

# Les mécanismes de la spéciation

Jean Générmont

## Société Française de Génétique

### Président

E. Moustacchi

### Vice-présidents

P.-H. Gouyon

A. Nicolas

C. Stoll

### Secrétaire général

R. Motta

*Prière d'adresser toute correspondance au Secrétariat général de la SFG, Roland Motta, Institut de recherches scientifiques sur le cancer, laboratoire de recherches génétiques sur les modèles animaux, 7, rue Guy-Moquet, 94802 Villejuif Cedex.*

### Comité de rédaction

A. Bernheim

J.-C. Dreyfus

M. Fellous

J. Générmont

F. Minvielle

R. Motta

A. Nicolas

S. Sommer

D. de Vienne

### Secrétaire

M.-L. Prunier

C'est dans le second quart du XX<sup>e</sup> siècle qu'a été élaborée la théorie généralement qualifiée de « théorie synthétique de l'évolution ». Un des progrès réalisés durant cette période a été la clarification de la notion d'espèce. De nombreux évolutionnistes y ont contribué, notamment Cuénot et Dobzhansky, mais c'est à Mayr [1] qu'est généralement attribuée la paternité de la « définition biologique de l'espèce » dont un des mérites essentiels est de faire coïncider unité de classification et unité d'évolution. Bien que cette définition ait été l'objet de critiques souvent justifiées [2], elle reste fort utile pour aborder de manière objective de nombreux problèmes touchant à la diversité des peuplements ou à la dynamique de la diversification du monde vivant au cours de l'évolution. J'en propose ici la version suivante : *ensemble d'être vivants contemporains dont les matériels génétiques ont une probabilité non négligeable, dans les conditions naturelles, de se recombiner pour créer les matériels génétiques de nouveaux êtres vivants.*

Selon cette définition, les individus qui, à un instant donné, constituent une espèce sont les représentants à cet instant d'un rameau de l'arbre généalogique des êtres vivants, rameau irréversiblement séparé de tous les autres rameaux. En outre, ce qui distingue une espèce d'une autre, c'est l'existence de mécanismes qui s'opposent efficacement aux échanges génétiques : ces mécanismes constituent une « barrière d'isolement reproductif » génétiquement déterminée. En conséquence, la ramification de l'arbre généalogique implique l'apparition de barrières d'isolement reproductif nouvelles, ce qui revient à l'apparition d'espèces nouvelles, phénomène qualifié de *spéciation*.

Élucider les mécanismes de la *spéciation* a été un des premiers objectifs des fondateurs de la théorie synthétique de l'évolution. Les recherches qui se déroulent dans ce domaine depuis plus d'un demi-siècle consistent pour une large part en l'exploitation de données qui ne fournissent sur la *spéciation* elle-même que des informations indirectes. Aucun phénomène de *spéciation* n'a pu être intégralement reconstitué expérimentalement. C'est pourquoi tous les mécanismes proposés à l'issue de ces recherches doivent être considérés comme des modèles. La présentation exposée ci-après n'est exhaustive ni en ce qui concerne l'inventaire des modèles actuellement existants, ni en ce qui concerne l'énoncé des hypothèses sur lesquelles ils reposent : seuls ont été retenus les plus classiques et les plus fiables, illustrés par un nombre très restreint d'exemples. On trouvera de plus amples détails dans des ouvrages spécialisés [2-5].

## Quelques modèles

**Spéciation géographique.** Le modèle de la *spéciation* géographique, dite encore allopatrique, a été principalement développé par Mayr [1, 6]. Les études de terrain en génétique des populations montrent que toute espèce est constituée de populations locales qui diffèrent les unes des autres par la

J. Générmont : professeur à l'université Paris Sud. Laboratoire de biologie évolutive et dynamique des populations, 91405 Orsay Cedex, France.

nature et les fréquences des génotypes qui y sont présents. L'expérimentation et la théorie conduisent à admettre que la sélection naturelle et la dérive génétique (fluctuations aléatoires de composition génétique, particulièrement importantes dans les petites populations) tendent à intensifier ces différences. La divergence génétique entre les populations est en revanche freinée par les migrations qui constituent le seul facteur réellement efficace d'homogénéisation entre populations.

Considérons une espèce dont l'aire de distribution géographique est continue : la composition génétique varie d'une population à l'autre, mais, du fait des migrations, sans discontinuités. Que l'aire vienne à être scindée en plusieurs zones séparées par des obstacles interdisant les migrations, et l'espèce est elle-même scindée en autant de groupes de populations qui ne peuvent que diverger génétiquement les uns des autres. Si la divergence se poursuit suffisamment longtemps, elle doit conduire à l'isolement reproductif, c'est-à-dire à l'état dans lequel les échanges génétiques entre groupes sont impossibles, même si la cohabitation venait à se réaliser : la *spéciation* est achevée.

