

Résumé* du texte de la 432^e conférence de l'Université de tous les savoirs donnée le 13 juillet 2002

François Bonhomme : "Combien de temps faut-il pour faire une espèce ?"

Il est communément admis que les espèces se sont succédées à la surface de la Terre, que les dinosaures ont laissé la place aux mammifères, que parmi ceux-ci une diversification énorme s'est produite et que finalement certains primates sont devenus des bipèdes plus ou moins bien pensants. Si ces connaissances font parties du petit fonds commun que chacun a appris à l'école, il est plus embarrassant de répondre aux questions : À quelle vitesse ces phénomènes se produisent-ils ? À quelle vitesse les espèces nouvelles apparaissent-elles ?

Avant de répondre, il faut d'abord se mettre d'accord sur une bonne définition de la notion d'espèce, une notion débattue depuis Darwin et même avant lui.

La définition la plus courante est celle de l'inter-stérilité des individus de deux espèces différentes. Elle est suffisante pour appréhender le problème de l'érosion rapide de la biodiversité à la surface de la planète : il n'est pas nécessaire d'avoir une définition sophistiquée pour comprendre que le tigre d'Asie ou la baleine à bosse vont disparaître d'ici quinze à vingt ans.

Si la disparition d'une espèce ne fait de mystère aux yeux de personne, par contre l'apparition, la réapparition ou la recréation de catégories de biodiversité équivalentes ne sont pas aussi évidentes à comprendre. Combien de temps faut-il pour que ce qui a disparu réapparaisse à un niveau de complexité équivalent ?

La chose la plus probable qui puisse arriver à une espèce c'est de s'éteindre. Il y a eu jusqu'ici cinq grandes crises d'extinction d'espèces.

La plus connue est la crise du crétacé/tertiaire qui a vu, entre autres, la disparition des dinosaures. La plus sévère en termes de nombre d'espèces, de genres et de familles touchées, a eu lieu entre le permien et le trias, à la frontière entre le primaire et le secondaire.

Cependant les espèces disparaissent également en dehors de ces crises massives. Il s'agit d'un processus continu. Les assemblages d'espèces ne sont pas figés mais au contraire en permanence modifiés par une sorte de tapis roulant d'apparitions et de disparitions qui s'accélère à des moments particuliers de l'histoire.

Ainsi, parmi les rongeurs, durant les dernières 20 millions d'années, les Muridés ont produit environ 500 espèces vivantes, alors que les Cricétomynae en ont produit moins de 10. La durée nécessaire à la création d'une espèce est donc extrêmement variable selon les groupes d'organismes.

Derrière la question "combien de temps faut-il pour faire une espèce?" il y a en fait deux aspects bien différents.

Le premier est celui de l'anagenèse, qui concerne l'évolution du phénotype, l'apparition de formes nouvelles. La question posée est : si tout ce qui ressemble, par exemple, à une baleine venait à disparaître, combien de temps faudrait-il pour qu'une catégorie équivalente, occupant à peu près la même niche écologique, apparaisse ?

Il y a un autre aspect, celui de la cladogenèse qui concerne l'apparition de lignées distinctes non inter-fécondes. La question dans ce cas est : combien de temps faut-il pour qu'une espèce se fragmente en deux espèces filles distinctes pouvant éventuellement, lorsqu'elles se rencontrent dans la nature, être inter-stériles ?

* transcription et résumé par J. Roussel et Y. Michaud

Il sera question dans un premier temps de l'anagenèse, du contexte dans lequel évolue la forme, le phénotype, des espèces.

Son étude a été jusqu'ici le domaine quasiment réservé des paléontologues. Il s'agit en effet d'un phénomène extrêmement lent qui ne peut être observé qu'à partir de séries de fossiles bien étagées dans le temps. L'exemple classique des ouvrages de sciences naturelles est celui de la série des ancêtres du cheval. Plus récemment, des résultats intéressants ont été trouvés sur la lignée des cétacés. En 15 millions d'années un animal assez petit qui courait sur les bords des marécages ou des grèves est devenu un animal qui ressemble typiquement au dauphin. Les 40 millions d'années suivantes ont permis d'obtenir les cétacés que nous connaissons. C'est un exemple du temps nécessaire pour accomplir une série d'anagenèse.

