mutualistes ayant intrigué les scientifiques, on trouve l'interaction entre les rhizobiums et leurs plantes hôtes. Les études n'ont montré aucune co-spéciation dans ce système, probablement du fait de la transmission horizontale des symbiontes.

Beaucoup d'études cophylogénétiques portent sur les insectes phytophages et leurs plantes hôtes. La grande spécificité de certaines de ces interactions suggère que la spéciation des insectes n'est pas indépendante de celle de leur hôte. Ce sont aussi ces modèles qui ont inspiré les premières études de coévolution (Erich et Raven 1964). Il est donc assez naturel de se poser la question du parallélisme entre les histoires macroévolutive de ces organismes. Les résultats de ces études sont très variables. La plupart montrent que si la phylogénie des phytophages est structurée vis-à-vis de celle de leurs plantes hôtes, on se trouve souvent dans des cas de changements d'hôtes non aléatoires (c'est-à-dire

la colonisation d'hôtes présentant des similitudes écologiques) (e.g. Becerra 1997, Janz et Nylin 1998) et de poursuite phylogénétique plutôt que de réelle cospéciation (e.g. Percy *et al.* 2004). Le cas des figuiers et de leurs pollinisateurs spécifiques qui vivent aux dépens des fleurs de la figue est particulier parmi ces modèles (voir 2.2.1.2). On note une congruence significative entre les arbres phylogénétiques des deux organismes mais aussi une congruence temporelle des événements de spéciation (Rønsted *et al.* 2005, Cruaud *et al.* 2012). Ce scénario de cospéciation est dû à la spécificité de l'interaction mais aussi probablement au fait qu'il existe une véritable coévolution des caractères liés à la reproduction des deux partenaires, une des conditions favorisant les phénomènes de co-diversification (Althoff *et al.* 2014).

### 6.3 Perspectives

Plusieurs livres et revues de synthèse exposent en détail le fonctionnement des méthodes analytiques dédiées à l'étude de la cospéciation (Johnson *et al.* 2001, Page 2003, Klassen 1992, Legendre *et al.* 2002, Page 2003, Light et Hafner 2008, de Vienne *et al.* 2013). Tous notent la complexité et la multiplicité des scénarios à explorer. Il est aussi rapidement apparu que cette problématique de réconciliation dépassait le cadre des relations hôtes-symbiontes (au sens large), et pouvait s'appliquer à des gènes évoluant au sein d'espèces, ou à des groupes taxinomiques répartis sur des aires géographiques en évolution (Ronquist 1997, Page et Charleston 1998, Brooks et McLennan 2002).

Il est nécessaire d'encourager les ponts entre ces différentes disciplines : coalescence de gènes, biogéographie, cospéciation, afin de développer des outils analytiques communs, adaptés à des jeux de données de plus en plus complexes. Par ailleurs, dans le cadre des relations hôtes/associés, on note que quand elles sont disponibles, les données biogéographiques peuvent être d'une aide précieuse (Hoberg 1992, Verneau *et al.* 2002), elles permettent d'identifier les barrières géographiques aux transferts d'hôte. Il serait opportun de disposer d'une méthode permettant d'incorporer explicitement les données biogéographiques dans les recherches de scénarios de co-diversification. Il en est de même des traits écologiques des hôtes qui pourraient être pris en compte dans le calcul de la congruence entre les phylogénies (Nieberding *et al.* 2010). Ainsi les études cophylogénétiques pourront aller plus loin que la simple description des patrons évolutifs. Elles permettront de déterminer les réelles barrières aux transferts d'hôtes (barrières éthologiques ou géographiques), et en corollaire, les écarts au scénario de cospéciation.

En parasitologie appliquée, il est important de comprendre et de prédire les transferts d'hôtes, par exemple dans le cas d'élevages aquacoles. Des parasites montrant un très fort profil de cospéciation en dépit d'opportunités de transferts ne sont, en principe, pas susceptibles de coloniser facilement un nouvel hôte. Malheureusement, les études actuelles citées plus haut indiquent que c'est généralement le contraire qui se passe, et que les conditions d'élevages « cassent » les barrières écologiques empêchant les transferts d'hôtes. Ainsi, il est fréquent d'observer des colonisations d'hôtes par des parasites spécifiques d'une autre espèce dans la nature. Un état des lieux récent de la bibliographie montre

## Encadré 6

## « Patrons » versus « processus »



L'objet de la théorie de l'évolution est d'expliquer la diversité des organismes aussi bien dans sa dimension instantanée (actuelle) que passée (fossile), ainsi que l'agencement de cette diversité dans l'espace et le temps. La diversité et son agencement peuvent être qualifiés de « pattern » (imparfaitement traduit par « patron », ce que l'on observe et que l'on cherche à expliquer). Deux échelles d'explication (micro et macroévolution) sont classiquement considérées selon l'importance des variations observées (variabilité phénotypique *versus* acquisition de nouvelles adaptations, plans d'organisation, etc.) et la profondeur temporelle considérée (quelques générations *versus* séries stratigraphiques).

La théorie de l'évolution fait l'hypothèse que la diversité biologique (« pattern ») résulte de processus (« process ») qui

s'enchaînent au cours du temps (descendance avec modification, sélection naturelle, dérive).

À partir de faits observables, comme l'agencement temporel de la diversité des restes fossiles ou la distribution géographique de la diversité actuelle ou passée, on peut proposer — et tester — des hypothèses sur les scénarios qui sont à l'origine de cette diversité. Ces scénarios sont construits à la fois sur les patrons de diversité et sur des éléments expérimentaux prouvant leur plausibilité en tant que processus. Le rôle relatif au cours de l'évolution des différents scénarios ainsi proposés peut en retour être — plus ou moins aisément — évalué *via* des prédictions sur les patrons de diversité actuels et/ou fossiles.

que les cospéciations entre hôtes et parasites sont en fait extrêmement rares (de Vienne *et al.* 2013). Le plus souvent, les phylogénies des hôtes et des parasites sont en effet incongruentes. Les spéciations des parasites sont souvent plus récentes que celles des hôtes. En fait, des sauts vers des hôtes phylogénétiquement proches des hôtes d'origine peuvent produire des phylogénies congruentes sans qu'il y ait cospéciation (de Vienne *et al.* 2007). Un autre écueil est le biais de certaines méthodes de réconciliations de phylogénies, qui supposent les sauts d'hôtes tellement improbables qu'ils favorisent l'inférence de cospéciations, même si elles doivent pour cela supposer des nombres de duplications et de parasites sur les hôtes ancestraux tellement élevés qu'ils sont invraisemblables (de Vienne *et al.* 2013). Finalement, seuls les symbiontes mutualistes semblent réaliser assez fréquemment des cospéciations (de Vienne *et al.* 2013).

## 7

## RYTHME ET MODALITÉS DE LA SPÉCIATION, QUELQUES MISES AU POINT À PARTIR DES POLÉMIQUES ISSUES DE LA THÉORIE DES ÉQUILIBRES PONCTUÉS

Au cours de ce chapitre, nous avons parcouru les bases mécaniques et les scénarios possibles de la spéciation. En analysant des situations biologiques où la divergence est récente ou en cours il est en effet possible d'établir les scénarios hypothétiques de spéciation correspondants (Encadré 5). Il reste néanmoins à déterminer le rythme et les modalités des spéciations qui ont façonné la distribution de la diversité actuelle. Les spéciations ont-elles eu lieu à un rythme constant ou au contraire par périodes ? Quelle est l'importance des différents modes de spéciation dans la mise en

place de la diversité biologique ? Une façon de répondre indirectement à ces questions consiste à accumuler de tels exemples sur la diversification actuelle et/ou récente des organismes et à discuter de l'importance relative des différents modes de spéciation (Encadré 6). Pour discuter des rythmes de la spéciation, on peut également hiérarchiser dans le temps l'apparition des différentes lignées et proposer une reconstruction des états de caractères des formes passées à l'aide des méthodes de la reconstruction de la phylogénie. Une troisième voie incontournable car plus directe réside dans l'analyse des fossiles. À partir des données paléontologiques, des patrons de divergence de certains caractères morphologiques peuvent être établis. Mais comment faire le lien entre ces observations et les scénarios de spéciation proposés à partir des observations des organismes actuels ? En d'autres termes, quel est le lien entre spéciation et changement morphologique majeur au cours de l'évolution (macroévolution) ? Ces questions sont à l'origine d'un des plus houleux débats de la biologie évolutive autour de la théorie des équilibres ponctués et posent une question plus générale : comment remonter du « pattern » au « processus » (Encadré 6) ?

### 7.1 Gradualisme phylétique *versus* punctualisme

Au cours de la première moitié du XX<sup>e</sup> siècle, les travaux de recherche de différents domaines de la biologie ont largement étayé la théorie darwinienne et ont été rassemblés dans la théorie synthétique de l'évolution. Les processus proposés (descendance avec modification, sélection naturelle, dérive) agissent à l'échelle des populations et expliquent la distribution spatiale et temporelle de la diversité à l'échelle microévolutive. On a alors considéré par extrapolation que ces processus impliquaient qu'à l'échelle macroévolutive les patrons de divergence soient également graduels. Selon cette vision, les changements morphologiques majeurs résultent de

## Encadré 7

### Quelle est la participation des différents scénarios de spéciation pour expliquer la diversité au cours de l'évolution ?