Selon ce modèle, l'événement qui déclenche la *spéciation* est la scission de l'aire géographique, c'est-à-dire l'apparition sur celle-ci de barrières qui ne sont en aucune façon de nature génétique : on les qualifie de barrières extrinsèques. Au contraire, les barrières d'isolement reproductif qui marquent l'achèvement de la *spéciation* sont dues aux différences génétiques accumulées et peuvent être qualifiées d'intrinsèques.

#### Spéciation par sélection diversifiante.

Des observations de terrain suggèrent que la différenciation d'espèces « sœurs » pourrait dans certains cas se produire en l'absence de barrière extrinsèque. C'est pourquoi on a construit des modèles de *spéciation* « sympathique » comportant la divergence de deux ensembles de lignées sans que cesse la cohabitation entre ces lignées. Une importante famille de tels modèles repose sur l'hétérogénéité du milieu disponible pour l'espèce « mère », d'où l'existence en une même population de

forces sélectives antagonistes : ce type de sélection, dite « disruptive », ou diversifiante, a sans doute souvent pour résultat le simple maintien du polymorphisme dans chaque population, mais il semble qu'elle puisse conduire à la *spéciation* à condition d'être associée à d'autres facteurs comme le choix de l'habitat et/ou le choix du partenaire sexuel [7, 9].

#### Spéciation par variation du mode de reconnaissance du partenaire sexuel.

La formation d'un couple implique l'émission par au moins un des futurs partenaires d'un signal spécifique reconnu par l'autre, et sans doute plus généralement une séquence de signaux alternativement émis et reconnus par les deux partenaires. Il est logique de penser qu'une mutation d'un seul gène peut déterminer le remplacement d'un signal par un autre, non reconnu. Le porteur d'une telle mutation a toutes chances de ne pas se reproduire, sauf s'il existe dans son entourage un individu porteur d'une autre mutation permettant, elle, la reconnaissance de ce signal. L'union de ces deux individus exceptionnels peut alors engendrer une population d'emblée isolée par une barrière intrinsèque. Pourvu qu'elle évite l'élimination dans l'inévitable compétition qui l'oppose à l'espèce dont elle est issue, elle constitue une espèce nouvelle.

Ce modèle a été construit à propos des substances attractives dites phéromones sexuelles émises par les femelles chez certains papillons [10], mais il peut, en théorie du moins, s'appliquer à bien d'autres types de signaux.

**Spéciation par polyploïdie.** La formation par un organisme diploïde d'une proportion faible mais non négligeable de gamètes eux-mêmes diploïdes est probablement un phénomène très répandu. L'union de tels gamètes avec des gamètes normaux ou entre eux crée des zygotes respectivement triploïdes et tétraploïdes. Dans bon nombre de groupes animaux et surtout végétaux, ces zygotes se développent en individus de vigueur normale, aptes à atteindre l'âge de la reproduction. Si les triploïdes sont toujours à peu près complètement stériles (méiose profondément perturbée), les tétraploïdes sont

généralement fertiles et produisent des gamètes diploïdes.

Si au sein d'une population diploïde apparaît un individu tétraploïde capable d'autofécondation ou deux individus sexuellement compatibles, la reproduction peut donner naissance à un groupe de tétraploïdes. Ceux-ci sont d'emblée séparés des diploïdes par une barrière d'isolement reproductif puisque d'éventuels hybrides, triploïdes, seraient stériles. Si les tétraploïdes l'emportent dans la compétition qui les oppose aux diploïdes sur le territoire où ils sont apparus, ou s'ils colonisent un nouveau territoire, ils constituent une espèce nouvelle. Il semble que ce soit Winge qui ait proposé pour la première fois un modèle de ce type [11].

#### Spéciation par remaniement chromosomique.

Certains remaniements chromosomiques équilibrés, pratiquement dépourvus d'effet sur le phénotype, entraînent, lorsqu'ils sont à l'état hétérozygote, une importante réduction de la fertilité. Si un tel remaniement, noté *R*, apparaît chez un individu, celui-ci le transmet à une partie de sa descendance, d'où l'existence au sein de la population, dès la génération suivante, d'un polymorphisme dû à l'alternative *R-S<sub>i</sub>* (*S<sub>i</sub>* symbolise la structure chromosomique « standard »). Si, comme on l'admet généralement, la transmission de cette variabilité est mendélienne, les résultats classiques de la Génétique des populations montrent que la sélection naturelle due à la faible fertilité de l'hétérozygote doit faire disparaître le polymorphisme. Dans une grande population, c'est la plus rare des deux structures chromosomiques qui doit être éliminée, donc inévitablement *R* qui vient d'apparaître par mutation. Dans une petite population, en revanche, l'élimination de *S<sub>i</sub>*, par le jeu de la dérive génétique, n'est pas impossible, et il est concevable que la population devienne homogène pour une garniture chromosomique homozygote *R/R*. Partant de cette population, des migrants peuvent aller contaminer des populations voisines qui à leur tour peuvent « fixer » le remaniement, et ainsi s'étend en tache d'huile sur l'aire de répartition de l'espèce une zone occupée par des homozygo-