Il n'existe cependant pas de réponse unique. Certains phylums et certaines espèces présentent, au contraire, d'extraordinaires stases évolutives. Les "fossiles vivants", notamment chez les arthropodes, en sont de bons exemples. Les limules n'ont quasiment pas changé de forme depuis le jurassique, certaines limules existant depuis le primaire. Les scorpions, les fougères et les gymnospermes sont dans le même cas. Ces espèces ou phylums présentent des formes particulièrement conservées et l'on pourrait avoir l'impression que la nature n'est pas si inventive une fois qu'elle a trouvé une forme qui marche.

Cette apparente stase morphologique n'implique cependant en rien une stase évolutive puisque les organismes ne sont pas nécessairement identiques. Ils subissent en effet toujours des pressions adaptatives pour ajuster leur physiologie, leur système immunitaire, leur comportement, leur croissance, leur sexualité, etc., aux besoins du moment. Leurs gènes mutent, évoluent. Une limule actuelle placée dans un environnement équivalent à celui qu'ont connu ses ancêtres au jurassique ne serait pas nécessairement bien adaptée.

La nature n'est peut-être pas très inventive pour les formes mais elle déroute aussi le goût de la généralisation en présentant, à l'inverse, des cas d'adaptation relativement rapides qui ont entraîné une évolution morphologique spectaculaire.

Les populations insulaires constituent un bon exemple d'évolutions morphologiques très rapides ayant lieu à la suite de l'enfermement de populations et au changement de leurs conditions de survie. L'éléphant nain de Sicile présente ainsi la caractéristique de mesurer 50 cm au garrot. Il existe également des cas où en quelques milliers d'années une population obtient des individus trois fois plus grands, ou bien adaptés à des conditions physiologiques totalement différentes de celles des populations mères.

La phylogénie récente des ours bruns américains, européens et asiatiques a montré que l'ours polaire était inclus dans la généalogie de cette famille. Le temps de divergence entre ce petit fragment phylogénique, ce clade, et les autres ours est de l'ordre de 50 à 100.000 ans. Pour l'observateur superficiel, l'ours polaire semble très différent alors qu'en réalité il n'est pas très vieux et appartient bien à la grande famille des ours.

L'apparition de la nouveauté évolutive au niveau du phénotype, de la forme extérieure, se produit donc à une vitesse extrêmement variable d'un groupe à l'autre. On sait simplement qu'il faut plus de temps pour passer d'un petit animal qui court au bord de l'eau à une baleine que pour passer d'un éléphant de taille normale à un éléphant nain.

Plus récemment, des néontologistes, ceux parmi les biologistes qui travaillent sur des espèces encore vivantes, ont cherché à quantifier en quelque sorte les possibilités de changement évolutif en comparant d'une part des populations différentes d'âge de divergence connu et d'autre part, à l'intérieur de la même espèce, des populations qui venaient d'être introduites dans un environnement depuis un nombre de générations connu. Ces études ont permis de commencer à mesurer les vitesses d'évolution morphologique. Des expériences de colonisation datée de lacs par des épinoches, des petits poissons marins côtiers, ont mis en évidence la rapidité de leur vitesse d'évolution morphologique. Il y a de plus en plus de résultats quantifiant ces taux d'évolution morphologiques ou adaptatifs sur certains traits. Ces

études sur du matériel récent montrent que la possibilité d'évolution, donc le potentiel évolutif tel qu'il est réalisé sur 100 à 300 générations, est en général beaucoup plus fort et énorme par rapport à ce qu'il est réalisé sur des grandes séries de temps. Il n'y a, pour ainsi dire, pas de limites à long terme sur la quantité d'évolution qui peut se produire, car il existe probablement un réservoir de variabilité génétique sélectionnable extrêmement fort dans les espèces. Les estimations sur les divergences récentes confirment finalement les estimations empiriques fournies par 5.000 ans de sélection de plantes et d'animaux domestiques depuis la néolithisation.