Parmi les différents scénarios de spéciation, celui de la spéciation allopatrique est unanimement accepté comme un mécanisme majeur de diversification des organismes. Cette unanimité est à mettre en relation non seulement avec le fait que ce scénario est une conséquence directe des principes de la théorie de l'évolution mais également parce qu'il est le plus simple à mettre en évidence en terme de « patrons de diversité ». En effet, un attendu majeur de ce scénario est un patron de diversité corrélé avec la distribution géographique des organismes. Cette corrélation est notamment très frappante dans le cas de l'évolution insulaire, au point que les îles ont été qualifiées de « laboratoire » de l'évolution. De même, dans le registre fossile, les patrons de diversité sont évalués non seulement dans le temps, mais aussi dans l'espace en comparant les fossiles de différents gisements. Ces patrons de diversité distribués dans le temps et

l'accumulation de changements mineurs au sein des lignées (gradualisme phylétique). Dans ce cadre gradualiste, les discontinuités observées pour certaines séries fossiles étaient interprétées comme des effets du processus de fossilisation, qui n'offre qu'une description incomplète des organismes, et est discontinu à la fois dans le temps et dans l'espace.

Au début des années 1970, deux paléontologues (Eldredge et Gould 1972) ont battu en brèche cette interprétation des séries fossiles. Selon eux, les changements morphologiques observés dans les fossiles sont en général intrinsèquement discontinus : une lignée reste longtemps stable morphologiquement (période de *stase*), et tous les changements ont lieu lors d'épisodes très brefs de diversification morphologique (*punctuations*) au cours desquels apparaissent de nouveaux types morphologiques. Ces nouveaux types peuvent concurrencer les anciens et les remplacer mais sont, une fois en place, tout aussi « statiques » dans le temps. À partir de cette analyse des patrons paléontologiques, la théorie des équilibres ponctués a été proposée : les événements de diversification morphologique seraient la conséquence d'un événement de spéciation suite à l'isolement géographique de petites populations. Cette explication est une variante du scénario de la spéciation allopatrique (Paragraphe 3.1, Encadré 7). Dans ce modèle, c'est une évolution, qualifiée de « révolution génétique », qui a lieu seulement dans des populations de petite taille géographiquement isolées, qui explique l'émergence de nouvelles espèces qui se distinguent morphologiquement des formes ancestrales dont elles sont issues. Ces nouvelles espèces peuvent ensuite remplacer les anciennes et former de grandes populations qui n'évoluent plus morphologiquement. Ce modèle implique donc que les changements morphologiques majeurs ont lieu non pas par accumulation lente de changements mineurs au sein d'une lignée établie, mais par une évolution rapide à l'occasion de la mise en place d'une nouvelle lignée. Comme le souligne



dans l'espace à partir des données fossiles sont donc également en mesure d'étayer le modèle allopatrique.

À l'inverse, pour soutenir les modèles de spéciation de type sympatrique ou parapatrique, comme un déplacement de niche écologique, il faut pouvoir mettre en relation une divergence avec un facteur écologique, ce qui est loin d'être facile à partir des données actuelles et *a fortiori* à partir des données fossiles. De même, les modèles de spéciation « rapide » (comme par isolement reproductif instantané suite à une polyploïdisation ou un réarrangement chromosomique) peuvent difficilement être documentés par les données fossiles. De plus, comme l'illustrent les exemples présentés dans les différentes parties de ce chapitre, les patrons qui semblent à première vue expliqués par le modèle allopatrique peuvent être compatibles avec d'autres modèles de spéciation (Paragraphe 3.4).

Eldredge (2008), la prise en compte d'une dimension géographique dans l'analyse des séries paléontologiques a joué un rôle important dans l'émergence de la théorie des équilibres ponctués. En effet, l'étude qu'il fit des trilobites du Dévonien moyen de l'Amérique du Nord lui a permis de montrer la stabilité des lignées au cours du temps, mais aussi de constater que les nouvelles lignées semblaient émerger dans des zones géographiquement restreintes. Eldredge rappelle dans cet article que le modèle allopatrique a eu un rôle important dans ses travaux et dans sa réflexion. L'exemple du modèle des équilibres ponctués illustre l'aller-retour entre hypothèses explicatives sur les processus (qui constituent les modèles) et description de la diversité (Encadré 5). Une grande partie des controverses autour des équilibres ponctués concerne ces modèles explicatifs, plutôt que les patrons de diversité eux-mêmes. Le débat semble aujourd'hui largement éclairci et l'apparent conflit entre évolution rapide et stabilité à long terme peut être résolu en s'appuyant sur des données biologiques (Eldredge *et al.* 2005). Ainsi, les travaux actuels montrent que des changements morphologiques majeurs peuvent se mettre en place en un faible nombre de générations (cf. Chapitre 8). Ces travaux suggèrent des modèles d'évolution morphologiques, compatibles avec des patrons de diversité fossiles intrinsèquement « ponctués ».

## 7.2 Spéciation et macroévolution

Si l'évolution morphologique peut être rapide, est-ce que cette évolution est directement liée à la spéciation, définie comme un processus conduisant un ensemble d'individus généalogiquement interconnectés à se séparer en deux ensembles divergents ? Les différentes parties de ce chapitre sur la spéciation ont illustré la diversité des processus plausibles et des caractères qui expliquent mécaniquement pourquoi des ensembles d'organismes — des populations — deviennent reproductivement incompatibles.

Cependant, les processus de différenciation entre populations d'une même espèce ne conduisent pas toujours à une divergence irréversible. Ainsi, certaines divergences morphologiques importantes n'impliquent qu'un isolement incomplet. C'est le cas par exemple entre les deux espèces de moules *Mytilus edulis* et *Mytilus galloprovincialis* qui sont des sous-ensembles bien différenciés morphologiquement, mais qui ne sont pas pleinement reproductivement isolées. À l'inverse, des espèces pleinement séparées — c'est-à-dire pour lesquelles il existe des preuves de l'isolement reproductif — peuvent ne pas être discriminables par des caractères morphologiques. C'est le cas célèbre des espèces *Drosophila melanogaster* et *Drosophila simulans*, mis en évidence par Dobzhansky (1937).

En d'autres termes, à l'échelle des populations, les processus évolutifs peuvent conduire à des variations des caractères morphologiques sans qu'il y ait de spéciation, et inversement, des variations ayant des effets sur la compatibilité reproductrice entre des sous-ensembles d'individus peuvent conduire à des spéciations non décelables d'un point de vue morphologique.

Une question récurrente pour les évolutionnistes reste pourtant de savoir si les changements qualifiés de « macroévolutifs » sont ou non corrélés avec les spéciations. En d'autres termes, la cause des variations évolutives, à cette échelle de perception de la diversité, est-elle l'évolution des caractères au sein des espèces (évolution phylétique), ou la conséquence des processus mis en jeu par la spéciation (cladogénèse) ? Dans ce débat, la théorie des équilibres ponctuels a pris une position originale en faisant l'hypothèse que la spéciation — au travers du modèle de la révolution génétique — est la seule occasion de ces changements morphologiques majeurs. Selon cette vision, une fois que la spéciation a eu lieu, la sélection naturelle ne peut plus agir sur la morphologie d'une espèce. Ainsi, certaines lignées ayant acquis une morphologie, par hasard plus favorable dans un contexte donné, survivront mieux que d'autres. Cet avantage s'exprimera par un taux d'extinction plus faible et un taux de spéciation plus fort (sélection dite « entre espèces »). Le rôle de la contingence dans l'évolution morphologique est souligné, ce qui contraste à première vue fortement avec la vision darwinienne classique de l'évolution.

### 7.3 Spéciation et contingence

La vision darwinienne classique de l'évolution met au centre des processus la sélection naturelle et ses effets déterministes. Dans cette optique, les expériences de R. Lenski (par exemple Cooper et Lenski 2000 ; voir aussi Chapitre 16) sur l'évolution *in vitro* de populations de bactéries montrent bien que l'augmentation de la valeur sélective prédite par la théorie de l'évolution est observable expérimentalement ; qui plus est, ces résultats sont répétables. Ces expériences montrent l'importance de la sélection naturelle à l'échelle microévolutive, mais d'autres exemples issus de l'étude des populations naturelles et des données paléontologiques suggèrent également les effets de la sélection naturelle à l'échelle macroévolutive. Par exemple, à partir de l'ère secondaire, la proportion d'espèces de gastéropodes marins ayant une coquille résistante à la prédation (ouverture étroite et épaissie) augmente et peut être mise en relation avec le nombre d'espèces présentant des

spécialisations qui permettent leur prédation (Vermeij 1987) (voir aussi Chapitre 15).

Cependant, les données fossiles apportent aussi un autre éclairage, qui est déterminé par la distribution au cours du temps des événements d'extinction. En effet, ces données montrent que d'une part la probabilité d'extinction d'une espèce n'augmente pas avec le temps et d'autre part, qu'il existe de façon récurrente des événements d'extinction massifs. En d'autres termes, l'extinction d'une espèce ne semble pas être corrélée à ses caractéristiques intrinsèques. Ces extinctions ponctuelles ou massives semblent résulter d'événements contingents, comme un changement climatique majeur causé par l'arrivée d'une météorite, ou une insularisation suite à un changement du niveau de la mer.

Dans les différents scénarios de spéciation évoqués dans ce chapitre, c'est une alternance entre des événements contingents et des facteurs déterministes qui explique la divergence définitive de sous-ensembles d'organismes. Ainsi dans le modèle allopatric, la cause initiale de divergence est contingente : une barrière extérieure aux organismes les divise en lots qui suivent leur évolution propre. L'acquisition de l'isolement reproductif n'est qu'une conséquence de cette divergence initiale fortuite.

Parmi les événements contingents qui peuvent jouer sur la spéciation, il y a justement les extinctions d'espèces. Dans le cas des crises d'extinctions massives, un très grand nombre d'espèces (voire de genres et de familles) disparaissent rapidement. Les données paléontologiques nous indiquent que ces événements d'extinction sont suivis de remaniements profonds de la diversité avec des phénomènes de diversification importants des « rescapés » de la crise. Ces événements sont qualifiés de radiations évolutives ou adaptatives.

