

La biologie des extinctions

Isabelle Olivieri
Renaud Vitalis

Depuis l'apparition de la vie sur terre, des espèces naissent et meurent. Des crises majeures d'extinction ont ainsi ponctué l'histoire de la vie. Nous traversons aujourd'hui une nouvelle crise, la sixième, à laquelle l'homme n'est pas étranger. La dégradation des habitats, l'introduction d'espèces exotiques, la pollution sont autant de causes actuelles d'extinction. Dès lors qu'une espèce est en déclin, des processus stochastiques d'ordre démographique, génétique ou environnemental peuvent la piéger dans une spirale vers l'extinction. L'étude des espèces rares peut permettre non seulement de mieux comprendre la dynamique des processus démographiques et génétiques d'extinction, mais aussi d'apporter un éclairage nouveau sur les processus évolutifs en jeu. Car il existe également une « spirale évolutive » qui peut mener à l'extinction. Ainsi, une espèce spécialiste, très adaptée à un milieu particulier, est plus vulnérable qu'une espèce généraliste. Or la raréfaction de ce milieu favorable (liée à la dégradation des habitats) favorise dans ce type d'espèce les gènes conférant une moindre capacité à disperser, ce qui, en retour, a de bonnes chances de favoriser une plus grande adaptation locale. Un autre exemple est le cas de l'évolution des régimes de reproduction : l'auto-incompatibilité permet d'éviter l'autofécondation, mais devient un facteur limitant du potentiel reproducteur en petites populations. Des modèles suggèrent que l'existence même de locus d'auto-incompatibilité pourrait créer les conditions du maintien de ce régime de reproduction par la sélection naturelle, y compris dans les petites populations.

ADRESSES

I. Olivieri : Laboratoire génétique et environnement (CC065), Institut des sciences de l'évolution de Montpellier (ISEM), UMR Cnrs 5554, Université Montpellier II, place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 05, France. R. Vitalis : ISEM et Station biologique de la Tour du Valat, 13200 Arles, France.

Depuis l'apparition de la vie sur terre, des espèces nouvelles naissent tandis que d'autres s'éteignent. Ce sont d'ailleurs justement les changements de faune et de flore dans les enregistrements stratigraphiques fossiles qui permettent de définir les périodes géologiques.

L'extinction massive des espèces n'est donc pas un phénomène nouveau (*figure 1*). L'histoire de la vie sur Terre a été ponctuée par cinq crises majeures d'extinction. Entre 65 % et 85 % des espèces animales marines se sont éteintes à l'Ordovicien (500 millions d'années - Ma), au Dévonien (345 Ma), au Trias (180 Ma) et au

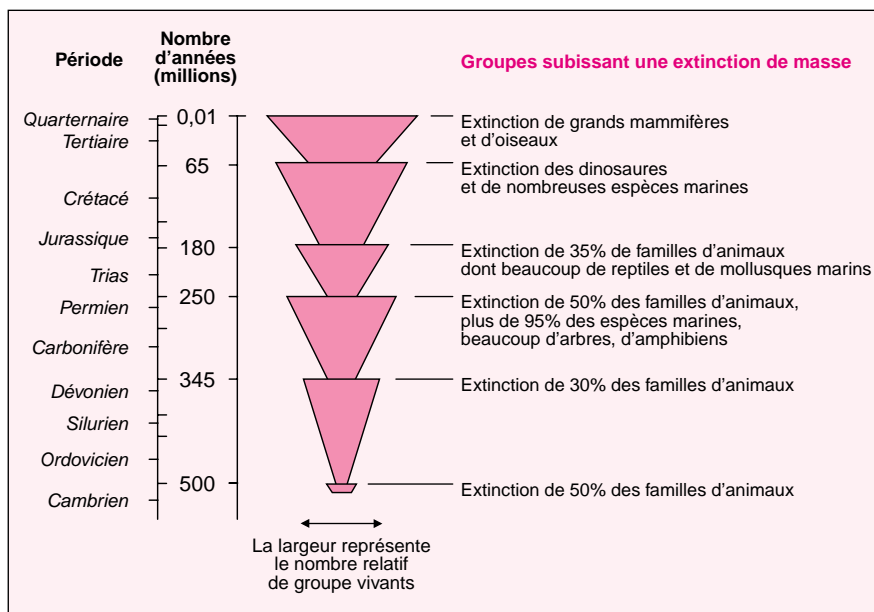


Figure 1. *Les extinctions à l'échelle des temps géologiques.* La largeur de la base et celle du côté supérieur de chaque trapèze sont proportionnelles au nombre de groupes vivants à un temps géologique donné. Le nombre d'espèces croît régulièrement au fur et à mesure que le temps s'écoule. En revanche, à chacune des cinq périodes d'extinction passées, le nombre d'espèces a diminué très rapidement (instantanément, à l'échelle de ce diagramme). Ces crises majeures d'extinction ont concerné des groupes différents d'organismes. Une sixième crise, au Pléistocène, est particulièrement marquée par l'action de l'Homme, qui s'installe à cette époque sur tous les continents (d'après [30]).