La domestication montre en effet à quel point lorsque l'on relâche ce qu'il est convenu d'appeler la sélection naturelle, c'est-à-dire le libre jeu de la concurrence des individus, au profit d'une sélection artificielle, c'est-à-dire lorsque l'homme décide qui doit survivre, les résultats obtenus sont extraordinaires. Il suffit de comparer un chihuahua à un saint-bernard pour s'apercevoir qu'à l'intérieur d'une même espèce il est possible d'obtenir des phénotypes extrêmement différents. Si ces animaux étaient replacés dans la nature sans l'intervention de l'homme, il est probable qu'ils disparaîtraient. S'ils pouvaient cependant survivre dans un environnement assez protégé, les pressions de sélection s'exerçant sur le chihuahua le rendrait sûrement plus grand, alors que les pressions s'exerçant sur le saint-bernard auraient pour effet de le rendre plus rapide et moins lourd. Les deux races de chien évolueraient ainsi vers quelque chose proche du dingo d'Australie, ce descendant de chiens domestiqués ré-ensauvagés, qui ressemble finalement assez fort à un loup.

Si l'anagenèse s'arrête à la forme, la cladogenèse va plus loin et nous permet de dire que les différents avatars de la descendance hypothétique de ces deux races de chiens seraient probablement toujours interféconds. S'ils survivaient, venaient à se rencontrer et se croisaient, il n'y aurait toujours pas création d'une espèce nouvelle.

Ce qui ramène à la question initiale : comment les espèces nouvelles se créent-elles et à quel rythme ? S'il est apparemment facile de changer en s'adaptant (c'est le cas de l'ours polaire), et de s'adapter en ne changeant pas (c'est le cas de la limule), comment se fait-il qu'en dehors des grandes extinctions, et de manière continue, de nombreuses espèces disparaissent.

Sans entrer dans les détails écologiques, qui ne sont pas ici le sujet, il existe des mécanismes qui font qu'à un moment donné une espèce est tellement mal adaptée qu'elle disparaît.

Cette inadaptation ou mésadaptation qui conduit à l'extinction sur le long terme résulte de pressions de sélection contradictoires.

Il peut y avoir en effet des corrélations négatives entre les différents caractères qui assurent l'adaptation d'une espèce à son environnement, l'un ne pouvant être amélioré sans détériorer l'autre. Les espèces se retrouvent alors enfermées dans des niches de plus en plus spécialisées avec des adaptations de plus en plus particulières qui les fragilisent.

Un cas particulier de ces pressions contradictoires est la sélection sexuelle au sens où l'entendait Darwin en 1871.

On entend par sélection sexuelle les pressions de sélection exercées sur l'un ou l'autre sexe, chaque individu étant en compétition avec les individus du même sexe que lui pour l'accès aux partenaires sexuels, que ce soit pour obtenir les meilleurs partenaires ou un plus grand nombre de partenaires. Darwin a très tôt reconnu cette sélection qui "ne porte pas directement sur l'adaptation des individus à leur environnement". S'il la jugeait moins exigeante que la sélection naturelle, il apparaît maintenant qu'elle l'est sûrement autant. Ce type de sélection est notamment à l'origine des caractères sexuels secondaires et de certains comportements complexes, voire coûteux ou dangereux, déployés au moment de la reproduction et qui, en faisant prendre des risques aux individus, en font également courir aux espèces.

Parmi les exemples classiques, on peut citer les plumes du paradisier ou les bois géants du cerf des tourbières. Une explication caricaturale est que les femelles préférant les mâles avec de grands andouillers, elles préféreront toujours ceux avec les andouillers de plus en plus grands. Si à la faveur d'un réchauffement climatique, les forêts se remettaient à pousser, les cerfs ne pourraient plus courir, et l'espèce serait alors en situation de faiblesse adaptative. Les espèces investissent donc dans de nombreux caractères qui ne permettent pas directement de manger, boire, dormir ou survivre aux aléas du climat, mais permettent tout simplement la rencontre des gamètes afin de boucler le cycle vital.

En dehors de l'évolution neutre qui se produit à cause des mutations qui interviennent régulièrement, dont il ne sera pas question en détail ici, il y a des aspects non directement adaptatifs de l'évolution des espèces qui sont toujours plus ou moins liés au fait que la majorité des espèces est sexuée et qu'elles transmettent leur matériel génétique par les deux voies, mâles et femelles.