tes  $R/R$ . Si cette extension s'arrête, l'aire se trouve découpée de façon stable en deux zones, celle des homozygotes  $S/S$  et celles des homozygotes  $R/R$ , séparées par une bande frontalière dans laquelle les migrations entretiennent un polymorphisme.

Les deux catégories  $S/S$  et  $R/R$  présentent un isolement reproductif partiel, car la faible fertilité des hybrides  $S/R$  freine les échanges génétiques. On peut concevoir des mécanismes venant perfectionner cet isolement, par exemple celui du « renforcement sympatrique » qui sera présenté plus loin. S'il devient complet, les deux catégories sont devenues des espèces distinctes. Telles sont les grandes lignes d'un modèle développé par White sous le nom de *spéciation stasipatrique* [3] ou d'un modèle présenté par de Grouchy *et al.* [12]. Une objection faite à de tels modèles est que la probabilité de fixation de  $R$ , puis d'extension sur l'aire de répartition, est si faible qu'il est impensable que la séquence puisse se dérouler dans sa totalité. Cette objection semble pouvoir être levée en admettant que le remaniement peut avoir eu la « chance » d'apparaître sur un chromosome porteur d'une combinaison génique favorable, d'où une intervention de la sélection naturelle rendant moins improbable la réalisation de la séquence [13], ou encore en supposant que la transmission de l'alternative  $S/R$  n'est pas strictement mendélienne (dans [5]).

### Mécanismes accélérateurs de la spéciation

Parmi les modèles présentés ci-dessus, certains prévoient une *spéciation* quasi instantanée (par exemple la spéciation par polyploïdie), tandis que d'autres font appel à une divergence progressive qui ne peut aboutir à la *spéciation* qu'après un temps probablement très long (*spéciation géographique* notamment). Des mécanismes ont été proposés, susceptibles d'intervenir dans différents modes de spéciation qui ont pour effet d'accélérer la divergence, au moins dans ce qu'elle a de décisif, c'est-à-dire l'acquisition de l'isolement reproductif. Deux d'entre eux sont présentés ici.

**Effets de fondation.** L'extension de l'aire de répartition d'une espèce a lieu par colonisation de territoires favorables, souvent éloignés de la bordure initiale de l'aire. Cette colonisation implique donc une migration inhabituelle d'un groupe d'individus. Ce groupe est le plus souvent constitué d'un très petit nombre d'individus : à la limite, une seule graine d'une plante capable d'autofécondation, une seule femelle fécondée chez des animaux à sexes séparés. Un tel groupe ne porte qu'une fraction de la variabilité génétique présente dans la population dont il est issu. S'il engendre une population qui reste isolée, la différence persiste pendant de nombreuses générations. Ce phénomène a été décrit par Mayr sous le nom de *founder principle* [1] ; on peut aussi parler d'effet de fondation de premier ordre [14].

Quant à la part de variabilité qui subsiste dans la population nouvellement fondée, elle se trouve, par suite du phénomène ci-dessus, placée dans un « environnement génétique » différent de celui qu'elle connaissait à l'origine. Or on sait, d'après de nombreux résultats expérimentaux, que la sélection naturelle ne se limite pas à un ajustement de la composition génotypique aux conditions écologiques, mais comporte une réponse de chaque couple ou série d'allèles participant au polymorphisme à une pression exercée par l'environnement génétique [15] ; chaque couple ou série participant à l'environnement génétique de tous les autres, les forces sélectives agissant sur l'ensemble de la composition génotypique d'une population résultent d'un réseau d'interactions extrêmement complexes et une composition génétique n'est stable qu'après toute une série d'ajustements réciproques des constituants élémentaires de la variabilité. Une population nouvellement fondée par un petit nombre d'individus n'a pratiquement aucune chance d'avoir d'emblée une composition génétique stable. Elle doit donc, quelles que soient par ailleurs les caractéristiques écologiques de son territoire, subir de profonds remaniements provoquant en quelques générations une importante divergence par rapport à la population « mère ». Ce phénomène, dont l'occurrence semble plus particu-