Crétacé (65 Ma). Quarante-vingt-quinze pour cent ont disparu au Permien (250 Ma). En outre, entre 90 % et 96 % des espèces se sont éteintes en dehors de ces crises majeures. Ce qui est nouveau, en revanche, c'est la rapidité du phénomène qui caractérise la phase actuelle d'extinction, amorcée il y a 100 000 ans à la fin du Pléistocène, et baptisée la «sixième extinction» par Leakey et Lewin [1] : au cours de ce siècle, une espèce d'oiseau ou de mammifère s'éteint, en moyenne, chaque année. Si l'on considère que ces deux groupes d'animaux comportent respectivement quelques 10 000 et 5 000 espèces, la «durée de vie moyenne» d'une espèce serait actuellement de 10 000 ans, soit mille fois moins que la durée de vie d'une espèce fossile, estimée à 10 millions d'années [2]. Nous étions 5 millions d'êtres humains aux débuts de l'agriculture (il y a environ 10 000 ans), nous sommes 6 milliards aujourd'hui. Une

telle expansion démographique a bien sûr eu des effets sur les autres espèces animales et végétales, ne serait-ce que par l'augmentation de territoires anthropisés et la réduction concomitante d'habitats naturels qui l'ont accompagnée [3]. En raison de la nature exponentielle de la croissance démographique humaine, les effets de l'homme sur la biodiversité n'ont commencé à se faire sentir que récemment : la moitié des extinctions connues depuis 1 600 sont intervenues au XX^e siècle [4]. Au cours des cinquante prochaines années, la moitié des espèces actuelles pourrait être amenée à disparaître (S. Pimm, cité par Sih *et al.* [5]). Les mécanismes qui sous-tendent les cinq crises d'extinctions passées sont mal connus et sujets à controverses. En revanche, mettre en évidence la ou les causes actuelles de l'extinction des espèces ainsi que les mécanismes qui y mènent constitue l'enjeu de la compréhension et de la préservation de la biodiversité.

La cause actuelle d'extinction des espèces

Le rôle de l'homme dans la sixième extinction [1] est de mieux en mieux documenté. Par exemple, la datation précise de plus de 700 œufs fossiles de l'oiseau australien géant *Genyornis newtoni* documente sa présence continue sur le continent australien depuis plus de 100 000 ans, jusqu'à sa disparition soudaine il y a 50 000 ans, précisément lorsque les hommes arrivèrent en Australie [6]. Cette étude suggère que l'homme, plus que les faibles variations climatiques durant cette période, serait responsable de la disparition de plus de 85 % des espèces de grands vertébrés sur le continent australien [7].

Dans l'analyse récente d'une base de données comportant 245 espèces animales et végétales, Channell et Lomlino [8] montrent que, pour une espèce donnée, les populations qui persistent le plus longtemps sont plutôt situées en périphérie de l'aire de répartition de cette espèce. Or l'habitat est souvent moins favorable en limite d'aire, les populations devraient donc y être plus sujettes à l'extinction. Ces résultats suggèrent que c'est l'homme, attiré lui aussi dans les zones centrales favorables à la plupart des espèces, qui constitue la principale menace pour les autres espèces.

Une étude menée sur environ 2 000 espèces menacées d'Amérique du Nord [9] a permis de montrer que les trois principales menaces exogènes pesant sur les populations sont la destruction et la dégradation de l'habitat, l'introduction d'espèces exotiques, et la pollution (figure 2). Les espèces exotiques constituent une menace particulière dans les systèmes insulaires. La pollution chimique a un très grand impact en milieu aquatique. La surexploitation agricole et cynégétique, qui a constitué la principale menace jusqu'au début du siècle, concerne encore les deux tiers des reptiles et près de la moitié des espèces de mammifères. Une telle étude reste à réaliser ailleurs qu'en Amérique du Nord, par exemple en Europe.

