

Espèce et spéciation

I-Qu'est-ce qu'une espèce ?

Une espèce est une population ou un groupe de populations dont les membres peuvent se reproduire les uns avec les autres dans la nature et engendrer une descendance viable et féconde.

⇒ Principaux critères/concepts :

Phénétique → Phenos : apparence ⇒ similitudes (génétiques et phénotypiques)

→ de ce critères, les organismes sont regroupés sur la base de leurs ressemblances

→ définition d'espèces

→ MAIS à quel niveau de ressemblance s'arrêter ?

Biologique : Isolement reproductif

→ incapacité d'échange de gènes / de reproduction avec d'autres espèces

⇒ Phylogénétique : lignée de descendants d'un ancêtre commun

Les organismes étaient autrefois regroupés au sein d'un même groupe d'espèce selon leurs apparences. L'avancement de ces critères n'est pas complètement satisfaisant. La difficulté est qu'une espèce évolue, il y a une dynamique du vivant.

Aujourd'hui nous les classons par isolement reproductif. Certains traits vont être hérités au cours du temps et des descendance.

Il y a plusieurs façons de définir les espèces :

- Groupe dans lequel tous les individus se ressemblent
- Basé sur leur isolement reproductif

La classification des espèces a été faite tout d'abord par l'approche phénétique avec la nomenclature binomiale de Linné (Carl Von Linné, 1735) ⇒ Genre + espèce

Limites :

- Niveau de similitude, à quel niveau peut-on dire que des individus qui se ressemblent sont de la même espèce ?
- Vision typologique de l'espèce.
→ Une espèce = un Type.

C'est quelque chose de statique malgré le fait que la description de l'espèce est basée sur des spécimens, or les espèces connaissent des évolutions et des individus peuvent être très différents au sein d'une même espèce.

⇒ Ici on néglige la variabilité intra-spécifique

- Synonymie importante : problème de nom car il y a trop d'espèces.

- La dénomination des espèces dans la classification relève de la taxonomie, on est dans la systématique.
- ⇒ désormais une classification est obligatoirement naturelle : être vivant, reflète l'histoire évolutive

Le concept biologique de l'espèce :

- John Ray au 17ème siècle a déjà défini une espèce par « un ensemble d'individus qui engendrent par reproduction des individus semblables à eux-mêmes ».
- Ernest Mayr (1904-2004) est le père du concept biologique de l'espèce. Selon lui, « Les espèces sont des groupes de populations génétiquement isolées par des barrières d'isolement reproductif prézygotiques ou post-zygotiques qui limite la formation des hybrides ».

Les barrières peuvent être prézygotiques ou post-zygotiques, selon si elles contribuent à l'isolement reproductif avant ou après la fécondation.

Les barrières pré-zygomatiques empêchent la formation du zygote, en empêchant

- l'accouplement : isolement reproductif
- la fécondation si l'accouplement a eu lieu : modification des structures reproductives

Les barrières post-zygomatiques empêchent un zygote hybride de devenir un adulte viable et fécond : stérilisation des hybrides.

On est donc passé d'une approche très descriptive à une approche très mécanique qui repose sur deux disciplines : la génétique et la biologie des populations/écologie.

Les deux principaux modes de spéciations sont :

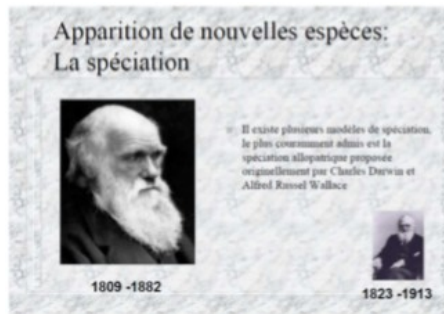
- Allopatrique = territoires différents
 - séparation spatiale qui amène à un isolement/divergence
- Sympatrique = même territoire
 - isolement reproductif dans la même population (en général du à l'accident génétique (sur une ou deux générations))

II-Concept biologique et mécanismes d'isolement

A-Spéciation allopatrique

Dans la spéciation allopatrique, le flux génétique est réduit ou interrompu lorsqu'une population se divise en sous-populations isolées géographiquement.

