

UNE NOUVELLE CONCEPTION DE LA FORMATION DES ESPÈCES ET SES CONSÉQUENCES DANS L'INTERPRÉTATION DE L'ÉVOLUTION

Jean CHALINE

Depuis des années, les confrontations entre les conceptions biologiques et paléontologiques de l'évolution ont donné lieu à des débats, voire à des polémiques à propos des phénomènes de formation des espèces ou des modalités évolutives⁽¹⁾. En fait, a posteriori, il semble bien que ces débats résultent de problèmes mal posés et du fait que les approches biologiques et paléontologiques sont réalisées à des échelles distinctes. Ces contradictions paraissent pouvoir être résolues par le nouveau concept de spéciation séquentielle polyphasée^(2,3) qui réconcilie ces approches.

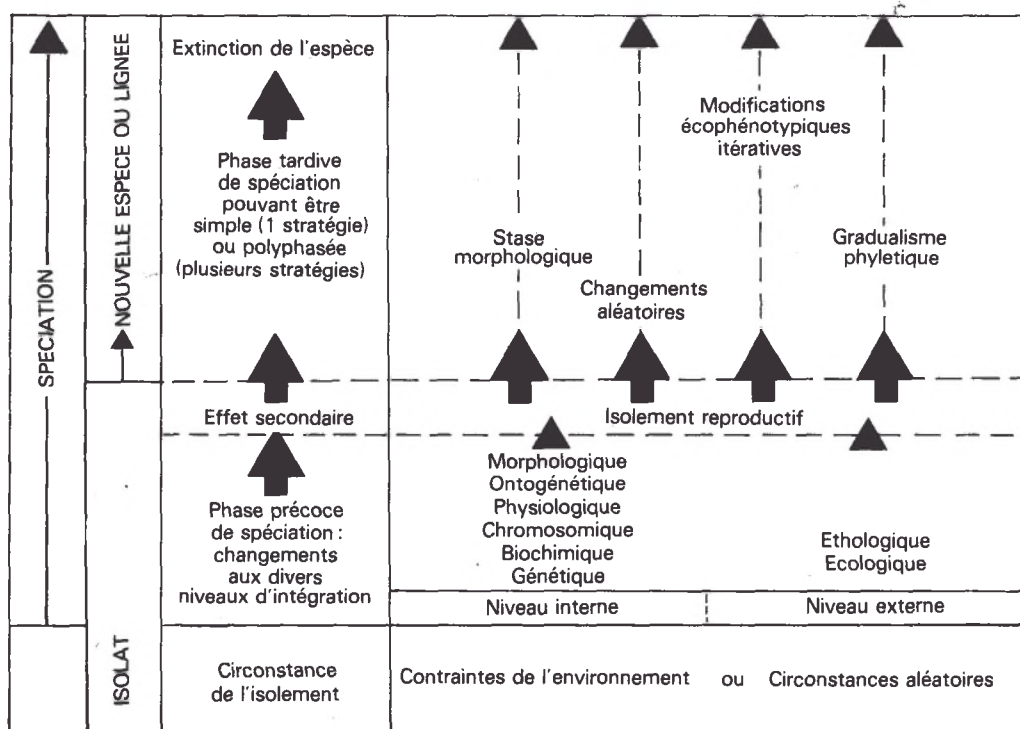
Le nouveau concept

Dans l'aire de répartition d'une espèce, il existe presque toujours des populations isolées dont le devenir est généralement l'extinction. Caractérisées par un effectif et un flux génique plus ou moins réduits, ces populations si elles survivent ont tendance à diverger à la suite de croisements consanguins et de la dérive génétique. Cette divergence peut se réaliser à n'importe quel degré d'intégration : au niveau génétique, chromosomique, biochimique, physiologique, ontogénétique, morphologique, écologique ou éthologique. Ces changements précoces aboutissent plus ou moins rapidement à l'isolement reproductif qui apparaît comme un effet secondaire. Les biologistes considèrent à juste raison l'isolement reproductif comme le phénomène fondamental de la spéciation. Ils ont raison puisque l'isolement reproductif permet la cohabitation (sympatrie) ultérieure avec l'espèce souche ancestrale, si elle subsiste. Mais les processus de

spéciation ne sont pas achevés à ce moment-là ! Ils se poursuivent dans le temps, bien que les biologistes ne considèrent plus, à tort cette fois semble-t-il, ces changements tardifs comme partie intégrante de la spéciation. La raison en est simple, ils se poursuivent dans le temps pendant de longues périodes insaisissables par l'approche biologique. En revanche, ces phases tardives sont mises en évidence par l'approche paléontologique (stases, anagenèses, gradualisme phylétique, etc.). Il est clair que le concept d'espèce biologique d'E. Mayr⁽⁴⁾ doit être élargi dans la dimension temporelle. Je suggérerai la formulation suivante⁽⁵⁾ : l'espèce correspond à un continuum dans le temps et dans l'espace entre des groupes de populations naturelles qui, à chaque instant du continuum temporel, sont interfécondes et isolées au point de vue reproductif de tout autre groupe analogue. L'isolement reproductif apparaît comme la conséquence secondaire de changements intervenant à n'importe quel niveau d'intégration et à n'importe quel moment dans l'histoire spatio-temporelle de l'isolat. Après l'acquisition de l'isolement reproductif, l'isolat qui est devenu une nouvelle espèce peut évoluer selon quatre scénarios principaux (tableau 1) :