Une crise d'extinction bien connue correspond à la disparition des dinosaures, des ammonites, ainsi que de nombreux brachiopodes et organismes planctoniques il y a environ 65 millions d'années. Les causes de cette crise ont largement été débattues et la crise a été mise en relation avec des événements majeurs (notamment chutes de météorites et volcanisme intense) qui ont durablement et profondément modifié les conditions climatiques. Face à ces variations drastiques et brutales, de nombreuses espèces n'auraient pas eu le temps d'évoluer vers de nouvelles adaptations et se seraient donc éteintes. Lors de cette crise, les mammifères ont survécu et se sont ensuite largement diversifiés en occupant des niches écologiques occupées auparavant par d'autres groupes (et notamment les dinosaures). La survie des mammifères lors de cette crise pourrait s'expliquer par l'acquisition préalable de l'homéothermie qui leur aurait permis de résister au refroidissement du climat. Il n'en reste pas moins que l'acquisition de ce caractère préalable à la crise est indépendante de la crise elle-même. Une conséquence de ces événements contingents d'extinction est donc un changement dans le rythme d'évolution des survivants. En d'autres termes, les changements de rythmes de la diversification résultent d'événements contingents et expliquent, au moins en partie, les changements majeurs à l'échelle macroévolutive. Ces changements de rythme ne mettent cependant pas en cause les mécanismes qui agissent au niveau des organismes tels que l'on peut les analyser à l'échelle microévolutive.

RÉFÉRENCES

- ALTHOFF D.M., SEGRAVES K.A. et JOHNSON M.T.J. 2014. Testing for coevolutionary diversification: linking pattern with process. *Trends in Ecology and Evolution* 29:82-89.
- ARMENGOL, L., MARQUÈS-BONET, T., CHEUNG, J., KHAJA, R., GONZALEZ, J.R., SCHERER, S.W., NAVARRO, A. et ESTIVILL, X. 2005. Murine segmental duplications are hot spots for chromosome and gene evolution. *Genomics* 86:692-700.
- ARNQVIST, G. 1997a. The evolution of animal genitalia: Distinguishing between hypotheses by single species studies. *Biological Journal of the Linnean Society* 60:365-379.
- ARNQVIST, G. 1997b. The evolution of water strider mating systems: Causes and consequences of sexual conflicts. In: *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*, (Choe, J.C. et Crespi, B., eds.) pp. 146-163. Cambridge University Press, Cambridge.
- ASPINWALL, N. 1974. Genetic analysis of North American populations of the pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, possible evidence for the neutral mutation-random drift hypothesis. *Evolution* 28:295-305.
- AYALA, F.J. et COLUZZI, M. 2005. Chromosome speciation: humans, *Drosophila* and mosquitoes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:6535-6542.
- BAKER, R.J. et BICKHAM, J.W. 1986. Speciation by monobrachial centric fusions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 83:8245-8248.
- BARLUENGA, M., STÖLTING, K.N., SALZBURGER, W., MUSCHICK, M. et MEYER, A. 2006. Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. *Nature* 439:719-723.
- BARRACLOUGH, T.G. et VOGLER, A.P. 2000. Detecting the geographical pattern of speciation from species-level phylogenies. *American Naturalist* 155:419-434.
- BARTON, N.H. 1979. The dynamics of hybrid zone. *Heredity* 43:341-359.
- BARTON, N.H. 1980. The hybrid sink effect. *Heredity* 44:277-278.
- BARTON, N.H. 1983. Multilocus clines. *Evolution* 37:454-471.
- BARTON, N.H. 1986. The effects of linkage and density-dependant regulation on gene flow. *Heredity* 57:415-426.
- BARTON, N.H. 2006. Evolutionary biology: How did the human species form? *Current Biology* 16: R647-R650.
- BARTON, N.H. et BENGSSON, B.O. 1986. The barrier to genetic exchange between hybridising populations. *Heredity* 56:357-376.
- BARTON, N.H. et GALE, K.S. 1993. Genetic analysis of hybrid zones. In: *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*, (Harrison, R.G., ed.) pp. 13-45. Oxford University Press, Oxford.
- BARTON, N.H. et HEWITT, G.M. 1981. The genetic basis of hybrid inviability between two chromosomal races of the grasshopper *Podisma pedestris*. *Heredity* 47:367-383.
- BARTON, N.H. et HEWITT, G.M. 1985. Analysis of hybrid zones. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 16:113-148.
- BASSET, P., YANNIC, G., BRÜNNER, H. et HAUSSER, J. 2006. Restricted gene flow at specific parts of the shrew genome in chromosomal hybrid zones. *Evolution* 60:1718-1730.
- BECERRA, J.X. 1997. Insects on plants: Macroevolutionary chemical trends in host use. *Science* 276:253-256.
- BELTMAN, J.B., HACCOU, P. et TEN CATE, C. 2004. Learning and colonization of new niches: A first step toward speciation. *Evolution* 58:35-46.
- BENTZ, S., COMBES, C., EUZET, L., RIUTORD, J.J. et VERNEAU, O. 2003. Evolution of monogenean parasites across vertebrate hosts illuminated by the phylogenetic position of *Euzetrema* Combes, 1965 within the Monopisthocotylea. *Biological Journal of the Linnean Society* 80:727-734.
- BIERNE, N., BONHOMME, F., BOUDRY, P., SZULKIN, M. et DAVID, P. 2006. Fitness landscapes support the dominance theory of postzygotic isolation in the mussels *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 273:1253-1260.
- BIERNE, N., BORSA, P., DAGUIN, C., JOLLIVET, D., VIARD, F., BONHOMME, F. et DAVID, P. 2003. Introgression patterns in the mosaic hybrid zone between *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis*. *Molecular Ecology* 12:447-461.
- BLAIR, W.F. 1955. Mating call and stage of speciation in the *Microhyala olivacea*-*M. carolinensis* complex. *Evolution* 9:469-480.
- BOURSOT, P., AUFRAY, J.C., BRITTON-DAVIDIAN, J. et BONHOMME, F. 1993. The evolution of house mice. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 24:119-152.
- BOURSOT, P., DIN, W., ANAND, R., DARVICHE, D., DOD, B., VONDEIMLING, F., TALWAR, G.P. et BONHOMME, F. 1996. Origin and radiation of the house mouse: Mitochondrial DNA phylogeny. *Journal of Evolutionary Biology* 9:391-415.
- BOWERS, E.J. 2003. Chromosomal speciation. *Science* 301:764-765.
- BRITTON-DAVIDIAN, J., CATALAN, J., RAMALHINHO, M.D.G., GANEM, G., AUFRAY, J.C., CAPELA, R., BISCOITO, M., SEARLE, J. et MATHIAS, M.D.L. 2000. Rapid chromosomal evolution in island mice. *Nature* 403:158.
- BRITTON-DAVIDIAN, J., FEL-CLAIR, F., LOPEZ, J., ALIBERT, P. et BOURSOT, P. 2005. Postzygotic isolation between the two European subspecies of the house mouse: estimates from fertility patterns in wild and laboratory - bred hybrids. *Biological Journal of the Linnean Society* 84:379-383.
- BROOKS, D.R. et MCLENNAN, D.A. 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior. A Research Program in Comparative Biology*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- BROOKS, D.R. et MCLENNAN, D.A. 2002. *The Nature of Diversity*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- BUCHNER, P. 1965. Symbiosis in animals which suck plant juices. In: *Endosymbiosis of Animals with Plant Microorganisms*, (Interscience, ed.) pp. 210-432. New York.
- BULTMAN, T.L. et LEUCHTMANN, A. 2003. A test of host specialization by insect vectors as a mechanism for reproductive isolation among entomophilous fungal species. *Oikos* 103:681-687.
- BUSH, G.L. 1969. Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of genus *Rhagoletis* (Diptera, Tephritidae). *Evolution* 23:237.
- CAPANNA, E. 1982. Robertsonian numerical variation in animal speciation: *Mus musculus*, an emblematic model. In: *Mechanisms of Speciation*, (Alan R. Liss, I., ed.) pp. 155-177. New York.
- CAPY, P., BAZIN, C., HIGUET, D. et LANGIN, T. 1997. *Dynamics and Evolution of Transposable elements*. Landes Company, Austin, Texas.
- CARSON, H.L. et KANESHIRO, K.Y. 1976. *Drosophila* of Hawaii: Systematics and ecological genetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 15: 97-131.
- CASTIGLIA, R. et CAPANNA, E. 2000. Contact zone between chromosomal races of *Mus musculus domesticus*. 2 Fertility and segregation in laboratory-reared and wild mice heterozygous for multiple Robertsonian rearrangements. *Heredity* 85:147-156.
- CHANG, A.S. et NOOR, M.A.F. 2007. The genetics of hybrid male sterility between the allopatric species pair *Drosophila persimilis* and *D. pseudoobscura bogotona*: dominant sterility alleles in collinear autosomal regions. *Genetics* 176:243-349.
- CHESSER, R.K. et BAKER, R.J. 1986. On factors affecting the fixation of chromosomal rearrangements and neutral genes: Computer simulations. *Evolution* 40:625-632.