- ⇒ Isolement géographique (naturellement par migration ou introduction accidentelle/délibérée)
 - divergence génétique (mutations, dérive) et adaptation à des conditions locales différentes (sélection)



⇒ Suite à la colonisation de milieux isolés et contrastés, il y a possibilité de formation de nouvelles espèces et de spéciation telle que décrite par Darwin qui fait essentiellement intervenir le processus de sélection naturelle et d'adaptation.

Exemple : pinson des Galápagos

→ se sont diversifiés à partir d'une lignée ancestrale, à travers un processus de spéciation / de divergence, représenté par une dichotomie (séparation d'une espèce en plusieurs (une branche en plusieurs))

→ Spéciation ⇒ Dichotomie de l'histoire évolutive (arbre de la vie)

- Divergence continent - île
 - spéciation allopatrique
- Divergences successives sur l'archipel : « radiation » (adaptative)
 - spéciations allopatriques insulaires

Processus de diversification = Radiation (qui dans ce cas là est adaptative).

⇒ Radiation : succession d'évènements de spéciation sur une courte échelle de temps
La divergence est le résultat de la spéciation mais également de l'adaptation aux conditions locales.

Sur les différentes îles, on a des conditions locales différentes (végétation, ...) :

- ⇒ sélection de différentes formes de bec
- ⇒ évolution du chant (signaux pour les accouplements)
- ⇒ isolement reproductif

La sélection agit d'abord sur le phénotype

→ 14 espèces sont apparues durant ces 2-3 derniers millions d'années sur l'archipel des Galápagos et les îles Cocos



Quel est le contrôle génétique de la forme du bec ?

→ Avant les années 2000, en utilisant des outils moléculaires qui permettent d'analyser l'expression des gènes sur l'ensemble du génome (puces à ADN), il y avait des études de transcriptomes. Les gènes sont exprimés de manières différentes. Dans

le cas des pinçons de Galapagos, il y a pas de différences au niveau de leurs séquences nucléotidiques mais au niveau de leurs expressions.

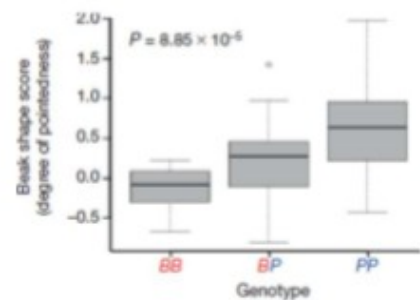
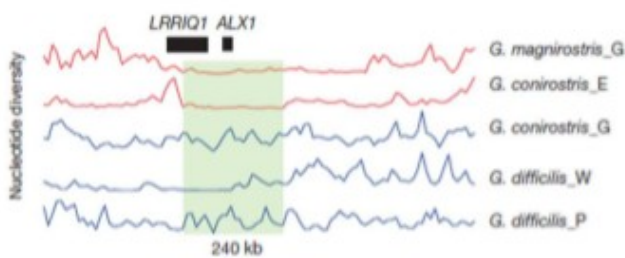
→ Aujourd'hui, on extrait l'ARNm et on le séquence pour avoir la séquence des gènes exprimés : comparaison des transcriptomes (ensemble des transcrits → ARNm) entre espèces différentes avec notamment des individus présentant des becs arrondis et d'autres présentant des becs fins, effilés

Expression des gènes :

- Le gène *Bmp4* : Facteur contrôlant le développement du bec :
 - Surexpression du gène ⇒ élargissement du bec
 - Sous-expression ⇒ amincissement du bec
- Le gène *CaM* (Calmoduline) : contrôle la morphologie du bec :
 - Surexpression ⇒ bec fin

Remarque : pas de différences de séquences nucléotidiques de ces gènes entre espèces de pinsons

Séquençage du génome des pinsons (Lamichaney Nature, 2015)