lièrement probable à la périphérie de l'aire de répartition d'une espèce, est susceptible de conduire à un mode particulier, présumé très rapide, de *spéciation géographique*, qualifié par Mayr de *spéciation péripatrique* [4]. Une situation particulièrement favorable à sa réalisation est celle dans laquelle la fondation est suivie d'une croissance démographique explosive [16]. Enfin certaines fluctuations écologiques induisant une chute brutale de l'effectif d'une population, puis son retour à une valeur élevée, doivent avoir un effet similaire, probablement accentué encore par le fait que de telles fluctuations ont toutes chances de perturber la composition floristique et faunistique du peuplement, donc de modifier les pressions sélectives « externes ». Les populations insulaires sont sans doute particulièrement exposées à des événements de ce type ; une île est donc un territoire sur lequel une population a de bonnes chances de diverger rapidement des autres populations de la même espèce (habitant soit d'autres îles soit un continent) et par conséquent de devenir rapidement une espèce nouvelle.

La théorie des effets de fondation a reçu des confirmations expérimentales chez plusieurs espèces de drosophiles. Il a été ainsi montré que la succession de plusieurs cycles fondation-explosion démographique pouvait entraîner le développement, entre la population soumise à ce régime et une population témoin, d'un isolement reproductif partiel, les femelles de la population témoin ayant tendance à refuser l'accouplement avec les mâles de la population « dérivée » (voir Powell dans [5]).

Si les effets de fondation apparaissent comme des composants fondamentaux de certains modes de spéciation géographique (*spéciation péripatrique*, *spéciation insulaire*), leur rôle ne doit pas être exclu dans d'autres modes comme la spéciation par polyploïdie ou la spéciation par remaniement chromosomique : dans ces cas, c'est en effet d'un très petit nombre d'individus que naît une espèce nouvelle.

**Renforcement sympatrique.** Soient deux catégories d'êtres vivants, A et B, vivant sur un même territoire, et

telles qu'aucun obstacle ne s'oppose aux croisements, mais dont ces croisements fournissent des produits de « valeur sélective » inférieure à celle des individus « purs », soit du fait d'une stérilité partielle (par exemple si *A* et *B* diffèrent par un remaniement chromosomique), soit par suite d'une mauvaise adaptation à exploiter les ressources du milieu (*A* spécialisé pour l'exploitation d'un type de ressources, *B* pour un autre type, les hybrides n'exploitant correctement ni l'un ni l'autre). Lors d'une phase de reproduction, certains individus *A* se croisent avec d'autres individus *A* et engendrent des produits « purs *A* » qui, devenus adultes, transmettent sans encombre leurs gènes à la génération suivante ; d'autres au contraire se croisent avec des individus *B* et engendrent des hybrides dont les gènes ont bien moins de chances d'être transmis. Donc, parmi les individus *A*, ceux dont les gènes ont le plus de chances d'être transmis à échéance de deux générations sont ceux qui ont un partenaire *A*. Si l'alternative « partenaire *A*-partenaire *B* » est génétiquement déterminée, les gènes favorisant le croisement  $A \times A$  plutôt que  $A \times B$  sont les mieux transmis et on doit voir se développer au cours des générations successives, dans la catégorie *A*, une tendance de plus en plus marquée au « choix » du partenaire *A*. De même doit se développer dans la catégorie *B* une tendance au choix du partenaire *B*. On conçoit que le processus puisse finalement aboutir à l'isolement reproductif parfait entre les deux catégories : ce sont alors deux espèces distinctes.

Ce mécanisme a donné lieu à de nombreuses discussions théoriques, des simulations expérimentales dont certaines ont fourni des résultats positifs et des observations de terrain qui ne sont pas toujours conformes aux prédictions du modèle [2, 17, 18]. Il faut toutefois interpréter avec prudence les résultats négatifs relatifs au choix du partenaire car l'isolement peut être le résultat indirect du comportement de choix de l'habitat, du mode d'exploration du territoire, ou plus généralement de tout accroissement de la spécialisation écologique des deux catégories en présence.

### Exemples et commentaires

On trouve dans le règne animal de très nombreux exemples de situations actuelles qu'on interprète aisément en admettant qu'elles résultent de la mise en jeu de la spéciation géographique, parvenue ou non à son terme. Très frappant est le cas des drosophiles des îles Hawaii. Cet archipel héberge plusieurs centaines d'espèces du genre *Drosophila* dérivant à l'évidence d'un très petit nombre d'espèces ancestrales, sans doute une seule. Le transport accidentel (par le vent) de drosophiles d'une île à l'autre crée les conditions favorables à la réitération de la spéciation avec effets de fondation et éventuellement renforcements sympatriques (à la faveur de retours sur l'île de départ ou de colonisation d'une même île par plusieurs vagues successives), d'où la différenciation d'espèces morphologiquement et écologiquement très dissemblables [19]. Le même scénario s'applique aux fameux « pinsons » des îles Galápagos [20]. Dans ces cas, la divergence entre les espèces était en outre favorisée par la jeunesse de l'archipel lui-même (quelques millions d'années), des ressources variées étant disponibles lors de la colonisation de chaque île, d'où la multiplicité des « niches écologiques vides » [14]. Des exemples similaires existent chez les végétaux, par exemple la remarquable diversification du genre *Bidens* aux îles Hawaii [5].