- CLARK, M.A., MORAN, N.A., BAUMAN, P. et WERNEGREEN, J.J. 2000. Cospeciation between bacterial endosymbionts (*Buchnera*) and a recent radiation of aphids (*Uroleucon*) and pitfalls of testing for phylogenetic congruence. *Evolution* 54:517-525.
- CLAYTON, D.H., BUSH, S.E., GOATES, B.M. et JOHNSON, K.P. 2003. Host defense reinforces host-parasite cospeciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100:15694-99.
- COATES, D.J. et SHAW, D.D. 1984. The chromosomal component of reproductive isolation in the grasshopper *Caledia captiva*. III. Chiasma distribution patterns in a new chromosomal taxon. *Heredity* 53:85-100.
- CONOW, C., FIELDER, D., OVADIA, Y. et LIBESKIND-HADAS, R. 2010. Jane: a new tool for the cophylogeny reconstruction problem. *Algorithms for Molecular Biology* 5:16.
- COOPER, V.S. et LENSKI, R.E. 2000. The population genetics of ecological specialization in evolving *Escherichia coli* populations. *Nature* 407:732-739.
- COYNE, J.A. et ORR, H.A. 1997. "Patterns of speciation in *Drosophila*" revisited. *Evolution* 51:295-303.
- COYNE, J.A. et ORR, H.A. 1998. The evolutionary genetics of speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 353:287-305.
- COYNE, J.A. et ORR, H.A. 2004. *Speciation*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- CRUAUD A., RONSTED N., CHANTARASUWAN B., CHOU L.S., CLEMENT W.L., COULOUX A., COUSINS B., GENSON G., HARRISON R.D., HANSON P.E., HOSSAERT-MCKEY M., JABBOUR-ZAHAB R., JOUSSELIN E., KERDELHUE C., KJELLBERG F., LOPEZ-VAAMONDE C., PEEBLES J., PENG Y.Q., PEREIRA R.A.S., SCHRAMM T., UBADILLAH R., VAN NOORT S., WEIBLEN G.D., YANG D.R., YODPINYANEE A., LIBESKIND-HADAS R., COOK J.M., RASPLUS J.Y. et SAVOLAINEN V. 2012. An Extreme Case of Plant-Insect Codiversification: Figs and Fig-Pollinating Wasps. *Systematic Biology* 61:1029-1047.
- DARWIN, C. 1859. *The Origins of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. Modern Library, New York, NY.
- DE QUEIROZ, K. 1998. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: A conceptual unification and terminological recommendations. In: *Endless Forms: Species and Speciation*, (Howard, D.J. et Berlocher, S.H., eds.). pp. 57-75. Oxford University Press, Oxford, England.
- DE VIENNE, D. M., REFRÉGIER, G., LÓPEZ-VILLAVICENCIO, M., TELLIER, A., HOOD, M. E., et GIRAUD, T. 2013. Cospeciation vs host-shift speciation: methods for testing, evidence from natural associations and relation to coevolution. *New Phytologist* 198: 347-385.
- DE VIENNE D.M., GIRAUD T. et SHYKOFF J.A. 2007. When can host shifts produce congruent host and parasite phylogenies? A simulation approach. *Journal of Evolutionary Biology* 20:1428-1438.
- DE VIENNE, D.M., REFRÉGIER, G., LÓPEZ-VILLAVICENCIO, M., TELLIER, A., HOOD, M.E. et GIRAUD, T. 2013. Tansley Review: Cospeciation vs host-shift speciation: methods for testing, evidence from natural associations, and relation to coevolution. *New Phytologist* 198:347-85.
- DE VIENNE D. M., GIRAUD, T. et SHYKOFF, J. A. 2007. When can host shifts produce congruent host and parasite phylogenies? A simulation approach. *Journal of Evolutionary Biology* 20:1428-1438.
- DELNERI, D., COLSON, I., GRAMMENOU, S., ROBERTS, I.N., LOUIS, E.J. et OLIVER, S.G. 2003. Engineering evolution to study speciation in yeasts. *Nature* 422:68-72.
- DEMPSTER, E.R. 1955. Maintenance of heterogeneity. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 20:25-32.
- DEROTHE, J.M. 1999. *Parasitisme et évolution hôte: Approche expérimentale de la susceptibilité des hybrides entre les Souris *Mus musculus musculus* et *Mus musculus domesticus**, PhD thesis. Université Montpellier 2.
- DEROTHE, J.M., PORCHERIE, A., PERRIAT-SANGUINET, M., LOUBÈS, C. et MOULIA, C. 2004. Recombination does not generate pinworm susceptibility during experimental crosses between two mouse subspecies. *Parasitology Research* 93:356-363.
- DESDEVISES, Y., MORAND, S., JOUSSON, O. et LEGENDRE, P. 2002. Coevolution between *Lamellogadus* (Monogenea) and *Sparidae* (Teleostei): the study of a complex host-parasite system. *Evolution* 56:2459-2471.
- DETTMAN, J.R., JACOBSON, D.J. et TAYLOR, J.W. 2003. A multilocus genealogical approach to phylogenetic species recognition in the model eukaryote *Neurospora*. *Evolution* 57:2703-2720.
- DIECKMANN, U. et DOEBELI, M. 1999. On the origin of species by sympatric speciation. *Nature* 400:354-357.
- DOBZHANSKY, T. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York, NY.
- DOBZHANSKY, T. 1951. *Genetics and the Origin of Species*, Third Edition. Columbia University Press, New York, NY.
- DOBZHANSKY, T. 1952. *Nature and Origin of Heterosis*. Iowa State College Press, New York, NY.
- DOBZHANSKY, T. 1970. *Genetics of the Evolutionary Process*. Columbia University Press, New York, NY.
- DOUGLAS, A.E. 1998. Nutritional interactions in insect-microbial symbioses: Aphids and their symbiotic bacteria *Buchnera*. *Annual Review of Entomology* 43:17-37.
- DOWNIE, D.A. et GULLAN, P.J. 2005. Phylogenetic congruence of mealybugs and their primary endosymbionts. *Journal of Evolutionary Biology* 18:315-324.
- DOYON J.-P., RANWEZ V., DAUBIN V. & BERRY V. (2011). Models, algorithms and programs for phylogeny reconciliation. *Briefings in Bioinformatics*, 12:392-400.
- DRÈS, M. et MALLET, J. 2002. Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 357:471-492.
- DUMAS, D. et BRITTON-DAVIDIAN, J. 2002. Chromosomal rearrangements and evolution of recombination: comparison of chiasma distribution patterns in standard and Robertsonian populations of the house mouse. *Genetics* 162:1355-1366.
- EDMANDS, S. 1999. Heterosis and outbreeding depression in interpopulation crosses spanning a wide range of divergence. *Evolution* 53 1757-1768.
- ELDRIDGE, N. 2008. The Early "Evolution" of "Punctuated Equilibria". *Evolution: Education and Outreach* 1:107-113.
- ELDRIDGE, N. et GOULD, S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: *Models in Paleobiology*. pp. 82-115. Freeman, Cooper and Co, San Francisco.
- ELDRIDGE, N., THOMPSON, J.N., BRAKEFIELD, P.M., GAVRILETS, S., JABLONSKI, D., JACKSON, J.B.C., LENSKI, R.E., LIEBERMAN, B.S., MCPEEK, M.A. et MILLER, W. 2005. The dynamics of evolutionary stasis. *Paleobiology* 31:133-145.
- ELLEGREN, H. et PARSCH, J. 2007. The evolution of sex-biased genes and sex-biased gene expression. *Nature Reviews Genetics* 8.
- ERLICH, P.R. et RAVEN, P.H. 1964. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution* 18:586-608.
- FEDER, J.L., BERLOCHER, S.H. et OPP, S.B. 1998. Sympatric host race formation and speciation in *Rhagoletis* (Diptera: Tephritidae): A tale of two species for Charles Darwin. In: *Genetic Structure and Local Adaptation in Natural Insect Populations: Effect of Ecology, Life History and Behaviour*, (Mopper, S. et Strauss, S., eds.). pp. 408-411. Chapman et Hall, New York.