Les espèces sont soumises en permanence à des relations avec l'extérieur, à des changements de l'environnement, des compétiteurs, des parasites, mais elles sont aussi soumises à des pressions de sélection endogènes, comme la sélection sexuelle.

C'est précisément dans l'analyse des changements génétiques occasionnés par les pressions de sélection que l'on peut trouver la cause de l'apparition de l'inter-stérilité, de l'isolement reproductif entre deux groupes qui ne l'étaient pas auparavant. On trouve ici pour ainsi dire le point zéro de l'espèce.

On s'accorde en effet à considérer que lorsque deux groupes d'individus ne sont pas potentiellement interféconds, alors ils appartiennent à deux espèces différentes. La réciproque n'est pas forcément vraie et il existe un débat sur l'importance relative des différents mécanismes dans les deux grands modes de spéciation : géographique et écologique. Le moteur initial de la divergence est l'existence d'une barrière géographique, d'un isolement entre deux blocs qui vont finalement devenir deux espèces. Dans le cas de ce qu'il est convenu d'appeler une spéciation plus écologique, l'amorce du processus de divergence est lié à des pressions de sélection contradictoires pour s'adapter à des environnements contrastés. Le principe biologique de l'espèce, c'est-à-dire l'inter-stérilité potentielle, a une valeur opérationnelle reconnue par tous. *In fine*, c'est bien l'apparition d'isollements reproductifs qui pérennise la séparation des espèces et qui sera le fait marquant de la structuration de la biodiversité.

L'intéressant ici est de comprendre pourquoi au temps t d'un génome, un ensemble d'individus partage des caractéristiques génétiques qui leur permettent de s'interféconder et pourquoi à l'instant $t + \delta t$ il y a deux ou plusieurs ensembles qui ne sont plus capables de le faire.

Plutôt que de discourir de manière abstraite sur les effets et les causes, on peut considérer l'histoire d'un genre animal particulier, la souris domestique, qui permet d'illustrer différents types de situations ayant abouti à la création de nouvelles espèces.

Il y a 2 millions d'années, une espèce de souris vivait dans le nord du sous-continent indien, dans les steppes de graminées. Petit à petit, les populations périphériques se sont déplacées et ont migré, l'une vers l'Europe, via le Proche-Orient, l'autre vers l'Asie. La branche européenne s'est implantée il y a 1,8 millions d'années autour de la Méditerranée. Des isollements géographiques se sont produits suite à des fragmentations dues à des oscillations climatiques créant des zones arides. Les ancêtres de deux types de souris se sont ainsi séparés, les souris à queue courte et les souris des tumulus. Progressivement, il y a 500.000 ans, l'un des groupes s'est distribué de part et d'autre de la Mer noire, du Caucase. La divergence se

produit à la faveur d'une évolution géographique. Au maximum de la dernière glaciation, il y a 50.000 d'années, il y a eu une contraction des aires de répartition avec l'isolement des populations dans des refuges. Pour l'une des deux espèces, *Mus spretus*, lorsque les conditions redeviennent meilleures et que les populations isolées se rejoignent, il y a à nouveau une expansion, alors que dans le cas de l'autre espèce, il y a maintenant deux sous-espèces, *mus spicilegus* et *mus macedonicus* et les effets de l'isolement dans le refuge ont laissé des traces génétiques toujours visibles. Lorsque les deux sous-espèces envahissent l'Europe et se rencontrent quelque part en Bulgarie, elle ne s'hybrident plus et forment deux espèces distinctes. En 2 millions d'années, une vague de migration a donné trois espèces et deux sous-espèces. Au même moment, venant de l'Inde, une nouvelle vague d'une autre espèce de souris habituée au commensalisme avec l'homme, se superpose aux espèces précédentes.