Sans doute moins spectaculaires, mais tout aussi démonstratifs sont les cas dans lesquels la spéciation géographique résulte d'une fragmentation d'une aire de répartition à la suite d'une variation de climat. Ainsi, l'existence chez le criquet européen *Chortippus parallelus* de deux « sous-espèces » distribuées l'une dans la péninsule ibérique et l'autre sur une large fraction de l'Europe au nord des Pyrénées s'explique bien en admettant que le territoire occupé à l'aire tertiaire par la forme ancestrale commune a été scindé par les glaciations quaternaires en un refuge ibérique et un refuge septentrional séparés par les Pyrénées alors couvertes de glaces. Après une longue période de divergence entre les deux groupes de populations, le retrait des

glaciers a permis aux deux sous-espèces sœurs de reconquérir les territoires perdus, l'une vers le nord, l'autre vers le sud, de sorte qu'elles entrent en contact en quelques cols pyrénéens où se sont constituées des « zones hybrides » apparemment stables, malgré un isolement reproductif presque total dû à des différences dans les modalités du rapprochement sexuel et à la stérilité des mâles hybrides [18]. Dans ce cas la spéciation n'a pas atteint son terme, alors qu'on aurait pu croire la situation particulièrement favorable à la mise en jeu, dans la zone de contact, du renforcement sympatrique.

Un autre modèle particulièrement bien étayé par les observations est celui de la spéciation par polyploïdie. La répétition du processus fait que bon nombre de genres de végétaux supérieurs sont constitués de « séries polyploïdes », c'est-à-dire d'espèces dont les nombres de chromosomes, en phase haploïde du cycle de reproduction, sont des multiples entiers d'un « nombre de base » : par exemple, dans le genre *Festuca* (Graminées), 7, 14, 21, 28, 35, etc. On peut estimer que les trois-quarts des espèces actuelles d'angiospermes sont polyploïdes [21]. Le succès de ce mode de spéciation est cependant très inégalement réparti entre les différents groupes, puisqu'il est par exemple très rare chez les végétaux gymnospermes et dans l'ensemble des métazoaires [3]. Il faut en outre noter que polyploïdie n'est pas exactement synonyme de spéciation. Par exemple, chez la graminée *Dactylis glomerata*, il existe des échanges génétiques non négligeables entre la forme diploïde et la forme tétraploïde [22]. Quant à l'acquisition de la polyploïdie chez une forme à reproduction strictement parthénogénétique, elle ne constitue pas une spéciation à proprement parler [23].

Il est moins aisé d'illustrer les autres modèles par des exemples indiscutables. Constater que les aires de répartition de deux espèces se recouvrent très largement ne constitue pas un argument très fort en faveur d'un mode de spéciation autre que géographique, le recouvrement pouvant fort bien résulter de déplacements postérieurs à la spéciation elle-même. Constater que deux espèces diffèrent par un ou plu-

sieurs remaniements chromosomiques ne prouve nullement que ce ou ces remaniements sont à l'origine de la *spéciation* : la différence peut fort bien faire partie de la divergence accumulée, soit au cours de la *spéciation* géographique, soit postérieurement à une *spéciation*, et il en va de même pour une différence portant sur les modalités de reconnaissance du partenaire sexuel. La séparation des deux formes très proches de musaraignes *Sorex araneus* et *S. coronatus* peut être interprétée soit par un mode géographique, soit par un mode chromosomique de *spéciation*, et la variation caryotypique considérable observée au sein de l'entité *S. araneus* n'est pas liée de façon évidente à des phénomènes de *spéciation* [24, 25]. En revanche, l'existence de nombreux groupes de populations de souris, notamment en Italie, dont le caryotype diffère du caryotype « standard » par un nombre plus ou moins grand de fusions centriques (jusqu'à neuf) pourrait correspondre à l'individualisation d'entités aptes à devenir des espèces nouvelles conformément au modèle de la *spéciation* stasipatrique, puisque certaines formes semblent présenter un isolement reproductif complet vis-à-vis de la forme standard [26] ; chose curieuse, la souris domestique semble prédisposée à engendrer des espèces « filles » de cette manière, car les fusions centriques sont chez elles des remaniements particulièrement fréquents pour une raison qui reste passablement obscure [27]. On rencontre des difficultés du même ordre pour détecter des exemples convaincants de *spéciation* par variation du mode de reconnaissance du partenaire sexuel. Ainsi chez les insectes xylophages du genre *Ips*, cette variation semble postérieure à la *spéciation* elle-même [28]. Sans doute plus convaincants sont les cas de quelques protozoaires ciliés. On a par exemple décrit au sein du complexe *Paramecium caudatum* deux espèces qui ne diffèrent guère que par les trois couples d'allèles spécifiant les substances de surface impliquées dans la formation du couple [29] ; de même, dans le genre *Euplotes*, des espèces très similaires ne diffèrent que par l'inaptitude à l'appariement dans les conditions ordinaires [30].