- FEDER, J.L., OPP, S.B., WLAZLO, B., REYNOLDS, K., GO, W. et SPISAK, S. 1994. Host fidelity is an effective pre-mating barrier between sympatric races of the apple maggot fly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **91**:7990-7994.
- FEDER, J.L., XIE, X., RULL, J., VELEZ, S., FORBES, A., LEUNG, B., DAMBROSKI, H., FILCHAK, K.E. et ALUJA, M. 2005. Mayr, Dobzhansky, and Bush and the complexities of sympatric speciation in *Rhagoletis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**:6573-6580.
- FELSENSTEIN, J. 1981. Skepticism towards Santa Rosalia, or why are there so few kinds of animals? *Evolution* **35**:124-138.
- FERRARI, J., GODFRAY, H.C.J., FAULCONBRIDGE, A.S., PRIOR, K. et VIA, S. 2006. Population differentiation and genetic variation in host choice among pea aphids from eight host plant genera. *Evolution* **60**:1574-1584.
- FERVEUR, J.F., COBB, M., BOUKELLA, H. et JALLON, J.M. 1996. World-wide variation in *Drosophila melanogaster* sex pheromone: behavioural effects, genetic bases and potential evolutionary consequences. *Genetica* **97**:73-80.
- FISHER, R.A. 1937. The wave of advance of advantageous genes. *Ann. Eugenics* **7**:355-369.
- FRANK, S.H. 1991. Divergence of meiotic drive-suppressors as an explanation for sex-biased hybrid sterility and inviability. *Evolution* **45**:262-267.
- GAVRILETS, S. 2003. Models of speciation: What have we learned in 40 years? *Evolution* **57**:2197-2215.
- GAVRILETS, S. 2004. *Fitness Landscapes and the Origin of Species*. Princeton University Press, Princeton.
- GERITZ, S.A.H. et KISDI, É. 2000. Adaptive dynamics in diploid, sexual populations and the evolution of reproductive isolation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **267**:1671-1678.
- GIRAUD, T. 2006a. Selection against migrant pathogens: The immigrant inviability barrier in pathogens. *Heredity* **97**:316-318.
- GIRAUD, T. 2006b. Speciation in parasites: Host switching does not automatically lead to allopatry. *Trends in Parasitology* **22**:151-152.
- GIRAUD, T., GLADIEUX, P., GAVRILETS, S. Linking emergence of fungal plant diseases and ecological speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 2010.
- GIRAUD, T., VILLARÉAL, L., AUSTERLITZ, F., LE GAC, M. et LAVIGNE, C. 2006. Importance of the life cycle in host race formation and sympatric speciation in parasites. *Phytopathology* **96**:280-287.
- GIRAUD, T., REFREGIER, G., de VIENNE, D.M., LE GAC, M. et HOOD, M.E. 2008. Speciation in fungi. *Fungal Genetics and Biology*.
- GOULD, S.J., YOUNG, N.D. et KASSON, B. 1985. The consequences of being different: sinistral coiling in *Cerion*. *Evolution* **39**:1364-1379.
- GOULSON, D. et JERRIM, K. 1997. Maintenance of the species boundary between *Silene dioica* and *S. latifolia* (red and white campion). *Oikos* **79**:115-126.
- GRAHAME, J.W., WILDING, C.S. et BUTLIN, R.K. 2006. Adaptation to a steep environmental gradient and an associated barrier to gene exchange in *Littorina saxatilis*. *Evolution* **60**:268-278.
- GROOMBRIDGE, B. et JENKINS, M.D. 2002. *World Atlas of Biodiversity. Earth's Living Resources in the 21st Century*. University of California Press, Berkeley.
- GROPP, A. et WINKING, H. 1981. Robertsonian translocations: cytology, meiosis, segregation patterns and biological consequences of heterozygosity. In: *Biology of the House Mouse*, (Berry, R.J., ed.), pp. 141-181. Academic Press, London.
- GÜNDÜZ, I., AUFRAY, J.C., BRITTON-DAVIDIAN, J., CATALAN, J., GANEM, G., RAMALHINHO, M.G., MATHIAS, M.L. et SEARLE, J.B. 2001. Molecular studies on the colonization of the Madeiran archipelago by house mice. *Molecular Ecology* **10**:2023-2029.
- HAERTY, W. et SINGH, R.S. 2006. Gene regulation divergence is a major contributor to the evolution of Dobzhansky-Muller incompatibilities between species of *Drosophila*. *Molecular Biology and Evolution* **23**:1707-1714.
- HAFNER, M.S. et NADLER, S.A. 1988. Phylogenetic trees support the coevolution of parasites and their hosts. *Nature* **332**:258-59.
- HAFNER, M.S., SUDMAN, P.D., VILLABLANCA, F.X., SPRADLING, T.A., DEMASTES, J.W. et NADLER, S.A. 1994. Disparate rates of molecular evolution in cospeciating hosts and parasites. *Science* **265**:1087-90.
- HALDANE, J.B.S. 1922. Sex-ratio and unidirectional sterility in hybrid animals. *J. Genet.* **12**:101-109.
- HALDANE, J.B.S. 1948. The theory of a cline. *J. Genet.* **48**:277-284.
- HALL, J. 1994. The mating of a fly. *Science* **264**:1702-1714.
- HARRISON, J.S. et BURTON, R.S. 2006. Tracing hybrid incompatibilities to single amino acid substitutions. *Molecular Biology and Evolution* **23**:559-564.
- HEDRICK, P.W. 1981. The establishment of chromosomal variants. *Evolution* **35**:322-332.
- HEDRICK, P.W. et THOMSON, G. 1983. Evidence for balancing selection at HLA. *Genetics* **104**:449-456.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- HEY, J. 2003. Speciation and inversions: chimps and humans. *BioEssays* **25**:825-828.
- HIGGIE, M., CHENOWETH, S. et BLOWS, M.W. 2000. Natural selection and the reinforcement of mate recognition. *Science* **290**:519-521.
- HOBERG, E.P. 1992. Congruent and synchronic patterns in biogeography and speciation among seabirds, pinnipeds, and cestodes. *Journal of Parasitology* **78**:601-15.
- HOBOLTH, A., CHRISTENSEN, O.F., MAILUND, T. et SCHIERUP, M.H. 2007. Genomic relationships and speciation times of human, chimpanzee, and Gorilla inferred from a coalescent hidden Markov model. *PLoS Genetics* **3**:294-304.
- HOMMOLA, K., SMITH, J., QIU, Y., & GILKS, W. 2009. A permutation test of host-parasite cospeciation. *Molecular Biology and Evolution* **26**(7):1457-1468.
- HOSOKAWA, T., KIKUCHI, Y., NIKOH, N., SHIMADA, M. et FUKATSU, T. 2006. Strict host-symbiont cospeciation and reductive genome evolution in insect gut bacteria. *PLOS Biology* **4**:1841-1850.
- HOWARD, D.J. et BERLOCHER, S.H. (Eds.) 1998. *Endless Forms: Species and Speciation*, Oxford, Oxford University Press.
- HOWARD, D.J., PREZLER, R.W., WILLIAMS, J., FENCHEL, S. et BOECKLEN, W.J. 1997. How discrete are oak species? Insights from a hybrid zone between *Quercus grisea* and *Quercus gambelii*. *Evolution* **51**:747-755.
- HUELSENBECK, J.P., RANNALA, B. et LARGET, B. 2000. A Bayesian framework for the analysis of cospeciation. *Evolution* **54**:352-364.
- HUELSENBECK, J.P., RANNALA, B. et YANG, Z. 1997. Statistical tests of host-parasite cospeciation. *Evolution* **51**:410-419.
- HUMPHERY-SMITH, I. 1989. The evolution of phylogenetic specificity among parasitic organisms. *Parasitology Today* **5**:385-87.
- HURST, L.D. et POMIANKOWSKI, A. 1991. Causes of sex ratio bias may account for unisexual sterility in hybrids: A new explanation of Haldane's rule and related phenomena. *Genetics* **128**:841-858.
- HUYSE, T. et VOLCKAERT, F.A. 2005. Comparing host and parasite phylogenies: *Gyrodactylus* flatworms jumping from goby to goby. *Systematic Biology* **54**:710-8.
- JAAROLA, M., MARTIN, R.H. et ASHLEY, T. 1997. Direct evidence for suppression of recombination within two pericentric inversions in humans: a new sperm-FISH technique. *American Journal of Human Genetics* **63**:218-224.
- JANZ, N. et NYLIN, S. 1998. Butterflies and plants: A phylogenetic study. *Evolution* **52**:486-502.