Le gène *ALX1* détermine la forme du bec : c'est un facteur de transcription affectant le développement cranio-facial

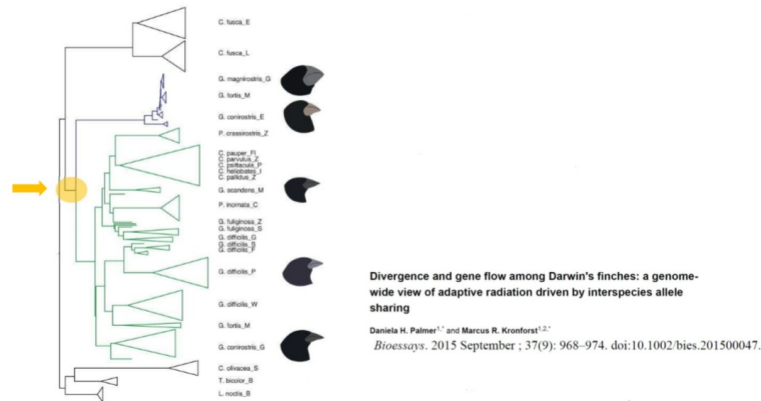
Ce graphique (gauche) présente la diversité des nucléotides enregistrés au niveau d'une séquence particulière chez 5 espèces (ou variantes insulaires). Cette séquence comprend le gène *ALX1*. Ce gène est un excellent candidat car il code pour une protéine possédant un homéodomaine qui joue un rôle crucial, notamment dans la migration de cellules de la crête neurale ; il est fondamental dans le développement du bec. Une région de 240kb comprenant le gène s'est révélée être particulièrement constante chez deux espèces : *G.magnirostris_G* et *G.conirostris_E*, ces deux espèces ayant le bec émoussé. Le graphique de droite montre que tous les individus (sauf un hétérozygote) possédant cette catégorie de bec étaient homozygotes pour un haplotype d'*ALX1* nommé B (pour «blunt»). De façon intéressante, le gène est polymorphe chez *G.fortis*.

Des observations de terrain ont montré que c'est chez cette espèce que l'on trouve la plus grande diversité de formes.

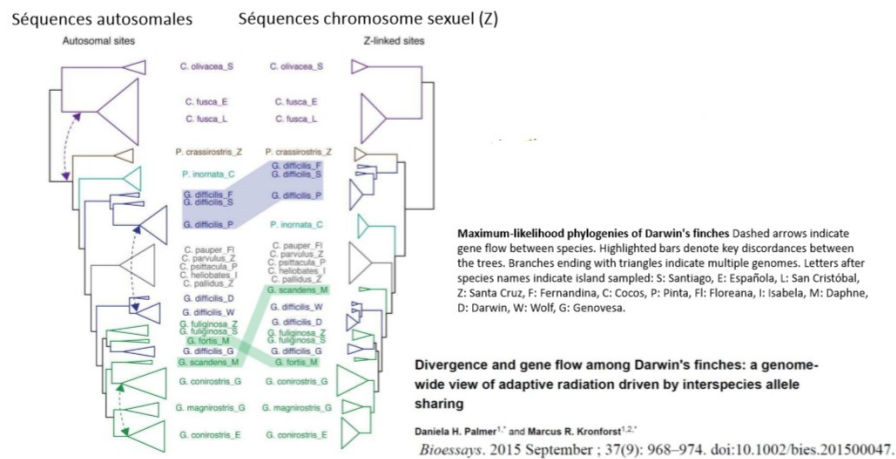
⇒ La sélection cible le génome à travers le génotype

Phylogénie du gène ALX1

⇒ Divergence ancienne entre becs arrondis et becs pointus



⇒ L'histoire continue : hybridations et introgressions...



B-Spéciation sympatrique

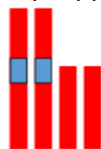
La spéciation sympatrique se produit dans le cas de populations vivants dans une même zone géographique.

Une nouvelle espèce peut naître d'un accident aléatoire durant la division cellulaire qui produit une paire de chromosomes en surnombre, un état appelé polyploïdie. Une espèce polyploïde possède deux lots de chromosomes homologues.