La destruction d'habitat s'opère à plusieurs niveaux : la réduction de la superficie totale (destruction de fragments entiers d'habitat), la fragmen-

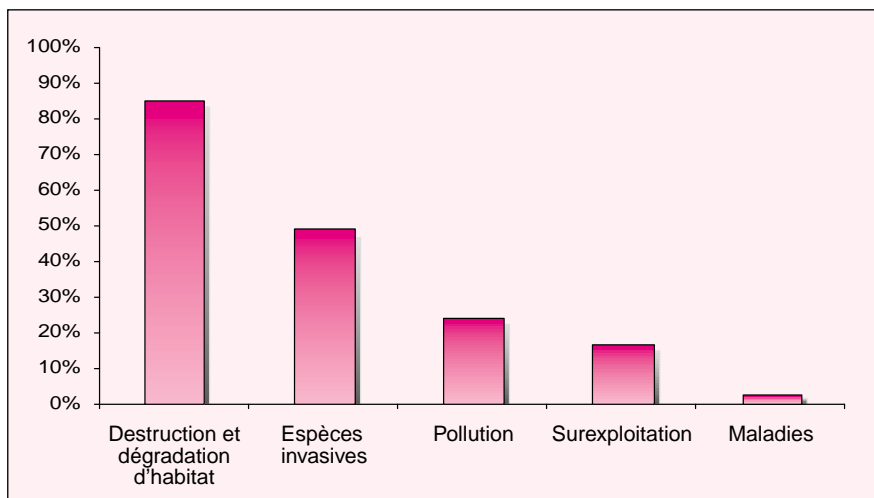


Figure 2. *Les causes majeures d'extinction en Amérique du Nord.* Cette figure donne le pourcentage des espèces mises en péril par la destruction et la dégradation des habitats, les espèces invasives, la pollution, la surexploitation et les maladies. Ces catégories ne sont naturellement pas exclusives (c'est pourquoi la somme des pourcentages dépasse 100). Les espèces représentées dans ces données sont celles désignées comme étant « en péril » par l'Agence Nord-américaine de Conservation de la Nature (Nature Conservancy), ainsi que toutes les espèces, sous-espèces et populations menacées, en danger, ou proposées comme telles, par la loi américaine sur les espèces en danger (Endangered Species Act) (d'après [9]).

tation (qui accompagne par exemple la construction de routes et d'auto-roues), la détérioration de parcelles d'habitat (par exemple par pollution de la nappe phréatique) et la détérioration des espaces situés entre les habitats favorables (par exemple la mise en place de milieux interdisant le passage des individus migrateurs). Bien entendu, tous ces processus sont liés : la destruction de fragments d'habitat induit nécessairement une plus grande fragmentation de ce qui reste d'habitat favorable. Or les effectifs des populations naturelles augmentent avec la surface qu'elles peuvent occuper. La dégradation des habitats, avec la fragmentation qui l'accompagne nécessairement, constitue donc une réelle menace pour les espèces, en ceci qu'elle contribue à la diminution des effectifs des populations qui les composent. En outre, toutes les espèces ne sont pas égales devant ce type de risques. Chez les animaux, par exemple, la densité des populations est inversement proportionnelle à la taille ou au poids moyens des organismes : les animaux de grande taille forment des populations qui sont à la fois moins nombreuses et moins

denses que celles des animaux de petite taille. Les grands mammifères qui se trouvent au sommet des pyramides trophiques ont donc besoin de plus d'espace pour que leurs populations se maintiennent à des effectifs suffisants pour prévenir les risques d'extinction. Ils constituent par conséquent les espèces les plus vulnérables à la destruction actuelle des habitats.

Une large part de la destruction d'habitat concerne la forêt tropicale. Selon Hugues *et al.* [10], le rythme actuel de destruction de la forêt tropicale de 0,8 à 2 % par an aurait pour conséquence un taux d'extinction des espèces de 0,1 à 0,3 % par an, soit 3 à 5 espèces par heure (soit 1800 populations par heure !). Ces estimations sont fondées sur la relation établie entre la surface et le nombre d'espèces occupant cette surface par MacArthur et Wilson [11], en considérant que le nombre total d'espèces vivant sur Terre s'élève à 14 millions, dont les deux-tiers vivraient en forêt tropicale. Cette règle empirique qui relie la richesse spécifique à la surface s'appuie sur beaucoup d'études où l'on a recensé le nombre d'espèces

d'une catégorie taxonomique donnée présent sur une étendue limitée dans l'espace (ces étendues, ou « îles » pouvant être de véritables îles océaniques ou bien des sommets de montagne, des lacs...). Il existe en général une relation linéaire entre le logarithme du nombre d'espèces et le logarithme de la surface occupée, de sorte qu'une réduction de la superficie de 90 % réduit la richesse spécifique de 50 %.

Les mécanismes conduisant à l'extinction : le paradigme des petites populations

Lorsque le déclin démographique d'une espèce est amorcé, des processus dus au hasard entrent en jeu, qui peuvent conduire cette espèce dans une spirale vers l'extinction. Ces effets stochastiques touchent les plus petites populations d'une espèce donnée et sont de plusieurs natures : démographique, génétique et environnementale.