- JOHNSON, K.P., ADAMS, R.J., PAGE, R.D. et CLAYTON, D.H. 2003. When do parasites fail to speciate in response to host speciation? *Systematic Biology* 52:37-47.
- JOHNSON, K.P., DROWN, D.M. et CLAYTON, D.H. 2001. A data based parsimony method of cophylogenetic analysis. *Zoologica Scripta* 30:79-87.
- JOHNSON, P.A., HOPPENSTEADT, F.C., SMITH, J.J. et BUSH, G.L. 1996. Conditions for sympatric speciation: A diploid model incorporating habitat fidelity and non-habitat assortative mating. *Evolutionary Ecology* 10:187-205.
- JOUSSELIN, E., DESDEVISES, Y., CŒUR D'ACIER, A. 2009. Fine-scale cospeciation between *Brachycaudus* and *Buchnera aphidicola*: bacterial genome helps define species and evolutionary relationships in aphids. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 276:187-196.
- KAWECKI, T.J. 1996. Sympatric speciation driven by beneficial mutations. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 263:1515-1520.
- KAWECKI, T.J. 1997. Sympatric speciation via habitat specialization driven by deleterious mutations. *Evolution* 51:1751-1763.
- KING, M. 1993. *Species Evolution. The Role of Chromosome Change*. Cambridge University Press, Cambridge, MA.
- KIRKPATRICK, M. 2000. Reinforcement and divergence under assortative mating. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 267:1649-1655.
- KIRKPATRICK, M. et BARTON, N. 2006. Chromosome inversions, local adaptation and speciation. *Genetics* 173:419-434.
- KIRKPATRICK, M. et RAVIGNÉ, V. 2002. Speciation by natural and sexual selection: Models and experiments. *American Naturalist* 159: S22-S35.
- KIRKPATRICK, M. et SERVEDIO, M.R. 1999. The reinforcement of mating preferences on an island. *Genetics* 151:865-884.
- KLASSEN, G.J. 1992. Coevolution: A history of the macroevolutionary approach to studying host parasite associations. *Journal of Parasitology* 78:573-587.
- KLEIN, J., TICHY, H. et FIGUEROA, F. 1987. On the origin of mice. *Annal Universidad de Chile* 5:91-120.
- KONDRASHOV, A. 1986. Sympatric speciation: when is it possible? *Biological Journal of the Linnean Society* 27:201-223.
- KONDRASHOV, A.S. et KONDRASHOV, F.A. 1999. Interactions among quantitative traits in the course of sympatric speciation. *Nature* 400:351-354.
- KORNET, D.J. 1993. Permanent splits as speciation events: A formal reconstruction of the internodal species concept. *Journal of Theoretical Biology* 164:407-435.
- KORNET, D.J., METZ, J.A.J. et SCHELLINX, H.A.J. M. 1995. Internodons as equivalence classes in genealogical networks: Building-blocks for a rigorous species concept. *Journal of Mathematical Biology* 34:110-122.
- KRUUK, L.E., S.J., B., GALE, K.S. et BARTON, N.H. 1999. A comparison of multilocus clines maintained by environmental adaptation or by selection against hybrids. *Genetics* 153:1959-1971.
- LACHAISE, D., CARIU, M.L., DAVID, J.R., LEMEUNIER, F., TSACAS, L. et ASHBURNER, M. 1988. Historical biogeography of the *Drosophila melanogaster* species subgroup. *Evolutionary Biology* 22:159-225.
- LANDE, R. 1985. The fixation of chromosomal rearrangements in a subdivided population with local extinction and colonization. *Heredity* 54:323-332.
- LANDRY, C.R., HARTL, D.L. et RANZ, J.M. 2007. Genome clashes in hybrids: Insights from gene expression. *Heredity* 99:483-493.
- LAURIE, C.C. 1997. The weaker sex is heterogametic: 75 years of Haldane's rule. *Genetics* 147:937-951.
- LE GAC, M. et GIRAUD, T. 2008. Existence of a pattern of reproductive character displacement in *Basidiomycota* but not in *Ascomycota*. *Journal of Evolutionary Biology* 21:761-772.
- LE GAC, M., HOOD, M.E., FOURNIER, E. et GIRAUD, T. 2007. Phylogenetic evidence of host-specific cryptic species in the anther smut fungus. *Evolution* 61:15-26.
- LEGENBRE, P., DESDEVISES, Y. et BAZIN, E. 2002. A statistical test for host-parasite coevolution. *Systematic Biology* 51:217-234.
- LEMMON, A.R. et KIRKPATRICK, M. 2006. Reinforcement and the genetics of hybrid incompatibilities. *Genetics* 173:1145-1155.
- LENORMAND, T. 2012. From local adaptation to speciation: Specialization and reinforcement. *International Journal of Ecology* 2012:508458.
- LESSIOS, H.A. 1998. The first stage of speciation as seen in organisms separated by the Isthmus of Panama. In: *Endless Forms: Species and Speciation*, (Howard, D.J. et Berlocher, S.H., eds.). pp. 186-201. Oxford University Press, Oxford.
- LESSIOS, H.A., KESSING, B.D. et PEARSE, J.S. 2001. Population structure and speciation in tropical seas: Global phylogeography of the sea urchin *Diadema*. *Evolution* 55:955-975.
- LEVENE, H. 1953. Genetic equilibrium when more than one niche is available. *American Naturalist* 87:331-333.
- LEVINS, R. et MACARTHUR, R. 1966. Maintenance of genetic polymorphism in a spatially heterogeneous environment - Variations on a theme by Howard Levene. *American Naturalist* 100:585.
- LIFSCHYITZ, E. et LINDSLEY, D.L. 1972. The role of the X-chromosome inactivation during spermatogenesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 69:182-186.
- LIGHT, J., et HAFNER, M. 2008. Codivergence in Heteromyid Rodents (Rodentia: Heteromyidae) and Their Sucking Lice of the Genus *Fahrenholzia* (Phthiraptera: Anoplura). *Systematic Biology* 57: 449-465.
- LIU, L.W. et PRICE, T.D. 1994. Speciation by reinforcement of pre-mating isolation. *Evolution* 48:1451-1459.
- LYNCH, M. et FORCE, A.G. 2000. The origin of interspecific genomic incompatibility via gene duplication. *American Naturalist* 156:590-605.
- MACCALLUM, C.J., NURNBERGER, B., BARTON, N.H. et SZYMURA, J.M. 1998. Habitat preference in the *Bombina* hybrid zone in Croatia. *Evolution* 52:227-239.
- MACHOLÁN, M., MUNCLINGER, P., SUGERKOVA, M., DUFKOVA, P., BIMOVA, B., BOZIKOVA, E., ZIMA, J. et PIALEK, J. 2007. Genetic analysis of autosomal and X-linked markers across a mouse hybrid zone. *Evolution* 61:746-771.
- MALAUSSA, T., BETHENOD, M.T., BONTemps, A., BOURGUET, D., CORNUET, J.M. et PONSARD, S. 2005. Assortative mating in sympatric host races of the European corn borer. *Science* 308:258-260.
- MALLET, J. 1995. A species definition for the modern synthesis. *Trends in Ecology and Evolution* 10:294-299.
- MARQUES-BONET, T., CÁCERES, M., BERTRANPETIT, J., PREUSS, T.M., THOMAS, J.W. et NAVARRO, A. 2004. Chromosomal rearrangements and the genomic distribution of gene-expression differences between humans and chimpanzees. *Trends in Genetics* 20:524-529.
- MASLY, J.P., JONES, C.D., NOOR, M.A., LOCKE, J. et ORR, H.A. 2006. Gene transposition as a cause of hybrid sterility in *Drosophila*. *Science* 313:1448-1450.
- MASLY, J.P. et PRESGRAVES, D.C. 2007. High-resolution genome-wide dissection of the two rules of speciation in *Drosophila*. *PLOS Biology* 5: e243.
- MAY, R.M. 1988. How many species are there on Earth? *Science* 241:1441-1449.
- MAYDEN, R.L. 1997. A hierarchy of species: the denouement of the saga of the species problem. In: *Species: The Units of Biodiversity*, (Claridge, M.F., Dawah, H.A. et Wilson, M.R., eds.). pp. 381-424. Chapman Hall, London.

- MAYNARD-SMITH, J. 1966. Sympatric speciation. *American Naturalist* **100**:637-650.
- MAYR, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York, NY.
- MAYR, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- MENDLOVÁ, M., DESDEVISES, Y., CIVÁNOVÁ, K., PARISELLE, A., et ŠIMKOVÁ, A. 2012. Monogeneans of West African Cichlid Fish: Evolution and Cophylogenetic Interactions. *PLOS One* **7**(5):e37268.
- MERKLE, D., et MIDDENDORF, M. 2005. Reconstruction of the cophylogenetic history of related phylogenetic trees with divergence timing information. *Theory in Biosciences* **123**:277-299.
- MERKLE, D., MIDDENDORF, M., et WIESEKE, N. 2010. A parameter-adaptive dynamic programming approach for inferring cophylogenies. *BMC Bioinformatics* **11**(Suppl 1):S60.
- MESZÉNA, G., CZIBULA, I. et GERITZ, S.A.H. 1997. Adaptive dynamics in a 2-patch environment: A toy model for allopatric and parapatric speciation. *Journal of Biological Systems* **5**:265-284.
- MICHALAK, P. et NOOR, M.A. 2003. Genome-wide patterns of expression in *Drosophila* pure species and hybrid males. *Molecular Biology and Evolution* **20**:1070-1076.
- MICHAEL AKIS, Y. et OLIVIERI, I. 1993. The influence of local extinctions on the probability of fixation of chromosomal rearrangements. *Journal of Evolutionary Biology* **6**:153-170.
- MIKKELSEN, T.S., HILLIER, L.W., EICHLER, E.E., ZODY, M.C., JAFFE, D.B., YANG, S.P., ENARD, W., HELLMANN, I., LINDBLAD-TOH, K., ALTHEIDE, T.K., ARCHIDIACONO, N., BORK, P., BUTLER, J., CHANG, J.L., CHENG, Z., CHINWALLA, A.T., deJong, P., DELEHAUNTY, K.D., FRONICK, C.C., FULTON, L.L., GILAD, Y., GLUSMAN, G., GNERRE, S., GRAVES, T.A., HAYAKAWA, T., HAYDEN, K.E., HUANG, X.Q., JI, H.K., KENT, W.J., KING, M.C., KULBOKAS, E.J., LEE, M.K., LIU, G., LOPEZ-OTIN, C., MAKOVA, K.D., MAN, O., MARDIS, S.R., MAUCALI, E., MINER, T.L., NASH, W.E., NELSON, J.O., PAABO, S., PATTERSON, N.J., POHL, C.S., POLLARD, K.S., PRUFER, K., PUENTE, X.S., REICH, D., ROCCHI, M., ROSENBLUM, K., RUVOLO, M., RICHTER, D.J., SCHAFFNER, S.F., SMIT, A.F.A., SMITH, S.M., SUYAMA, M., TAYLOR, J., TORRENTS, D., TUZUN, E., VARKI, A., VELASCO, G., VENTURA, M., WALLIS, J.W., WENDL, M.C., WILSON, R.K., LANDER, E.S. et WATERSTON, R.H. 2005. Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome. *Nature* **437**:69-87.
- MOORE, J.A. 1957. An embryologist's view of the species concept. In: *The Species Problem*, (Mayr, E., ed.) pp. 325-338. *American Association for the Advancement of Science*, Washington, D.C.
- MORAN, C. 1981. Genetic demarcation of geographical distribution by hybrid zones. *Proceedings of the Ecological Society of Australia* **11**:67-73.
- MORAN, N.A., VONDOHLEN, C.D. et BAUMANN, P. 1995. Faster evolutionary rates in endosymbiotic bacteria than in cospeciating insect hosts. *Journal of Molecular Evolution* **41**:727-731.
- MOULIA, C., AUSSEL, J.P., BONHOMME, F., BOURSOT, P., NIELSEN, J.T. et RENAUD, F. 1991. Wormy mice in a hybrid zone - A genetic control of susceptibility to parasite infection. *Journal of Evolutionary Biology* **4**: 679-687.
- MOULIA, C., LEBRUN, N., DALLAS, J., ORTH, A. et RENAUD, F. 1993. Experimental evidence of genetic determinism in high susceptibility to intestinal pinworm infection in mice - A hybrid zone model. *Parasitology* **106**:387-393.
- MULLER, H.J. 1942. Isolating mechanisms, evolution and temperature. *Biol. Symp.* **6**:71-125.
- NAVARRO, A. et BARTON, N.H. 2003a. Accumulating postzygotic isolation genes in parapatry: A new twist on chromosomal speciation. *Evolution* **57**:447-459.
- NAVARRO, A. et BARTON, N.H. 2003b. Chromosomal speciation and molecular divergence - Accelerated evolution in rearranged chromosomes. *Science* **300**:321-324.
- NEWCOMBE, G., STIRLING, B., McDONALD, S. et BRADSHAW, H.D. 2000. *Melampsora x columbiana*, a natural hybrid of *M. medusae* and *M. occidentalis*. *Mycological Research* **104**:261-274.
- NIEBERDING, C., JOUSSELIN, E., et DESDEVISES, Y. 2010. The use of co-phylogeographic patterns to predict the nature of host-parasite interactions, and vice versa. In: Serge Morand, Boris Krasnov, dir., *The biogeography of host-parasite interactions* (p. 55-69). GBR : Oxford University Press.
- NOOR, M.A.F. 1995. Speciation driven by natural selection in *Drosophila*. *Nature* **375**:674-675.
- NOOR, M.A.F. 2002. Is the biological species concept showing its age? *Trends in Ecology and Evolution*. **17**:153-154.
- NOOR, M.A.F. et FEDER, J.L. 2006. Speciation genetics: Evolving approaches. *Nature Reviews Genetics* **7**:851-861.
- NOOR, M.A.F., GRAMS, K.L., BERTUCCI, L.A., AMENDAREZ, Y., REILAND, J. et SMITH, K.R. 2001a. The genetics of reproductive isolation and the potential for gene exchange between *Drosophila pseudoobscura* and *D. persimilis* via backcross hybrid males. *Evolution* **55**:512-521.
- NOOR, M.A.F., GRAMS, K.L., BERTUCCI, L.A. et REILAND, J. 2001b. Chromosomal inversions and the reproductive isolation of species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**:12084-12088.
- NOSIL, P. 2008. Speciation with gene flow could be common. *Molecular Ecology* **17**:2103-2106.
- NOSIL, P., VINES, T.H. et FUNK, D.J. 2005. Perspective: Reproductive isolation caused by natural selection against immigrants from divergent habitats. *Evolution* **59**:705-719.
- OKA, A., MITA, A., SAKURAI-YAMATANI, N., YAMAMOTO, H., TAKAGI, N., TAKANO-SHIMIZU, T., TOSHIMORI, K., MORIWAKI, K. et SHIROISHI, T. 2004. Hybrid breakdown caused by substitution of the X chromosome between two mouse subspecies. *Genetics* **166**:913-924.
- ORR, H.A. 1995. The population genetics of speciation: The evolution of hybrid incompatibilities. *Genetics* **139**:1805-1813.
- ORR, H.A. 1997. Haldane's rule. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **28**:195-218.
- ORR, H.A. et IRVING, S. 2001. Complex epistasis and the genetic basis of hybrid sterility in the *Drosophila pseudoobscura* Bogota-USA hybridization. *Genetics* **158**:1089-1100.
- ORR, H.A., MASLY, J.P. et PRESCRAVES, D.C. 2004. Speciation genes. *Current Opinion in Genetics and Development* **14**:675-679.
- ORTIZ-BARRIENTOS, D., COUNTERMAN, B.A. et NOOR, M.A.F. 2004. The genetics of speciation by reinforcement. *PLOS Biology* **2**:e416.
- OTTE, D. et ENDLER, J.A. 1989. *Speciation and its Consequences*. Sinauer, Sunderland, MA.
- PAGE, R.D.M. 2003. *Tangled Trees. Phylogeny, Cospeciation, and Coevolution*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- PAGE, R.D.M. et CHARLESTON, M.A. 1998. Trees within trees - Phylogeny and historical associations. *Trends in Ecology and Evolution*. **13**:356-359.
- PAGE, R.D.M. et HAFNER, M.S. 1996. Molecular phylogenies of host-parasite cospeciation: gophers and lice as a model system. In: *New Uses for New Phylogenies*, (Harvey, P.H., Brown, A.J.L., Maynard Smith, J. et S., N., eds.) pp. Oxford University Press, Oxford.
- PALUMBI, S.R. 1999. All males are not created equal: Fertility differences depend on gamete recognition polymorphisms in sea urchins. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **96**:12632-12637.