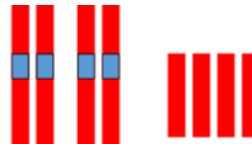
Duplication du génome : polyploïdie



Haploïde
 $x = 2$



Diploïde
 $2n = 2x = 4$



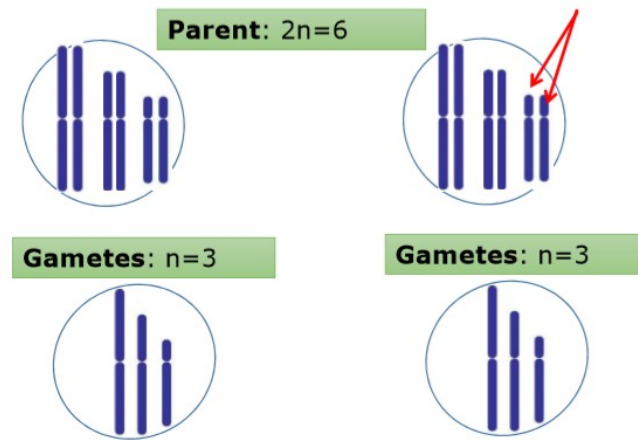
tétraploïde
 $2n = 4x = 8$

x = nombre haploïde de base

La polyploïdie est plus fréquente chez les plantes mais

présent aussi chez les animaux.

Une espèce diploïde possède deux lots de chromosomes homologues

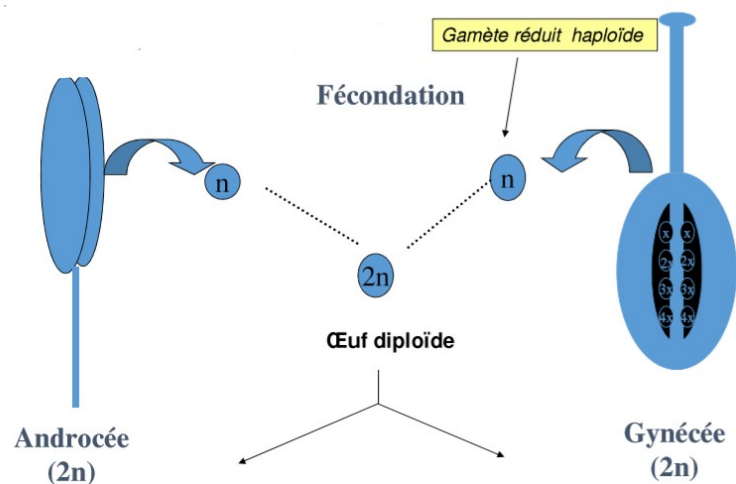


Les gamètes sont haploïdes :

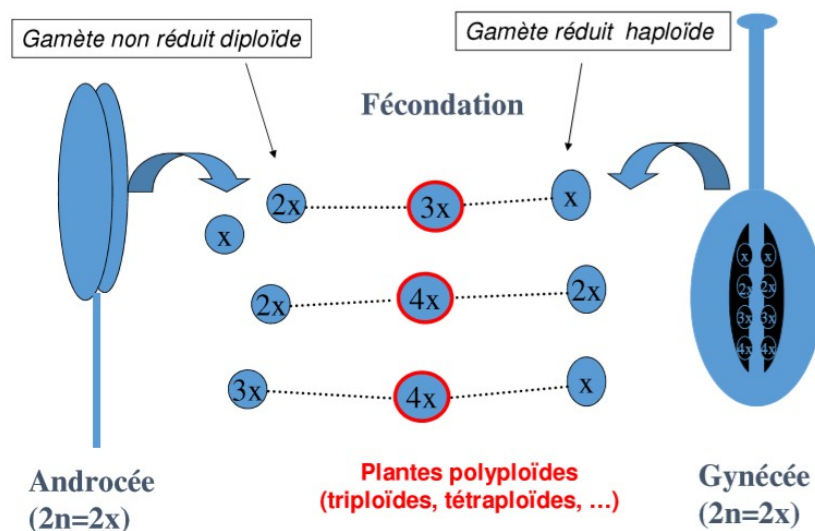
- un seul exemplaire de chaque chromosome
- ici, le nombre gamétique (n) est haploïde

Hérédité des diploïdes : gamètes réduits

Au cours de la reproduction sexuée la méiose maintient généralement la stabilité du nombre chromosomique dans l'espèce.