- Stase morphologique. Comme Gould et Eldredge⁽⁶⁾ l'ont affirmé, après Simpson⁽⁷⁾, à l'issue de l'isolement reproductif, l'espèce peut se maintenir en stase morphologique, ce qui n'implique pas une stabilité aux autres niveaux d'intégrations. Par exemple les espèces peuvent diverger au niveau chromosomique, biochimique ou autre.

Tableau 1



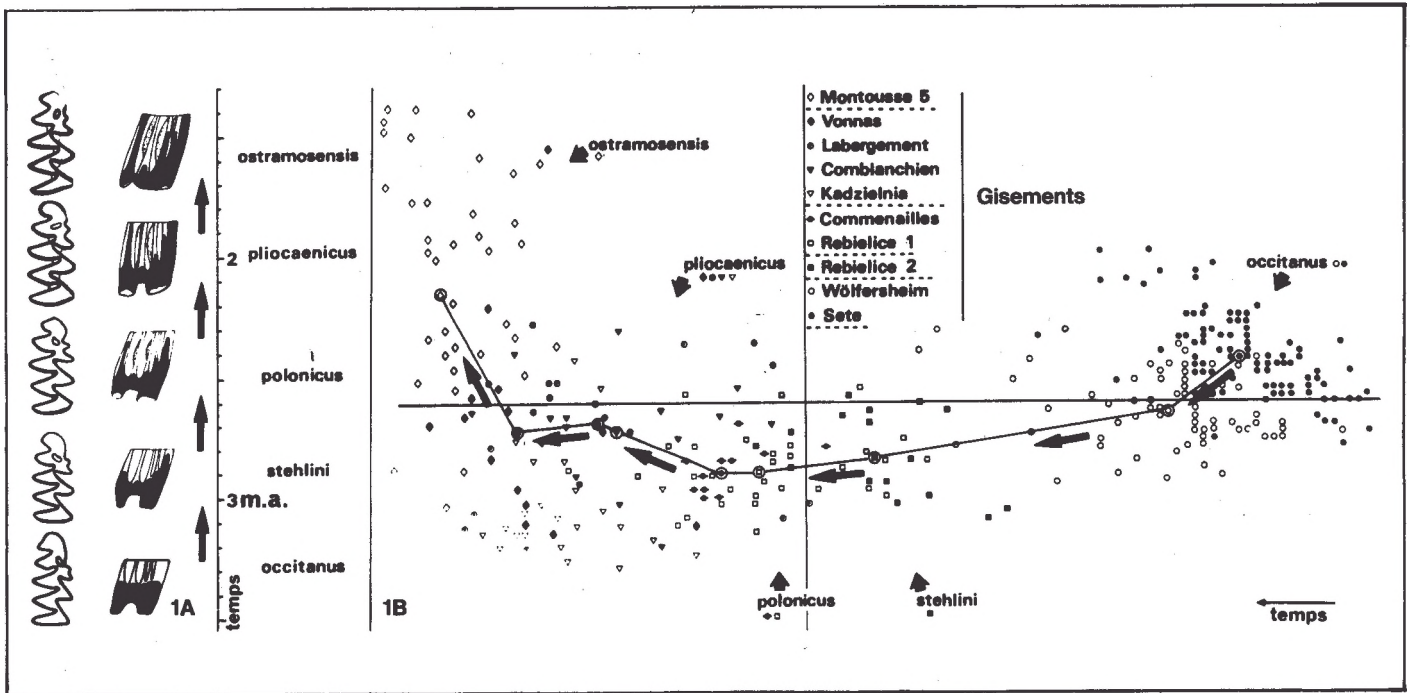


Fig. 1 Un exemple de gradualisme phylétique
La lignée des Campagnols qui mène de *Mimomys occitanus* à *Mimomys ostromosensis* avec les intermédiaires *M. Stehlini*, *polonicus*, *pliocaenicus* présente une évolution graduelle à l'échelle de l'Europe.

La figure 1A montre sur la face latérale de la première molaire inférieure, des modifications graduelles de la ligne d'interruption de l'émail (en noir). Dans la séquence chronologique l'accroissement progressif de l'hyposodontie entraîne une élévation des tracts d'interruptions d'émail. D'autres caractères dentaires se modifient en même temps: morphologie de la surface occlusale, disparition progressive des racines dentaires, apparition progressive du cément, etc... Ces modifications graduelles semblent résulter d'hétérochronies de développement, c'est-à-dire du déplacement dans le temps des processus de l'ontogénèse. Cette lignée évolutive correspond à une phase tardive de spéciation dont les phases précoces et l'isolement reproductif n'ont pu être fossilisés en raison des effectifs réduits et marginaux. Cette lignée correspond donc à une seule espèce (chronospèce) dont les divers degrés évolutifs (morphospèces) ont été décrits comme autant de paléoespèces.