Le premier effet concerne la démographie des petites populations, c'est-à-dire l'évolution et la composition de leurs effectifs. Supposons en effet que le taux de survie des individus d'une espèce soit un paramètre connu, de valeur 0,7, par exemple. Au fil des générations, tout se passe comme si pour chaque individu, on réalisait un « jeu » (*un tirage aléatoire*) au cours duquel cet individu survivrait avec une probabilité de 0,7 ou bien mourrait avec une probabilité de 0,3. Dans une population de très grande taille, *en moyenne* sur l'ensemble des individus, le taux de survie *réalisé* est proche de cette valeur de 0,7. Il en serait de même si le taux de survie était *mesuré* sur un très grand nombre de populations identiques, de même taille. Dans ces deux cas, en moyenne, le taux de survie est proche de la valeur du paramètre. En revanche, ce n'est plus vrai dans une population de très petite taille. Prenons le cas extrême d'une population constituée d'un seul individu : la probabilité que cet individu ne survive pas avant de se reproduire serait de 30 %. Dans notre cas particulier, c'est aussi la probabilité que cette population s'éteigne. Dans une population de 50 individus, cette probabilité serait de seulement $7,2 \cdot 10^{-27}$!

Le deuxième effet est d'ordre génétique. Chez une espèce diploïde, comme l'homme, un enfant reçoit pour moitié des gènes de sa mère et pour moitié des gènes de son père. Par conséquent, un parent ne transmet à son descendant qu'une copie (sur deux) de ses propres gènes. A l'échelle d'une population, il arrive en outre que des individus n'aient aucun descendant et ne transmettent donc aucun gène à la génération suivante, tandis que d'autres vont transmettre plusieurs copies identiques de leurs gènes. A l'échelle d'une population, le nombre de copies différentes d'un gène (ses états alléliques) diminue donc constamment, à la mutation près. Dans une population modèle, idéale, de taille constante au cours du temps, le taux auquel la variabilité génétique est perdue est inversement proportionnel à la taille de cette population. Cette érosion de la variabilité génétique est appelée « dérive génétique ». Ce phénomène touche surtout des gènes qui n'affectent ni la survie ni la fécondité des individus (leur valeur sélective), mais aussi des gènes à effet légèrement délétère. Dans le premier cas, la dérive génétique affecte le potentiel évolutif des populations. Mais dans le second cas, si l'effet de ces gènes est trop faible pour que la sélection naturelle puisse les éliminer rapidement, certains peuvent se fixer par hasard dans la population, et diminuer la valeur sélective moyenne (c'est une des formes de ce que l'on appelle la dépression de consanguinité).

Un troisième effet est lié à la stochasticité environnementale. Ce processus est souvent divisé en effets dus aux changements cycliques mais imprévisibles du milieu ou du climat (années particulièrement sèches ou humides, intempéries) et en effets dus aux catastrophes naturelles (incendies, cyclones...).

Le rôle relatif de ces trois processus dans les mécanismes d'extinction est mal connu et encore sujet à controverses [12]. Dans une analyse de données issues de la littérature, Frankham [13, 14] a montré qu'il existait une corrélation positive entre le risque d'extinction et la consanguinité dans des populations de laboratoire de souris et de drosophiles. Un très bel exemple a été publié récemment par une équipe finlandaise qui

démontre pour la première fois sur des populations naturelles que le risque d'extinction augmente avec la consanguinité [15]. Pendant dix ans, ces chercheurs ont étudié une espèce de papillon, le « damier », *Melitea cinxia*, dans les îles Aland, un ensemble de plusieurs centaines d'îles du sud-ouest de la Finlande, plus ou moins isolées les unes des autres et de tailles variables. A partir de l'étude de 42 de ces populations, dont 7 se sont éteintes entre 1995 et 1996, ils ont montré que le facteur qui expliquait le mieux la variance observée dans les taux d'extinction de ces populations était le niveau de diversité génétique mesuré sur des marqueurs enzymatiques.

Les études expérimentales sur les effets des stochasticités démographique et environnementale sont encore très rares. Dans une autre étude récente, Belovsky *et al.* [16] ont mesuré les taux d'extinction dans des populations artificielles d'un petit crustacé d'eau saumâtre, *Artemia franciscana*. Leurs résultats suggèrent, en accord avec la théorie, que la probabilité d'extinction d'une population est d'autant plus faible que l'effectif initial de la population est grand, que la capacité du milieu permet à un plus grand nombre d'individus de survivre, et que la variation environnementale est faible. Leurs résultats suggèrent également que la taille initiale de la population est un facteur moins important que ce qui est généralement supposé, tandis que la capacité maximale du milieu ainsi que la variation environnementale sont des facteurs plus importants. En outre, les oscillations engendrées par une dynamique particulière (chaotique) des effectifs des populations (liée entre autres à la surpopulation) se sont révélées être autant voire plus importantes que les phénomènes les plus souvent invoqués pour expliquer les risques d'extinction des populations naturelles. Ceci suggère qu'en l'absence de tout effet stochastique, la dynamique non linéaire d'une population, déterministe mais chaotique, peut la conduire à l'extinction.