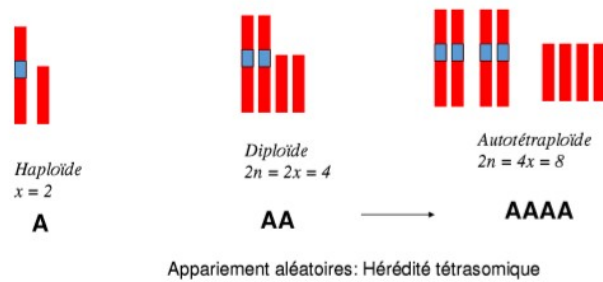


Formation des polyploïdes : gamètes non réduits



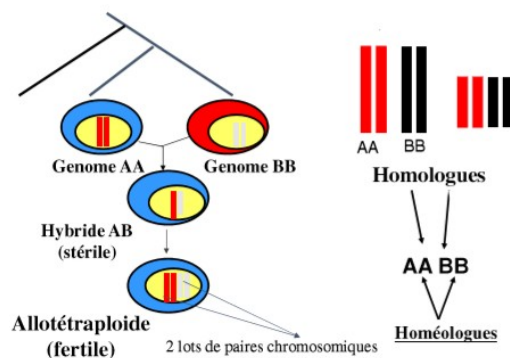
On distingue deux grandes catégories de polyploïdes :

- Autopolyploïdie = duplication du génome au sein de la même espèce
→ Autopolyploïdes récents : Plusieurs copies homologues / locus



- Un organisme tétraploïde peut engendrer une descendance tétraploïde fertile par autopollinisation ou par accouplement avec un autre tétraploïde.
- Si un tétraploïde croise un diploïde → triploïde stérile.

- Allopolyploïdie = duplication d'un génome hybride
 - ⇒ croisement entre deux espèces différentes
 - ⇒ stérilité car les chromosomes des deux jeux dont ils sont hérité sont incapables de s'apparier pendant la méiose
 - ⇒ dans les générations suivantes, divers mécanismes transforment des hybrides stériles en hybrides fertiles appelés allopolyploïdes
 - ⇒ duplication d'un génome hybride fertile
 - ⇒ contiennent 2 chromosomes A et 2 chromosomes B donc A s'apparie avec A et B s'apparie avec B
 - méiose régulière
 - production de 2 gamètes homéologues (A homologues et B homologues)



- ⇒ Le polyploïde est isolé génétiquement de ses parents diploïdes (dans le cas d'un croisement avec les parents, la descendance est stérile)
 - ⇒ isolement post-zygotique entre le tétraploïde et son parent
 - ⇒ représente un mécanisme de spéciation (concept biologique)
 - mode de spéciation prédominant chez les plantes

La polyploïdie est récurrente chez les plantes, c'est à dire que nous avons autour de nous aujourd'hui, des polyploïdes récents (néopolyploïdes) mais également des polyploïdes qui descendent de paléopolyploïdes, ou de mésopolyploïdes.