Présentons pour terminer un exemple

de *spéciation* par changement d'hôte, mécanisme qui peut être considéré comme une variante de la *spéciation* par sélection diversifiante. A la suite de l'introduction du pommier en Amérique du nord, une mouche parasite d'une aubépine a engendré une population inféodée au pommier qui a très rapidement divergé de la forme d'origine, de telle sorte qu'elle en est séparée, quelque 100 à 150 générations après le début du processus, par un isolement reproductif complet [31-34]. L'événement initial est sans doute la colonisation du nouvel hôte par un très petit nombre d'individus (d'où un effet de fondation probable) donnant naissance à une population soumise à une sélection naturelle dans le sens d'une adaptation au pommier, différente de l'adaptation à l'aubépine. Il n'est pas interdit de penser que le renforcement sympatrique a contribué à la rapidité de la divergence. Cet exemple est remarquable car il est bien documenté, mais il est relativement isolé et il n'est guère possible de savoir si la naissance d'une espèce nouvelle par changement d'hôte, ou plus généralement par acquisition d'une niche écologique nouvelle, sans l'aide d'une barrière extrinsèque, est un phénomène évolutif très répandu ou non. Il y a du reste bien d'autres inconnues dans le domaine des mécanismes de la *spéciation*, notamment en ce qui concerne le rôle d'événements « moléculaires » de découvertes relativement récente : transposition, transferts « horizontaux » de matériel génétique, variations portant sur l'ADN non codant, etc. Une collaboration entre biologistes « naturalistes » et « moléculaires » devrait permettre d'importants progrès dans un avenir proche ■

## Summary

### Mechanisms of speciation

Speciation is the evolutionary process by which a single species is fragmented into two separate species by means of creation of some kind of reproductive barrier. Since the sequence of elementary events resulting in speciation is not expected to be fully observable in natural conditions, our knowledge about speciation is largely derived from theoretical models. Four of them are presented : speciation by geographic isolation (also referred to as allopatric speciation), speciation by diversifying (or disruptive) selection, speciation by polyploidy, speciation by chromosomal rearrangement. Founder effects and sympatric reinforcement are introduced as mechanisms presumably able to shorten the duration of at least some modes of speciation. These concepts are exemplified and briefly discussed on the basis of some experimental and observational data.

## Références

1. Mayr E. Systematics and the origin of species. New York : Columbia University Press, 1942.
2. Otte D, Endler JA. Speciation and its consequences. Sunderland, Mas : Sinauer, 1989.
3. White MJD. Modes of speciation. San Francisco : Freeman, 1978.
4. Barigozzi C. Mechanisms of speciation. New York : Alan Liss, 1982.
5. Giddings LV, Kaneshiro KY, Anderson WW. Genetics, speciation and the founder principle. Oxford : Oxford University Press, 1989.
6. Mayr E. Animal species and evolution. Cambridge, Mas : Harvard University Press, 1963.
7. Maynard-Smith J. Sympatric speciation. *Am Nat* 1966 ; 100 : 637-50.
8. Dickinson H, Antonovics J. Theoretical considerations of sympatric divergence. *Am Nat* 1973 ; 107 : 256-74.