Au sein de la sous-espèce actuelle, *mus domesticus*, il existe des populations intéressantes du point de vue de l'isolement reproducteur, car elles possèdent des caryotypes entièrement remaniés. Tous leurs chromosomes se sont collés deux à deux. La quantité d'information génétique reste la même mais elle est organisée différemment de telle sorte que les populations sont quasiment inter-stériles avec leurs voisines et entre elles. Cette évolution a eu lieu il y a 1.500 à 500 ans. Elle est donc très récente. Cette spéciation dite stasipatrique montre que l'on peut créer de l'inter-stérilité très rapidement sans qu'il y ait pour autant une évolution morphologique ou même adaptative.

À l'échelle mondiale, cette histoire se répète avec d'autres sous-espèces parties du même centre indien et qui ont irradié tout le continent eurasiatique. La phylogénèse moléculaire nous apprend que les quatre espèces et les six sous-espèces que nous venons de décrire se sont créées en environ 2 millions d'années.

Pour comprendre les effets de l'isolement reproducteur, il faut étudier des facteurs typiquement masculins et féminins pour mettre en contraste ce qui évolue à travers les deux lignées. Pour l'étude des lignées maternelles, il est possible de suivre les mitochondries des cellules transmises d'une génération à l'autre uniquement par les ovules. L'analyse et la caractérisation de l'ADN contenu dans les mitochondries a permis de comparer la distribution des lignées mitochondriales avec la disposition en sous-espèces de souris domestiques. L'étude des lignées paternelles de souris domestiques a montré l'existence de deux types de chromosome Y, *domesticus* et *musculus*. Cette séparation en deux lignées s'est faite il y a 0,6 millions d'années, ce qui est nettement plus récent que les lignées maternelles. Il existe donc un hiatus mis en évidence par la phylogénie moléculaire. L'une des formes de chromosomes Y a envahi une région dont elle était absente auparavant. Ce phénomène est récent puisqu'il n'y a pas concordance entre la distribution des lignées maternelles et paternelles.

L'explication classique est celle d'un balayage sélectif, c'est-à-dire l'installation rapide d'un variant génétique dans la population au détriment des autres. On peut imaginer le cas d'un chromosome Y portant un mutant avantageux à sa propre transmission et conférant par exemple au mâle qui le porte un avantage décisif pour séduire les femelles, ou tout simplement orientant la méiose mâle pour favoriser la transmission de spermatozoïdes de type Y. Si la production de spermatozoïdes Y subit une distorsion de 50 % vers 60 %, alors en cas de fécondation multiple d'une femelle par le mâle porteur, il y a aura à la génération suivante plus de souriceaux mâles porteurs du chromosome Y tricheur. Certains chromosomes tricheurs sont par exemple capables d'inhiber la course à l'ovule de leurs concurrents. Il est probable que les deux variants différents de souris qui se sont récemment partagés le monde ont utilisé ce type de technique. On peut schématiser ce qui se passe si un chromosome Y tricheur pousse les mâles à produire plus de spermatozoïdes Y que X. Ce variant va envahir la population tout en produisant un excédent de mâles par rapport aux femelles, qui vont devenir le sexe le plus avantageux car le nombre de descendants moyens par femelle va dépasser celui

par mâle. Tous les mâles n'auront plus accès à la reproduction. À ce stade, toute variabilité génétique créée sur un autre chromosome que le Y et capable de restaurer l'équilibre en augmentant la descendance femelle sera avantagée. En effet, les femelles peuvent disperser plus rapidement leurs gènes lorsqu'elles sont "minoritaires". Le *sex ratio* est en permanence un équilibre dynamique entre la tendance des chromosomes Y à faire des mâles et celles des autres chromosomes à vouloir restaurer des femelles. Lorsqu'une mutation va dans un sens, il y aura une contre mutation qui se produit ailleurs et qui sera sélectionnée pour rétablir cet équilibre. C'est la loi de Fischer sur le *sex ratio*.

Il est possible de déceler dans le génome de la souris des traces de cette sorte de "guerre des sexes". La carte de la distribution européenne des souris de type *domesticus* et *musculus*, montre pour un gène standard, un mélange plus ou moins harmonieux des variants des deux sous-espèces avec des hybrides. Les chromosomes Y et les chromosomes X quant à eux, présentent une transition beaucoup plus abrupte avec quasiment aucune population mixte. Les chromosomes sexuels évoluent plus vite et sont plus rapidement mutuellement incompatibles que les autres systèmes génétiques. C'est la loi de Holden. L'évolution sexuelle est due à des phénomènes interne de co-évolution qui n'ont rien de très adaptatif puisque l'amélioration de la transmission des chromosomes Y ou X n'a rien à voir avec les capacités des descendants pour la chasse ou la survie.