La figure 1B, par le biais de l'analyse simultanée de 23 caractères décrivant la morphologie dentaire dans 10 gisements européens, permet de reconnaître la succession de 5 espèces dérivant progressivement les unes des autres. Dans chacune d'entre elles, la variation entre individus chevauche légèrement celle des espèces qui la précède et la suit. La ligne brisée qui joint les centres de gravité des populations successives visualise les divers stades de cette évolution graduelle (d'après J. Chaline et B. Laurin, en préparation).

- Changements aléatoires. Les changements après l'isolement reproductif peuvent résulter de mutations aléatoires, de dérives génétiques ou d'autres processus entraînant des modifications souvent peu importantes.

- Modifications écophénotypiques itératives. Certaines espèces ont une grande variabilité morphologique potentielle étroitement liée aux paramètres de l'environnement. Seule une partie de la variabilité morphologique est exprimée à un instant donné, dans un environnement donné. Par exemple, dans une séquence temporelle, des fluctuations climatiques qui se répètent identiquement déterminent des variations morphologiques, écophénotypiques (c'est-à-dire liées aux milieux), itératives ou répétitives⁽³⁻⁸⁾. De telles espèces sont en stase morphologique générale, mais présentent des variations morphologiques partielles au sein d'une large variabilité potentielle.

- Gradualisme phylétique (fig. 1). Dans certaines espèces les changements morphologiques semblent liés à la mise en œuvre progressive d'hétérochronies de développement (déplacement dans le temps des processus ontogénétiques) dont le rythme est contrôlé par les variations des paramètres de l'environnement. Elles se traduisent par des phases de gradualisme phylétique.

Les conséquences du nouveau concept

La fréquence relative de ces quatre scénarios, qui constituent autant de phases tardives possibles de spéciation, semble varier d'un groupe zoologique à l'autre, et avec les environnements. La spéciation apparaît alors comme un ensemble de changements initiés dans un isolat de population et se produisant à des niveaux divers selon une séquence polyphasée. A un certain moment ils aboutissent à l'isolement reproductif puis, ultérieurement, à des stases, des changements aléatoires, des modifications écophénotypiques itératives ou à des gradualismes phylétiques. La phase tardive de spéciation peut être elle-même polyphasée et se traduire par des séquences où s'enchaînent les différents scénarios. La phase de spéciation s'achève avec la disparition de l'espèce. Selon les circonstances elle aura pu elle-même donner naissance à d'autres espèces.

Les processus, mécanismes et modalités de la spéciation sont analysables par la biologie à tous ses niveaux d'intégration jusqu'à l'acquisition de l'isolement reproductif, ceux de la phase tardive de la spéciation par la paléontologie. Ainsi se trouvent réconciliées les deux approches biologiques et paléontologiques de la spéciation qui se situent à des échelles temporelles différentes, mais sont complémentaires. Ainsi se trouve résolu le dilemme opposant le gradualisme phylétique aux équilibres ponctués clamant la prépondérance de la stase! Ce ne sont en fait que deux scénarios, deux stratégies adaptatives parmi d'autres, permettant à la nouvelle espèce de se maintenir en équilibre avec son milieu.

Cette nouvelle conception spatio-temporelle et polyphasée de la spéciation a d'autres conséquences au niveau de l'interprétation de l'évolution mais elles dépassent le cadre succinct de cette présentation.

■ Jean Chaline, directeur de recherche au CNRS, directeur d'études à l'École pratique des hautes études, dirige le Centre de géodynamique sédimentaire et évolution géobiologique du CNRS (UA 157) à Dijon. Il a organisé en 1982 un colloque du CNRS sur "Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution."

BIBLIOGRAPHIE

- (1) "Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique: gradualisme phylétique ou équilibres ponctués?" Ed. J. Chaline, *Colloque int. CNRS*, Paris, n° 330, 340 p.
- (2) J. CHALINE (1984). - "Le concept d'évolution polyphasée et ses implications." *Géobios*, n° 17/6.
- (3) J. CHALINE (1985). - Arvicolids data about evolution (*Arvicolidae, Rodentia*) (manuscrit déposé à *Evolutionary biology*).
- (4) E. MAYR (1974). - *Systematics and the origin of species*. Columbia Univ. Press, New-York, 334 p.
- (5) J. CHALINE (1972). - "Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France". *Cahiers de paléontologie*, CNRS, Paris, 410 p.
- (6) S. GOULD et N. ELDREDGE (1977). - "Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered." *Paleobiology*, 3, 2, p. 115-151.
- (7) G.G. SIMPSON (1944). - *Tempo and mode in evolution*. Columbia Univ. Press, 237 p.
- (8) D. ROUSSEAU et B. LAURIN (1984). - "Variations de *Pupilla muscorum* (Gastropoda) dans le Quaternaire d'Achenheim (Alsace): une analyse de l'interaction entre espèce et milieu." *Géobios*, 8, p. 349-355.