**Références (suite)**

9. Lamotte M, Générmont J. Variation intraspécifique ou plurispécificité, deux stratégies de réponse à l'hétérogénéité du milieu. In : Chaline J, éd. *Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique*. Paris : CNRS, 1983 : 295-301.
10. Roelofs WL, Comeau A. Sex pheromone specificity : taxonomic and evolutionary aspects in Lepidoptera. *Science* 1969 ; 165 : 398-400.
11. Winge O. The chromosomes. Their number and general importance. *CR Trav Lab Carlsberg* 1917 ; 13 : 131-275.
12. Grouchy J de, Turleau C, Roubin M, Klein M. Évolutions caryotypiques de l'Homme et du Chimpanzé : étude comparative des topographies de bandes après dénaturation ménagée. *Ann Genet* 1972 ; 15 : 79-84.
13. Générmont J. Aspects chromosomiques de l'évolution. In : Bons J, éd. *Aspects modernes des recherches sur l'évolution*, vol. 2. Montpellier : EPHE, 1979 : 29-52.
14. Générmont J, Lamotte M. Place et rôle de l'adaptation dans l'évolution des organismes. *Boll Zool* 1986 ; 53 : 215-37.
15. Teissier G. Variation de la fréquence du gène ebony dans une population stationnaire de drosophiles. *CR Acad Sci Paris* 1947 ; 224 : 1788-9.
16. Carson HL. The population flush and its genetic consequences. In : Lewontin RC, ed. *Population biology and evolution*. Syracuse, NY : Syracuse University Press, 1968 : 123-37.
17. Petit C. Rôle et limite du renforcement dans l'établissement de l'isolement sexuel chez *Drosophila melanogaster*. In : Chaline J, éd. *Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique*. Paris : CNRS, 1983 : 311-7.
18. Ritchie RG, Butlin RK, Hewitt GM. Assortative mating across a hybrid zone in *Chortippus parallelus* (Orthoptera : Acrididae). *J Evol Biol* 1989 ; 2 : 339-52.
19. Carson HL, Yoon JS. Genetics and evolution of Hawaiian *Drosophila*. In : Ashburner M, Carson HL, Thomson JN, eds. *The genetics and biology of drosophila*, vol. 3b. New York : Academic Press, 1982 : 298-343.
20. Grant PR. Speciation and the adaptive radiation of Darwin finches. *Am Scientist* 1981 ; 69 : 653-63.
21. Lewis W. *Polyploidy : biological relevance*. New York : Plenum Press, 1980.
22. Lumaret R, Barrientos E. Phylogenetic relationship and gene flow between sympatric diploid and tetraploid plants of *Dactylis glomerata* (Graminae). *Plant Syst Evol* 1990 ; 169 : 81-96.
23. Générmont J. Les animaux à reproduction uniparentale. In : Bocquet C, Générmont J, Lamotte M, eds. *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*, vol. 3. Paris : Société Zoologique de France, 1980 : 287-320.
24. Neet CR, Hausser J. Chromosomal rearrangements, speciation and reproductive isolation : the example of two karyotypic species of the genus *Sorex*. *J Evol Biol* 1989 ; 2 : 373-8.
25. Bengtsson BO, Frykman I. Karyotype evolution : evidence from the common shrew (*Sorex araneus* L.). *J Evol Biol* 1990 ; 3 : 85-102.
26. Corti M, Capanna E, Estabrook GF. Microevolutionary sequences in house mouse chromosomal speciation. *Syst Zool* 1986 ; 35 : 163-75.
27. Redi CA, Garagna S, Capanna E. Nature's experiment with *in situ* hybridization ? A hypothesis for the mechanism of Rb fusion. *J Evol Biol* 1990 ; 3 : 133-7.
28. Cane JH, Wood DL, Fox JW. Ancestral semiochemical attraction persists for adjoining populations of sibling *Ips* bark beetles (Coleoptera Scolytidae). *J Chem Ecol* 1990 ; 16 : 993-1014.
29. Tsukii Y, Hiwatashi K. Genes controlling mating-type specificity in *Paramecium caudatum* : three loci revealed by intersynthetic crosses. *Genetics* 1983 ; 104 : 41-62.
30. Générmont J, Machelon V, Demar C. The « vannus » group of genus *Euplotes*. Sibling species and related forms ; evolutionary significance and taxonomical implications. *Atti Soc Tosc Sc Nat Mem Ser B* 1985 ; 92 : 53-65.
31. Bush GL. Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of the genus *Rhagoletis*. *Evolution* 1969 ; 23 : 237-51.
32. Smith DC. Heritable divergence of *Rhagoletis pomonella* host races by seasonal asynchrony. *Nature* 1988 ; 336 : 66-7.
33. Feder JL, Chilcote CA, Bush GL. The geographic pattern of genetic differentiation between host associated populations of *Rhagoletis pomonella* (Diptera : Tephritidae) in the eastern USA and Canada. *Evolution* 1990 ; 44 : 570-4.
34. Feder JL, Chilcote CA, Bush GL. Regional, local and microgeographic allele frequency variation between apple and hawthorn populations of *Rhagoletis pomonella* in western Michigan (USA). *Evolution* 1990 ; 44 : 595-608.

## INFORMATIONS SFG

### Réunions en France

- **13<sup>e</sup> Réunion de Biologie et Génétique des Populations**

Lille 18, 19 et 20 septembre 1991

Renseignements et inscriptions : Laboratoire de Génétique et Évolution des Populations Végétales, USTL, bâtiment SN2, 59655 Villeneuve-d'Ascq Cedex, France.