Avant l'extinction : la rareté

Les risques d'extinction sont plus importants chez les espèces dont les

populations sont de petite taille. Il est donc primordial, pour comprendre les phénomènes d'extinction, de s'intéresser à la biologie des espèces rares. Rabinowitz *et al.* [17] ont défini sept façons pour une espèce d'être rare, pour une seule façon d'être commune. Ces définitions reposent sur le croisement de plusieurs critères, tels que la taille de l'aire de répartition de l'espèce considérée, la spécificité de son habitat, la taille des populations qui la composent. Le *Tableau 1* donne l'exemple de la classification de plantes britanniques et d'oiseaux d'Amérique du Nord selon ces critères. Ainsi, les principales formes de rareté diffèrent selon les types d'espèces (ainsi d'ailleurs que les zones géographiques) et donc, probablement, selon le type de menaces qui s'exercent sur les espèces rares. Une espèce présente partout mais rare parce qu'elle est partout peu abondante (rareté de type 4 ou 6) sera plus sensible à la stochasticité démographique, et moins à la stochasticité environnementale, qu'une espèce rare localement abondante mais présente en très peu de localités (rareté de type 1 ou 3).

« Évoluer » vers l'extinction

Adaptation...

La dégradation des habitats est actuellement responsable de l'extinction de trop nombreuses populations. Mais lorsque son potentiel évolutif est suffisant, une espèce peut s'adapter à son nouvel environnement partiellement détruit ou dégradé. Cette évolution, qui peut éventuellement la sauver de l'extinction, concerne notamment l'aptitude à coloniser de nouveaux sites, la tolérance à une pollution environnementale, le comportement... La capacité d'une espèce à s'adapter vite aux changements rapides du milieu est donc un facteur crucial pour sa survie [18].

Il existe aussi bien des cas où une espèce ne possède pas de capacité suffisante à s'adapter, par exemple parce qu'elle est déjà trop bien adaptée à son milieu. Prenons le cas de la dispersion. L'aire de répartition d'une espèce peut être limitée par

Tableau I. La classification selon les sept formes de rareté (d'après [17]).

Taille des populations	Habitat très spécifique		Habitat peu spécifique	
	Espèce à grande aire de répartition	Espèce à petite aire de répartition	Espèce à grande aire de répartition	Espèce à petite aire de répartition
Localement élevée	<i>commune</i>	<i>rare 1</i>	<i>rare 2</i>	<i>rare 3</i>
Plantes à fleurs	36 %	4 %	44 %	9 %
Oiseaux néotropicaux	66 %	10 %	7 %	2 %
Partout faible	<i>rare 4</i>	<i>rare 5</i>	<i>rare 6</i>	<i>rare 7</i>
Plantes à fleurs	1 %	0 %	4 %	2 %
Oiseaux néotropicaux	5 %	5 %	0 %	5 %

Application au cas des plantes à fleurs britanniques et des oiseaux néotropicaux d'Amérique du Nord [2]. Cette classification repose sur le croisement de trois facteurs : l'aire de répartition de l'espèce (l'ensemble des régions du monde où elle vit), la taille des populations qui la composent (qui peut être faible dans l'ensemble de l'aire de répartition, ou bien élevée au moins localement), ainsi que la spécificité de son habitat. Un habitat très spécifique implique une grande exigence écologique de l'espèce qui l'occupe, tandis qu'un habitat peu spécifique implique une faible exigence écologique (espèce généraliste).

l'absence de milieux favorables mais aussi par sa faible aptitude à la dispersion (et le plus souvent par les deux). Par ailleurs, l'absence de milieux favorables est elle-même liée aux exigences écologiques de l'espèce et donc à son degré de spécialisation. Or lorsqu'il y a peu de milieux favorables, les gènes conférant une moins grande aptitude à la dispersion sont sélectionnés [19, 20]. Dans ce cas, la sélection naturelle avantage également l'adaptation à un seul type de milieu, et ceci d'autant plus fortement qu'il est le seul rencontré. Et l'on peut imaginer qu'une espèce localement adaptée à son milieu ne puisse plus évoluer que dans le sens d'une spécialisation écologique toujours plus grande. Ce scénario évolutif a été suggéré pour expliquer la faible aptitude à la dispersion observée chez la « Centaurée de la Clape », *Centaurea corymbosa* Pourret (Asteraceae), une plante endémique du massif de la Clape (Hérault) [21]. Cette espèce est actuellement composée de six populations et son aire de répartition est limitée à 10 km².