Il existe par exemple un conflit au niveau du placenta entre les actions des gènes transmis par le père et ceux transmis par la mère. Les gènes du père réclament au placenta le maximum d'énergie pour le développement de leur descendance, alors que les gènes de la mère peuvent au contraire avoir intérêt à répartir l'énergie entre les différents individus de la portée, voire entre les différentes portées. Les gènes tentent d'influer sur l'allocation des ressources entre la mère et les fœtus et entre les fœtus eux-mêmes. La mise en évidence de cette compétition se fait en croisant des espèces proches. Les hybrides obtenus ont soit des placentas hypertrophiés, soit des placentas hypotrophiés. Il existe bien des gènes qui ont évolués chez l'une et l'autre espèce depuis l'ancêtre commun en tirant la couverture à eux.

De nombreux systèmes génétiques chez les mammifères évoluent de cette manière conflictuelle : gènes du cytoplasme par opposition aux gènes du noyau, voies de transmission différenciées, gènes égoïstes, éléments transposables, parasites intragénomiques, chromosomes surnuméraires.

Ces éléments tentent d'augmenter leur prévalence à la génération suivante pour des raisons qui ne sont pas directement adaptatives, mais qui reflètent simplement leur capacité à se dupliquer ou à se transmettre mieux que les autres. Les génomes des espèces divergent de manière inexorable.

Ce n'est pas tant à cause des caractéristiques liées à l'évolution phénotypique et aux adaptations différentielles des espèces à leur milieu que ces espèces deviennent *in fine* des entités génétiquement différentes les unes des autres, mais bien plus rapidement et plutôt à cause de cette dynamique interne du génome. Ces résultats sont essentiellement vrais pour les espèces à gros génomes qui disposent des éléments cités précédemment.

Les forces endogènes non adaptatives s'expriment différemment dans le cas des espèces à petit génome, mais les mécanismes sont les mêmes. Les remaniements incessants dus aux conflits génomiques font que les individus d'une espèce aussi bien conservée phénotypiquement que la limule par exemple, ne seraient probablement plus interféconds avec les représentants de la même espèce il y a quelques millions d'années.

Pour conclure, on peut revenir à la question initiale portant sur les aspects temporels de la création des espèces.

Une étude publiée récemment par Kirchner et Weil dans la revue *Science*^{*}, s'est intéressée aux corrélations entre les extinctions et les apparitions d'espèces. Kirchner et Weil ont observé, en se plaçant au niveau des genres ou des familles, que la même diversité phylétique réapparaît au bout d'un laps de temps d'environ 10 millions d'années, et ce durant les 600 millions d'années du phanérozoïque, durant toute l'histoire de la vie macroscopique à la surface de la Terre. Aussi bien aux périodes d'extinction qu'entre celles-ci, toute baisse de diversité est finalement compensée par la création de phylums de niveau équivalent 10 millions d'années plus tard. On peut corréler ces résultats avec la vitesse de cladogenèse des espèces. Pour reprendre l'exemple des rongeurs, on a constaté chez les muridés une création de 500 espèces vivantes en 20 millions d'années. Le taux de spéciation moyen de 35 % par million d'années conduit à la création de deux espèces filles en 3 millions d'années, ce qui cade avec les estimations de Kirchner et Weil.

L'apparition de la biodiversité structurante, celle qui allie anagenèse et cladogenèse dans un juste rapport, se produit donc avec une régulière lenteur. Au moment de la sixième grande extinction qui se produit actuellement du fait de l'homme, il y a donc de sérieuses raisons de s'inquiéter. Il faudra attendre dix millions d'années pour en être certain.

* Kirchner (J.W.) & Weil (A.), "Delayed biological recovery from extinctions throughout the fossil record", *Nature*, 404, pp. 177-190, 2000.