- **Colloque international en hommages à Jean Pernes :**

« Complexes d'espèces, flux de gènes et ressources génétiques des plantes ».

Paris 8-10 janvier 1992

Renseignements et inscriptions : Bureau des Ressources Génétiques, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05. Tél. : (1) 47.07.15.75, Fax : (1) 45.35.70.15.

- **Évolution des Organismes Microscopiques**

Séance spécialisée Société Géologique de France conjointement avec Société Zoologique de France et Groupement des Protistologues de Langue Française.

Paris 21-22 septembre 1992

Renseignements : M. Moullade, Cnrs GDR 88, Université de Nice, Parc Valrose, 06034 Nice Cedex. Tél. : (1) 93.52.99.40, Fax : (16) 93.52.99.19.

# INFORMATIONS SF<sub>G</sub>

## Réunions à l'étranger

### • FASEB Summer Research Conferences :

- Transgenic animals : June 30-July 5 1991.
- Cellular and Molecular Genetics : July 7-12 1991.
- Positive control of transcription initiation in prokaryotes : July 14-19 1991.
- Molecular mechanisms of carcinogenesis : July 21-26 1991.
- Genetic recombination and genome rearrangements : July 28-August 2 1991.

*Information* : FASEB Summer Conferences, 9650 Rockville Pike, Bethesda MD 20814, USA. Tél. : (19) 1.301.530.7099 - Fax : (19) 1.301.530.7014.

### • A computer course of human genetic linkage and related topics

**Hotel Capocaccia (Alghero), Sardinia, Italy : September 1-7 1991**

*General information* : The course is offered by the Porto Conte Research and Training Laboratories (PCRTL) with the support of the Italian National Research Council and in cooperation with : (1) Imperial Cancer Research Fund, Human Genetic Resources Unit ; (2) University of Cambridge, Addenbrocke's Hospital, Department of Medicine ; (3) MRC Human Biochemical Genetics Unit ; (4) University of Cambridge Department of Genetics.

The total number of applicants admitted to the course is 20 (10 Italians and 10 from foreign countries). Interested parties should telefax their CV to the PCRTL European Secretariat c/o Imperial Cancer Research Fund Laboratory, London WC2 - Fax (44) 71.269.3479 - Tél. : (44) 71.269.3053.

Module 1 - Introduction and data management techniques. Module 2 - Data Visualisation Methods and Tools. Module 3 - Two-Point linkage analysis. Module 4 - Mapbuilding with MAPMAKER. Module 5 - An exploration of CRIMAP. Module 6 - Pinpointing the disease gene. Module 7 - Linkage analyst's toolkit. Module 8 - Mapbuilding competition. Module 9 - Markers and Sequences. Module 10 - open session.

### • Keystone Symposia on Molecular and Cellular Biology (1992)

— Molecular mechanisms in DNA replication and recombination

Taos, New Mexico (USA) : January 25-February 1, 1992.

*Organizers* : H. Echols and A.M. Skalka

— Fundamental mechanisms of transcription

Copper Mountain, Colorado (USA) : March 28-April 4, 1992.

*Organizers* : J. and R. Conaway, M. Dahmus and R. Schleif

— Gene transfer, replacement and augmentation

Copper Mountain, Colorado (USA) : April 3-9, 1992.

*Organizers* : I.M. Verma, F.H. Gage and R.C. Mulligan

*Information* : Keystone Symposia, PO Box 2156, Dillon CO 80435, USA.

## SOCIÉTÉ FRANÇAISE DE GÉNÉTIQUE

### DEMANDE D'ADHÉSION

Cette demande est à adresser au secrétaire général, R. Motta, Institut de recherche scientifique sur le cancer, laboratoire de recherches génétiques sur les modèles animaux, 7, rue Guy-Moquet, 94802 Villejuif Cedex. (Conformément aux statuts, elle sera soumise à l'approbation du bureau dans sa prochaine séance.)

NOM (Madame, Mademoiselle, Monsieur) : .....

PRÉNOM .....

DATE DE NAISSANCE : ..... NATIONALITÉ : .....

FONCTION ET GRADE : ..... ORGANISME DE RATTACHEMENT : .....

TITRES ET DIPLÔMES .....

ADRESSE PERSONNELLE\* (adresse, téléphone) : .....

ADRESSE PROFESSIONNELLE\* (centre ou université, laboratoire. Adresse, téléphone, Fax) : .....

DATE :

SIGNATURE :

Montant de la cotisation 1991 : 220 F (110 F pour les étudiants — joindre photocopie de la carte d'étudiant) par chèque libellé à l'ordre de la SOCIÉTÉ FRANÇAISE DE GÉNÉTIQUE.

\* Marquer d'une croix celle où doit être adressé le courrier.