Néanmoins, les relations entre la dispersion et la spécialisation écologique ne sont pas toujours aussi claires. En effet, bien qu'une grande aptitude à la dispersion puisse empêcher l'évolution vers une plus grande spécialisation locale et favoriser, au contraire, des individus plus généralistes, il est clair qu'elle peut également permettre l'échange d'informations génétiques nouvelles (à travers les flux de gènes) et donc favoriser l'évolution vers une plus grande spécialisation écologique locale [22, 23].

Comprendre les mécanismes conduisant à la rareté et à l'endémisme conduit donc à étudier l'évolution conjointe (la co-évolution) de la dispersion et de la spécialisation écologique.

... et mal-adaptation ?

S'il existe des cas où les espèces peuvent s'adapter rapidement aux changements du milieu et ainsi diminuer leur risque d'extinction, il arrive également que certaines s'engagent dans une spirale évolutive qui les condamne à l'extinction. Tout ne va pas forcément pour le mieux dans le meilleur des mondes... Il a été montré, par exemple, que la sélection naturelle opérant à l'échelle des individus sur certains traits d'histoire de vie (comme l'âge à la maturité, la survie adulte ou bien la probabilité de recrutement) pouvait conduire à des dynamiques non linéaires des populations [24]. Or, comme nous l'avons vu précédemment, les oscillations chaotiques des effectifs représentent un facteur important d'augmentation du risque d'extinction [16].

Un autre exemple : les régimes de reproduction chez les plantes

On trouve chez les plantes une très grande variété de systèmes de reproduction [25]. Dans certaines espèces, les individus ont des sexes séparés (certains se comportent comme des mâles, d'autres comme des femelles), alors que dans d'autres espèces les individus peuvent se comporter simultanément comme mâles et

femelles (individus hermaphrodites). Dans ce cas, un individu peut se féconder lui-même (par autofécondation). On dit aussi qu'un tel individu est autocompatible. Les avantages pour l'individu qui s'autoféconde sont évidents : il n'a pas besoin de trouver un partenaire pour avoir des descendants et il leur transmet deux copies, au lieu d'une, de ses propres gènes. Nous pourrions donc être tentés de croire que de tels avantages devraient avoir favorisé l'évolution de l'autofécondation dans de nombreuses espèces. En réalité, dans une grande population, l'autofécondation est défavorisée du fait de la dépression de consanguinité. La dépression de consanguinité traduit la présence de mutations délétères, totalement ou partiellement récessives, dans les populations. Les individus génétiquement éloignés ne partagent pas (ou peu) de mutations délétères car, les mutations s'accumulant par hasard et indépendamment les unes des autres, on ne trouvera une mutation identique chez des individus différents que s'ils l'ont héritée d'un ancêtre commun. En revanche, les individus génétiquement proches ont plus de chances de partager des allèles délétères récessifs et risquent ainsi de les voir « démasqués », à l'état homozygote, dans leur descendance (car c'est en effet à l'état homozygote que ces allèles confèrent une baisse de la valeur sélective des individus qui les portent). Le passage à un régime de reproduction consanguin augmente donc la fréquence des homozygotes récessifs délétères, et diminue ainsi la valeur sélective moyenne de la popu-

lation. C'est pour cette raison qu'il est en général difficile de passer d'un régime de reproduction allogame à un régime de reproduction autogame. En revanche, dans les petites populations, la dérive génétique contribue à la fixation ou à la perte d'allèles délétères, si bien que la dépression de consanguinité tend à diminuer. On pourrait donc s'attendre à ce que les espèces rares, dont les populations sont en général de petite taille, évoluent vers un régime de reproduction autogame. Or de nombreuses espèces végétales menacées sont auto-incompatibles, c'est-à-dire que la plupart des individus de ces espèces sont incapables de s'autoféconder. C'est par exemple le cas de la « Centaurée de la Clape », évoquée ci-dessus, mais aussi du « Chou insulaire », *Brassica insularis* Moris (Brassicaceae), une endémique cyrno-sarde. Pour comprendre pourquoi l'auto-incompatibilité se maintient dans un certain nombre d'espèces rares (alors qu'elle semble être un facteur limitant du potentiel reproducteur), intéressons-nous à la dynamique de ces systèmes. Les systèmes d'auto-incompatibilité reposent sur l'existence de plusieurs types d'individus caractérisés par leur groupe d'auto-incompatibilité : deux individus d'un même groupe ne peuvent pas se croiser entre eux, tandis qu'ils peuvent se croiser avec n'importe quel individu d'un autre groupe. Les molécules impliquées dans l'appartenance à un groupe sont en général codées par un seul locus, le locus d'incompatibilité, qui détermine à lui seul les groupes d'incompatibilité : les individus appartiennent au même groupe s'ils possèdent des états alléliques identiques au locus d'incompatibilité. Or, les populations de ces espèces végétales menacées auto-incompatibles sont en général de petite taille. Il est donc probable que l'on y trouve peu d'états alléliques distincts au locus d'auto-incompatibilité. Dans de telles conditions, où il est difficile de trouver un partenaire sexuel (l'« effet Allee » [26]), la sélection naturelle devrait donner l'avantage à des individus devenus auto-compatibles à la suite d'une mutation des gènes responsables de l'auto-incompatibilité. Ces individus bénéficieraient alors non seulement