Spéciation polyploïde récurrente chez les plantes (paléopolyploïdie)

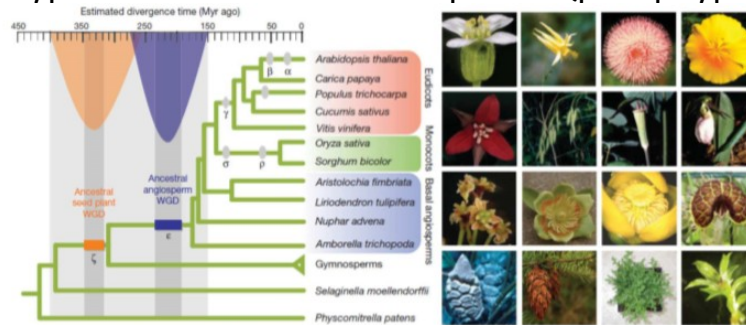


Figure 3 | Ancestral polyploidy events in seed plants and angiosperms. Two ancestral duplications identified by integration of phylogenomic evidence and molecular time clock for land plant evolution. Ovals indicate the generally accepted genome duplications identified in sequenced genomes (see text). The diamond refers to the triplication event probably shared by all core eudicots. Horizontal bars denote confidence regions for ancestral seed plant WGD and ancestral angiosperm WGD, and are drawn to reflect upper and lower bounds of mean estimates from Fig. 2 (more orthogroups) and Supplementary Fig. 5 (more taxa). The photographs provide examples of the reproductive diversity of eudicots (top row, left to right: *Arabidopsis thaliana*, *Apuleia chrysantha*, *Crotalaria pumila*, *Eschscholzia californica*), monocots (second row, left to right: *Trillium erectum*, *Bromus kalmii*, *Arisaema triphyllum*, *Cyperus pedunculatus*), basal angiosperms (third row, left to right: *Amorpha fruticosa*, *Liriodendron tulipifera*, *Nuphar advena*, *Aristolochia fimbriata*), gymnosperms (fourth row, first and second from left: *Zamia vaxquezii*, *Pseudotsuga menziesii*) and the outgroups *Selaginella moellendorffii* (vegetative; fourth row, third from left) and *Physcomitrella patens* (fourth row, right). See Supplementary Table 4 for photo credits.

Jiao et al. Nature (2011)

Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms

→ on en a déduit que le génome d'*Arabidopsis thaliana* s'avère être dupliqué au moins deux fois, c'est donc un paléopolyploïdes, et plus précisément un hexaploïde (x6)

En 2000, on a détecté deux évènements de paléoploïdisation.

Dans tous les génomes de plantes séquencés à ce jour, on a détecté des évènements de paléoduplication plus ou moins anciens. Certaines lignées font plus de polyploïdie que d'autres.

La polyploïdie représente un processus majeur de diversification chez les plantes.

La polyploïdie a un intérêt :

Exemple de la spartina :



→ Genre spartina (Poacée) = grand nombre d'espèces américaines (Genre x Espèce = espèces d'origine hybride).

→ *Spartina anglica* n'est pas monophylétique car elle a deux ancêtre communs différents.

SPARTINES AMERICAINES

	2n
<i>Spartina ciliata</i>	?
<i>Spartina argentinensis</i>	40
<i>Spartina longispica</i>	?
<i>Spartina bakeri</i>	40
<i>Spartina x caespitosa</i>	?
<i>Spartina cynosuroides</i>	40
<i>Spartina densiflora</i>	?
<i>Spartina gracilis</i>	40
<i>Spartina patens</i>	40
<i>Spartina pectinata</i>	40
<i>Spartina arundinacea</i>	40
<i>Spartina foliosa</i>	60
<i>Spartina alterniflora</i>	62



SPARTINES EUROPEENNES



<i>Spartina maritima</i>	60
<i>Spartina x neyrautii</i>	62
<i>Spartina x townsendii</i>	62
<i>Spartina anglica</i>	124

Distinguer :

- n : nombre de chromosomes gamétiques
- x : nombre de chromosomes de bases (haploïdes)

Ancêtre des spartines : $2n = 20$, diploïde $x2$

Chez les spartines :

- *Spartina pectinata* $2n = 40 = 4x \Rightarrow$ tétraploïdes
- *Spartina alterniflora* $2n = 60 = 6x \Rightarrow$ hexaploïdes
- *Spartina anglica* $2n = 120 = 12x \Rightarrow$ dodecaploïdes

Chez les spartines le nombre de base (haploïde) est $x = 10$

Ces différentes espèces forment une série polyploïde