- PANTHANARAK, T., HAUFFE, H.C., DALLAS, J.F., GLOVER, A., WARD, R.G. et SEARLE, J.B. 2004. Linkage-dependent gene flow in a house mouse chromosomal hybrid zone. *Evolution* **58**:184-192.
- PARDO-MANUEL DE VILLENA, F. et SAPIENZA, C. 2001. Female meiosis drives karyotypic evolution in mammals. *Genetics* **159**: 1179-1189.
- PATERSON, H.E.H. 1978. More evidence against speciation by reinforcement. *South African Journal of Science* **74**:369-371.
- PATERSON, H.E.H. 1985. The recognition concept of species. In: *Species and Speciation*, (Vrba, E.S., ed.). pp. 21-29 Transvaal Museum Monograph. Pretoria.
- PATTERSON, N., RICHTER, D.J., GNERRE, S., LANDER, E.S. et REICH, D. 2006. Genetic evidence for complex speciation of humans and chimpanzees. *Nature* **441**:1103-1108.
- PEEVER, T. 2007. Role of host specificity in the speciation of *Ascochyta* pathogens of cool season food legumes. *European Journal of Plant Pathology* **119**:119-126.
- PERCY, D.M., PAGE, R.D. et CRONK, Q.C.B. 2004. Plant-insect interactions: Double-dating associated insect and plant lineages reveals asynchronous radiations. *Systematic Biology* **53**:120-127.
- PIÁLEK, J., HAUFFE, H.C. et SEARLE, J.B. 2005. Chromosomal variation in the house mouse: A review. *Biological Journal of the Linnean Society* **84**:535-563.
- POULIN, R. 2007. *Evolutionary Ecology of Parasites*, Second Edition. Princeton University Press, Princeton.
- PRESGRAVES, D.C. 2002. Patterns of postzygotic isolation in Lepidoptera. *Evolution* **56**:1168-1183.
- PRESGRAVES, D.C. 2008. Sex chromosomes and speciation in *Drosophila*. *Trends in Genetics*. **24**:336-343.
- PRESGRAVES, D.C., BALAGOPALAN, L., ABMAYR, S.M. et ORR, H.A. 2003. Adaptive evolution drives divergence of a hybrid inviability gene between two species of *Drosophila*. *Nature* **423**:715-719.
- PRICE, T.D. et BOUVIER, M.M. 2002. The evolution of F1 postzygotic incompatibilities in birds. *Evolution* **56**:2083-2089.
- RATNASINGHAM, S. et HEBERT, P.D.N. 2007. BOLD: The Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>). *Molecular Ecology Notes* **7**:355-364.
- RAUFASTE, N., ORTH, A., BELKHIR, K., SENET, D., SMADJA, C., BAIRD, S.J.E., BONHOMME, F., DOD, B. et BOURSOT, P. 2005. Inferences of selection and migration in the Danish house mouse hybrid zone. *Biological Journal of the Linnean Society* **84**:593-616.
- RAVIGNÉ, V., OLIVIERI, I. et DIECKMANN, U. 2004. Implications of habitat choice for protected polymorphisms. *Evolutionary Ecology Res.* **6**: 125-145.
- RAVIGNÉ, V., DIECKMANN, U. et OLIVIERI, I. 2009. Live where you thrive: Joint evolution of habitat choice and local adaptation facilitates specialization and promotes diversity. *American Naturalist* **174**:E141-E169
- REFRÉGIER, G., LE GAC, M., JABBOUR, F., WIDMER, A., HOOD, M., YOCKTENG, R., SHYKOFF, J. et GIRAUD, T. 2008. Cophylogeny of the anther smut fungi and their Caryophyllaceae hosts: Prevalence of host shifts and Importance of delimiting parasite species. *BMC Evolutionary Biology* **8**:100.
- RICE, W.R. 1998. Intergenomic conflict, interlocus antagonistic coevolution, and the evolution of reproductive isolation. In: *Endless Forms: Species and Speciation*, (Howard, D.J. et Berlocher, S.H., eds.). pp. 261-270. Oxford University Press, New York.
- RICE, W.R. et HOLLAND, B. 1997. The enemies within: Intergenomic conflict, interlocus contest evolution (ICE), and intraspecific Red Queen. *Behavioural Ecology and Sociobiology* **41**:1-10.
- RICE, W.R. et HOSTERT, E.E. 1993. Laboratory experiments on speciation: What have we learnt in 40 years? *Evolution* **47**:1637-1653.
- RIESEBERG, L.H. 2001. Chromosomal rearrangements and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*. **16**:351-358.
- RIESEBERG, L.H. et LIVINGSTONE, K. 2003. Chromosomal speciation in primates. *Science* **300**:267-268.
- ROKAS, A. 2000. Wolbachia as a speciation agent. *Trends in Ecology and Evolution*. **15**:44-45.
- RONQUIST, F. 1995. Reconstructing the history of host-parasite associations using generalised parsimony. *Cladistics* **11**:73-89.
- RONQUIST, F. 1997. Dispersal-vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* **46**: 193-201.
- RØNSTED, N., WEIBLEN, G.D., COOK, J.M., SALAMIN, N., MACHADO, C.A. et SAVOLAINEN, V. 2005. 60 million years of co-divergence in the fig-wasp symbiosis. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **272**:2593-2599.
- ROSENZWEIG, M.L. 1978. Competitive speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* **10**:275-289.
- ROWELL, D.M. 1991. Chromosomal fusion and meiotic behaviour in *Delena cancerides* (Aranea: Sparassidae). II. Chiasma position and its implications for speciation. *Genome* **34**:567-573.
- ROY, B.A. 2001. Patterns of association between crucifers and their flower-mimic pathogens: host-jumps are more common than coevolution or cospeciation. *Evolution* **55**:41-53.
- RUNDLE, H.D. et NOSIL, P. 2005. Ecological speciation. *Ecology Letters* **8**:336-352.
- SAETRE, G.P., MOUM, T., BURES, S., KRAL, M., ADAMJAN, M. et MORENO, J. 1997. A sexually selected character displacement in flycatchers reinforces premating isolation. *Nature* **387**:589-592.
- SAGE, R.D., HEYNEMAN, D., LIM, K.C. et WILSON, A.C. 1986. Wormy mice in a hybrid zone. *Nature* **324**:60-63.
- SAMADI, S. et BARBEROUSSE, A. 2006. The tree, the network, and the species. *Biological Journal of the Linnean Society* **89**:509-521.
- SASABE, M., TAKAMI, Y. et SOTA, T. 2007. The genetic basis of interspecific differences in genital morphology of closely related carabid beetles. *Heredity* **98**:385-391.
- SAVOLAINEN, V., ANSTETT, M.C., LEXER, C., HUTTON, I., CLARKSON, J.J., NORUP, M.V., POWELL, M.P., SPRINGATE, D., SALAMIN, N. et BAKER, W.J. 2006. Sympatric speciation in palms on an oceanic island. *Nature* **441**:210-213.
- SCHLUTER, D. 2001. Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology and Evolution*. **16**:372-380.
- SEARLE, J.B. 1993. Chromosomal hybrid zones in eutherian mammals. In: *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*, (Harrison, R.G., ed.). pp. 309-353. Oxford University Press, Oxford.
- SERVEDIO, M.R. 2000. Reinforcement and the genetics of nonrandom mating. *Evolution* **54**:21-29.
- SERVEDIO, M.R. et NOOR, M.A.F. 2003. The role of reinforcement in speciation: Theory and data. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **34**:339-364.
- SIMKOVÁ, A., MORAND, S., JOBET, E., GELNAR, M. et VERNEAU, O. 2004. Molecular phylogeny of congeneric monogenean parasites (*Dactylogyrus*): A case of intrahost speciation. *Evolution* **58**: 1001-1018.
- SIMPSON, G.G. 1951. The species concept. *Evolution* **5**:285-298.
- SIMPSON, G.G. 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia University Press, New York, NY.
- SITES, J.W. et MARSHALL, J.C. 2004. Operational criteria for delimiting species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **35**:199-227.
- SITES, J.W.J. et REED, K.M. 1994. Chromosomal evolution, speciation, and systematics: Some relevant issues. *Herpetologica* **50**:237-249
- SMADJA, C. et GANEM, G. 2005. Asymmetrical reproductive character displacement in the house mouse. *Journal of Evolutionary Biology* **18**:1485-1493.
- SPENCER, H.G., McARDLE, B.H. et LAMBERT, D.M. 1986. A theoretical investigation of speciation by reinforcement. *American Naturalist* **128**:241-262.