des avantages liés à l'autofécondation, mais également de celui de ne pas « gâcher » des ovules et du pollen par des tentatives de croisements incompatibles. Or, si de tels mutants auto-compatibles existent et envahissent parfois les populations d'espèces auto-incompatibles menacées [27], cela ne semble pas être le cas général. La modélisation permet d'avancer des hypothèses explicatives [28]. Au locus d'incompatibilité, les états alléliques rares sont avantagés puisqu'ils permettent aux individus qui les portent de se reproduire avec l'ensemble de la population. Par ce mécanisme, le maintien de polymorphisme est possible et s'opère non seulement au locus d'auto-incompatibilité lui-même, mais aussi aux locus situés à proximité dans le génome... y compris aux locus impliqués dans la dépression de consanguinité. Dès lors, à ces locus, les mutations délétères se maintiennent en fréquence beaucoup plus élevée qu'en l'absence de système d'incompatibilité. On observe ainsi un excès de polymorphisme aux locus impliqués dans la dépression de consanguinité, relativement aux populations d'espèces qui ne possèdent pas de système d'incompatibilité. En outre, on peut montrer que la sélection naturelle est moins efficace pour éliminer les mutations délétères liées génétiquement au locus d'incompatibilité [28]. Or le maintien de polymorphisme aux locus impliqués dans la dépression de consanguinité avantage les croisements entre individus génétiquement éloignés, par rapport aux croisements entre individus génétiquement proches. Si les croisements entre les individus les plus éloignés génétiquement sont favorisés par la sélection, aucun mutant autocompatible (qui autoriserait le croisement d'un individu avec lui-même ou avec un individu génétiquement proche) ne pourra se répandre dans une population. La transition vers un régime de reproduction consanguin tel que l'autofécondation n'est donc pas possible dans ces conditions [28]. Les systèmes d'auto-incompatibilité créeraient donc les conditions de leur propre maintien, et ceci particulièrement dans les populations de petite taille. Dans ce cas précis encore, la

sélection naturelle freine l'évolution vers un système plus avantageux.

Conclusions

L'homme est la principale menace qui pèse sur la biodiversité [29]. La dégradation des habitats réduit l'aire de répartition possible des espèces, qui, confinées en limite de leur aire, voient leurs effectifs diminuer. Dès lors, nous l'avons vu, les espèces peuvent être prises dans une spirale (démographique, génétique, évolutive) qui les mène vers l'extinction. L'avenir de la biologie de la conservation passera sans doute par une plus grande intégration entre science et politique, entre sciences pures et sciences sociales. Il est clair que la solution à la perte généralisée de biodiversité passe par la transition démographique, et donc le développement des pays du Sud, le règlement de leur dette à l'égard des pays développés, et l'acquisition d'une « conscience écologique » dans tous les pays, développés ou non. Mais il passera aussi sûrement par une plus grande intégration des disciplines de bases que sont l'écologie et la génétique, appliquées aux espèces rares et menacées comme, d'ailleurs, aux espèces invasives. La compréhension des processus d'invasion et de spéciation constitue en effet le pendant indispensable de celle des processus d'extinction ■

Remerciements

Nous remercions Mylène Weill, Agnès Mignot, Pierre-Henri Gouyon et Robert Barbault, qui ont bien voulu relire et commenter la première version de cet article, ainsi que deux lecteurs anonymes pour leurs commentaires. Nous bénéficions d'un soutien financier du programme européen TMR « FRAGLAND » (responsable Ilkka Hanski) ainsi que du ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement (contrat n° 98-135, attribué à IO à travers le réseau DIVERSITAS France « Populations fragmentées et biologie de la conservation »). Ceci est la publication 2000-075 de l'Institut des sciences de l'évolution de Montpellier.

RÉFÉRENCES

1. Leakey R, Lewin R. *The sixth extinction. Biodiversity and its survival*. London: Phoenix-Orion Books, 1995.
2. Dobson AP. *Conservation and biodiversity*. New York: Scientific American Library, 1995.
3. Eldredge N. *Life in the balance-humanity and the biodiversity crisis*. Princeton: Princeton University Press, 1998.
4. Smith FDM, May RM, Pellow R, Johnson TH, Walker KS. How much do we know about the current extinction rate? *Tree* 1993; 8: 375-8.
5. Sih A, Jonsson BG, Luikart G. Habitat loss: ecological, evolutionary and genetic consequences. *Trends Ecol Evol* 2000; 15: 132-3.
6. Miller GH, Magee JW, Johnson BJ, et al. Pleistocene extinction of *Genyornis newtoni*: human impact on Australian megafauna. *Science* 1999; 283: 205-8.
7. Flannery TF. Debating extinction. *Science* 1999; 283: 182-3.
8. Channell R, Lomolino MV. Dynamic biogeography and conservation of endangered species. *Nature* 2000; 403: 84-6.
9. Wilcove DS, Rothstein D, Dubow J, Phillips A, Losos E. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience* 1998; 48: 607-15.
10. Hughes JB, Daily GC, Ehrlich PR. Population diversity: its extent and extinction. *Science* 1997; 278: 689-92.
11. MacArthur RH, Wilson EO. *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 1967.
12. Lande R. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 1988; 241: 1455-60.
13. Frankham R. Inbreeding and extinctions: a threshold effect. *Cons Biol* 1995; 9: 792-9.
14. Frankham R. Inbreeding and extinction: Island populations. *Cons Biol* 1998; 12: 665-75.
15. Saccheri I, Kuusaari M, Kankare M, Vikman P, Fortelius W, Hanski I. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* 1998; 392: 491-4.
16. Belovsky GE, Mellison C, Larson C, Van Zandt A. Experimental studies of extinction dynamics. *Science* 1999; 286: 1175-7.
17. Rabinowitz D, Cairns S, Dillon T. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. In: Soulé ME, ed. *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sunderland: Sinauer Associates, 1986: 182-204.
18. Gomulkiewicz R, Holt RD. When does evolution by natural selection prevent extinction? *Evolution* 1995; 49: 201-7.
19. Olivieri I, Michalakis Y, Gouyon PH. Metapopulation genetics and the evolution of dispersal. *Am Nat* 1995; 146: 202-28.
20. Ronce O, Perret F, Olivieri I. Evolutionarily stable dispersal rates do not always increase with local extinction rates. *Am Nat* 2000; 155: 485-96.
21. Colas B, Olivieri I, Riba M. *Centaurea corymbosa*, a cliff-dwelling species tottering on the brink of extinction: a demographic and genetic study. *Proc Natl Acad Sci USA* 1997; 94: 3471-6.
22. Gandon S, Capowiez Y, Dubois Y, Michalakis Y, Olivieri I. Local adaptation and gene-for-gene coevolution in a metapopulation model. *Proc R Soc Lond B* 1996; 263: 1003-9.
23. Gandon S, Ebert D, Olivieri I, Michalakis Y. Differential adaptation in spatially heterogeneous environments and host-parasite coevolution. In: Mopper S, Strauss S, eds. *Adaptive microevolution in natural insect populations*. New York, London: Chapman and Hall, 1998: 325-42.
24. Ferrière R, Gatto M. Chaotic population dynamics can result from natural selection. *Proc R Soc Lond B* 1993; 251: 33-8.
25. Gouyon PH, Maurice S, Reboud X, Till-Bottraud I. Le sexe, pour quoi faire? *La Recherche* 1993; 250: 70-6.
26. Allee WC, Emerson O, Park T, Schmidt KP. *Principles of animal ecology*. Philadelphia: Saunders WB, 1950.
27. Reinartz JA, Les DH. Bottleneck-induced dissolution of self-incompatibility and breeding system consequences in *Aster furcatus* (Asteraceae). *Am J Bot* 1994; 81: 446-55.
28. Glémin S. Dépression de consanguinité en petites populations de plantes auto-incompatibles. DEA, Université François Rabelais, Tours, 1999.
29. Biodiversité. *La Recherche* 2000; n° spécial: 333.
30. Barbault R. *Biodiversité: Introduction à la biologie de la conservation*. Paris: Hachette, 1997.

Summary

The biology of extinctions

Since the origin of life, new species have kept arising while others were disappearing. The new extinction crisis we are now facing, the sixth one, is mainly due to Humans. Habitat loss, introduction of exotic species, pollution are the most important current causes of extinction. Once a species has started to decline, demographical, genetical or environmental stochastic processes may trap it in a vortex towards extinction. The study of rare species gives new insights into the dynamics of these processes and the evolutionary processes involved. Indeed, there is also an « evolutionary vortex » that may lead to extinction. A species which is highly adapted to a particular habitat is more vulnerable to habitat loss than a generalist species. As patches of suitable habitats disappear, natural selection in such species favors genes that decrease dispersal propensity. This, in turn, will usually select for increased local adaptation. Natural selection might also lead to the maintenance of mating systems such as self-incompatibility, that are particularly deleterious in small populations of rare species.

TIRÉS À PART

I. Olivieri.