- SPIRITO, F. 2000. The role of chromosomal change in speciation. In: *Endless Forms: Species and Speciation*, (Howard, D.J. et Berlocher, S.H., eds.), pp. 320-329. Oxford University Press, Oxford.
- STORCHOVA, R., GREGOROVA, S., BUCKIOVA, D., KYSELOVA, V., DIVINA, P. et FOREJT, J. 2004. Genetic analysis of X-linked hybrid sterility in the house mouse. *Mammalian Genome* 15:515-524.
- STUKENBROCK, E.H., BANKE, S., JAVAN-NIKKHAH, M. et McDONALD, B.A. 2007. Origin and domestication of the fungal wheat pathogen *Mycosphaerella graminicola* via sympatric speciation. *Molecular Biology and Evolution* 24:398-411.
- SWANSON, W.J. et VACQUIER, V.D. 2002. The rapid evolution of reproductive proteins. *Nature Reviews Genetics* 3:137-144.
- SZAMAREK, J.M., COOPER, D.N., HOEGEL, J., HAMEISTER, H. et KEHRER-SAWATZKI, H. 2007. Chromosomal speciation of humans and chimpanzees revisited: Studies of DNA divergence within inverted regions. *Cytogenetic and Genome Research* 116:53-60.
- SZYMURA, J.M. et BARTON, N.H. 1991. The genetic structure of the hybrid zone between the fire-bellied toads *Bombina orientalis* and *B. variegata*: Comparisons between transects and between loci. *Evolution* 45:237-261.
- TAYLOR, J.W., JACOBSON, D.J., KROKEN, S., KASUGA, T., GEISER, D.M., HIBBETT, D.S. et FISHER, M.C. 2000. Phylogenetics species recognition and species concepts in Fungi. *Fungal Genetics and Biology* 31: 21-32
- TEETER, K.C., PAYSSEUR, B.A., HARRIS, L.W., BAKEWELL, M.A., THIBODEAU, L.M., O'BRIEN, J.E., KRENZ, J.G., SANS-FUENTES, M.A., NACHMAN, M.W. et TUCKER, P.K. 2008. Genome-wide patterns of gene flow across a house mouse hybrid zone. *Genome Research* 18:67-76.
- TELSCHOW, A., HAMMERSTEIN, P. et WERREN, J.H. 2005. The effect of *Wolbachia* versus genetic incompatibilities on reinforcement and speciation. *Evolution* 59:1607-1619.
- THÉRON, A. et COMBES, C. 1995. Asynchrony of infection timing, habitat preference, and sympatric speciation of schistosome parasites. *Evolution* 49:372-375.
- THOMPSON, J.N. 1994. *The Coevolutionary Process*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- TING, C.T., TSAUR, S.C., WU, M.L. et WU, C.I. 1998. A rapidly evolving homeobox at the site of a hybrid sterility gene. *Science* 282:1501-1504.
- TRUE, J.R., WEIR, B.S. et LAURIE, C.C. 1996. A genome-wide survey of hybrid incompatibility factors by the introgression of marked segments of *Drosophila mauritiana* chromosomes into *Drosophila simulans*. *Genetics* 142:819-837.
- TURELLI, M. et ORR, H.A. 2000. Dominance, epistasis and the genetics of postzygotic isolation. *Genetics* 154:1663-1679.
- UESHIMA, R. et ASAMI, T. 2003. Single-gene speciation by left-right reversal - A land-snail species of polyphyletic origin results from chirality constraints on mating. *Nature* 425:679.
- VACQUIER, V.D. 1998. Evolution of gamete recognition proteins. *Science* 281:1995-1998.
- VASEK, F.C. et SAUER, R.H. 1971. Seasonal progression of flowering in *Clarkia*. *Ecology* 52:1038-1045.
- VERMEIJ, G.J. 1987. *Evolution and Escalation*. Princeton University Press, Princeton.
- VERNEAU, O., BENTZ, S., SINNAPPAH, N.D., DU PREEZ, L., WHITTINGTON, I. et COMBES, C. 2002. A view of early vertebrate evolution inferred from the phylogeny of polystome parasites (Monogenea: Polystomatidae). *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 269:535-543.
- WALSH, J.B. 1982. Rate of accumulation of reproductive isolation by chromosome rearrangements. *American Naturalist* 120:510-532.
- WANG, H., McARTHUR, E.D., SANDERSON, S.C., GRAHAM, J.H. et FREEMAN, D.C. 1997. Narrow hybrid zone between two subspecies of big sagebrush (*Artemisia tridentata*: Asteraceae). 4 Reciprocal transplant experiments. *Evolution* 51:95-102.
- WEIBLEN, G.D. 2001. Phylogenetic relationships of functionally dioecious *Ficus* (Moraceae) based on ribosomal DNA sequences and morphology. *Systematic Biology* 50:243-267.
- WERREN, J.H. 1997a. Biology of *Wolbachia*. *Annual Review of Entomology* 42:587-609.
- WERREN, J.H. 1997b. *Wolbachia* and speciation. In: *Endless Forms: Species and Speciation*, (Howard, D. et Berlocher, S.H., eds.), pp. 245-260. Oxford University Press.
- WERREN, J.H., BALDO, L. et CLARK, M.E. 2008. *Wolbachia*: Master manipulators of invertebrate biology. *Nature Reviews Microbiology* 6:741-751.
- WHITE, M.J.D. 1968. Models of speciation. *Science* 159:1065-1070.
- WHITE, M.J.D. 1969. Chromosomal rearrangements and speciation in animals. *Annual Review in Genetics* 3:75-98.
- WHITE, M.J.D. 1978. Chain processes in chromosomal speciation. *Systematic Zoology* 27:285-298.
- WHITLOCK, M.C. 1996. The red queen beats the Jack-of-all-trades: The limitations of phenotypic plasticity and niche breadth. *American Naturalist* 148: S65-S77.
- WILEY, E.O. 1981. *Phylogenetics: the Theory and Practice of the Phylogenetic Systematics*. Wiley and Sons, New York, NY.
- WILSON, A.C., BUSH, G.L., CASE, S.M. et KING, M.C. 1975. Social structuring of mammalian populations and rate of chromosomal evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 72:5061-5065.
- WRIGHT, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16:97-159.
- WRIGHT, S. 1982. The shifting balance theory and macroevolution. *Annual Review in Genetics*: 16-19.
- WU, C. et TING, C. 2004. Genes and speciation. *Nature Reviews Genetics* 5:114-122.
- WU, C.I. 2001. The genic view of the process of speciation. *Journal of Evolutionary Biology* 14:851-865.
- WU, C.I. et DAVIS, A.W. 1993. Evolution of postmating reproductive isolation: the composite nature of Haldane's rule and its genetic bases. *American Naturalist* 142:187-212.
- YAMAMOTO, D. et NAKANO, Y. 1999. Sexual behavior mutants revisited: Molecular and cellular basis of *Drosophila* mating. *Cellular and Molecular Life Sciences* 56:634-646.
- YANG, F., CARTER, N.P., SHI, L. et FERGUSON-SMITH, M.A. 1995. A comparative study of karyotypes of muntjacs by chromosome painting. *Chromosoma* 103:642-652.
- ZHANG, J., WANG, X. et PODLAHA, O. 2004. Testing the chromosomal speciation hypothesis for humans and chimpanzees. *Genome Research* 14:845-851.
- ZIMMERMAN, K. 1949. Zur kenntnis der mitteleuropäischen hausmause. *Zoologisches Jahrbuch. Abteilung für Systematik* 28:301-322.

Ravigné V. (dir.), Barberousse A. (collab.), Bierne N. (collab.), Britton-Davidian J. (collab.), Capy P. (collab.), Desdevises Y. (collab.), Giraud T. (collab.), Jousselin E. (collab.), Moulia C. (collab.), Smadja C. (collab.), Samadi Sarah (collab.) (2016)

La spéciation

In : Thomas F. (dir.), Lefèvre T. (dir.), Raymond M. (dir.).  
*Biologie évolutive*

Louvain-la-Neuve : De Boeck Supérieur, p. 165-209

ISBN 978-2-8073-0296-9