



BIOLOGIE ÉVOLUTIVE

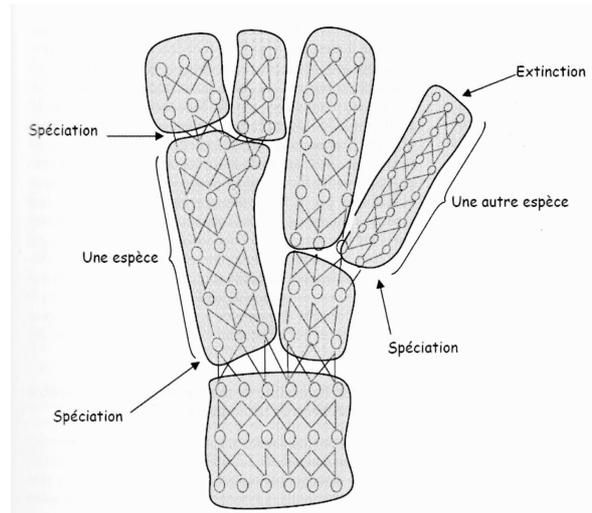
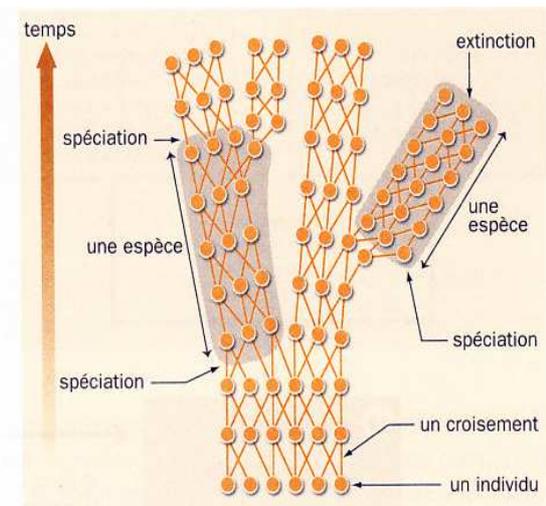


LA SPÉCIATION

L'espèce est l'unité de base de la biodiversité

Le vivant est composé d'espèces qui se créent et s'éteignent. Il n'est pas stable.. L'espèce est définie dans la durée.

Définition de l'espèce : « Une espèce est l'ensemble des individus qui se reconnaissent comme partenaires sexuels et produisent une descendance fertile, depuis un point de rupture du flux généalogique jus qu'au suivant ».



Figures 1 : schémas d'une partition en espèces

Les critères utilisés en taxinomie

Critères phénétiques ou morpho physiologiques

Ces critères pour reconnaître des espèces sont basés sur la ressemblance de caractères héréditaires et les variations entre individus ne doivent pas être sensibles aux conditions environnementales. Les critères sont morphologiques : ils font référence à un type ou individu de référence qui a servi à décrire pour la première fois l'espèce et qui est conservé en museum

Limite : les caractères choisis doivent reprendre des caractères ancestraux (« plésiomorphes »).

Les espèces décrites ainsi sont des hypothèses primaires de délimitation qui ne tient pas compte du polymorphisme intra spécifique et le plus souvent du dimorphisme sexuel ou les stades larvaires.

La taxinomie est la science de la délimitation des taxons : c'est une science dynamique.

Remarque : les populations reconnaissent les mêmes subdivisions de la nature que des scientifiques : ainsi, l'espèce représente une subdivision naturelle du vivant. Les espèces jumelles posent des problèmes car morphologiquement très proches (par exemple 2 mésanges qui se distinguent par le chant ou certaines souris qui ont des queues plus ou moins longues.

Critères phylogénétiques

Seuls les caractères dérivés permettent de retracer l'histoire des branchements dans l'arbre généalogique (dérive = apomorphies).

Il y a des caractères neutre à la sélection (le temps de fixation d'un variant dans une population dépend de la taille de la population). Les autres caractères soumis à la sélection se fixent aussi lentement : il peut y avoir mélange de deux espèces jusqu'à leur séparation.

Critères biologiques

Le critère d'**inter fécondité** est le plus important. Si on ne peut pas effectuer des croisements contrôlés, on peut se baser sur la présence de flux de gènes intra et inter groupes. On peut utiliser des marqueurs moléculaires qui distinguent les hybrides : par exemple, l'enzyme Lactate déshydrogénase chez 2 espèces de souris (une espèce a l'allèle fixé LL et l'autre RR ; dans la zone de sympatrie, on ne trouve pas d'hybride RL).

Le problème se pose chez les végétaux où des hybridations occasionnelles sont possibles. La limite est importante pour les organismes asexués.

Critères écologiques

Une espèce est une communauté reproductrice de populations, reproductivement isolée d'autres communautés et qui occupe une niche particulière dans la nature (Mayr, 1982).

Exemple : l'homme a introduit le chien en Australie. Une nouvelle espèce de chien est apparue (chien redevenu sauvage) remplaçant le loup marsupial (Thylacine) dans sa niche écologique. Exemple des mammifères qui ont remplacé les dinosaures au Crétacé-tertiaire.

Le nombre d'espèces

Il y a 30 ans, après 250 ans de taxinomie, on avait décrit 1,5 millions d'espèces et on pensait avoir terminé. Aujourd'hui on estime ce nombre à plus de 15 millions et 13 000 nouvelles espèces sont décrites chaque année.

Il existe un grand projet international qui cherche à lier les données classiques et les données moléculaires : le projet « **barcode of life** », l'ensemble accessible sur internet (avec des bases de données publiques).

Étudier la spéciation

Étudier la spéciation, c'est étudier l'évolution des mécanismes qui conduisent des sous-ensembles du réseau généalogique à ne plus échanger de matériel génétique. **Ces mécanismes sont des mécanismes d'isolement reproductif**

PLAN

L'isolement pré zygotique (avant fécondation)

L'isolement post zygotique (après la fécondation)

Les modes de spéciation

La spéciation chromosomique

La spéciation par renforcement

Le rythme de la spéciation

La co-spéciation

La spéciation expérimentale : la domestication des plantes et des animaux

Les différents isolements reproductifs

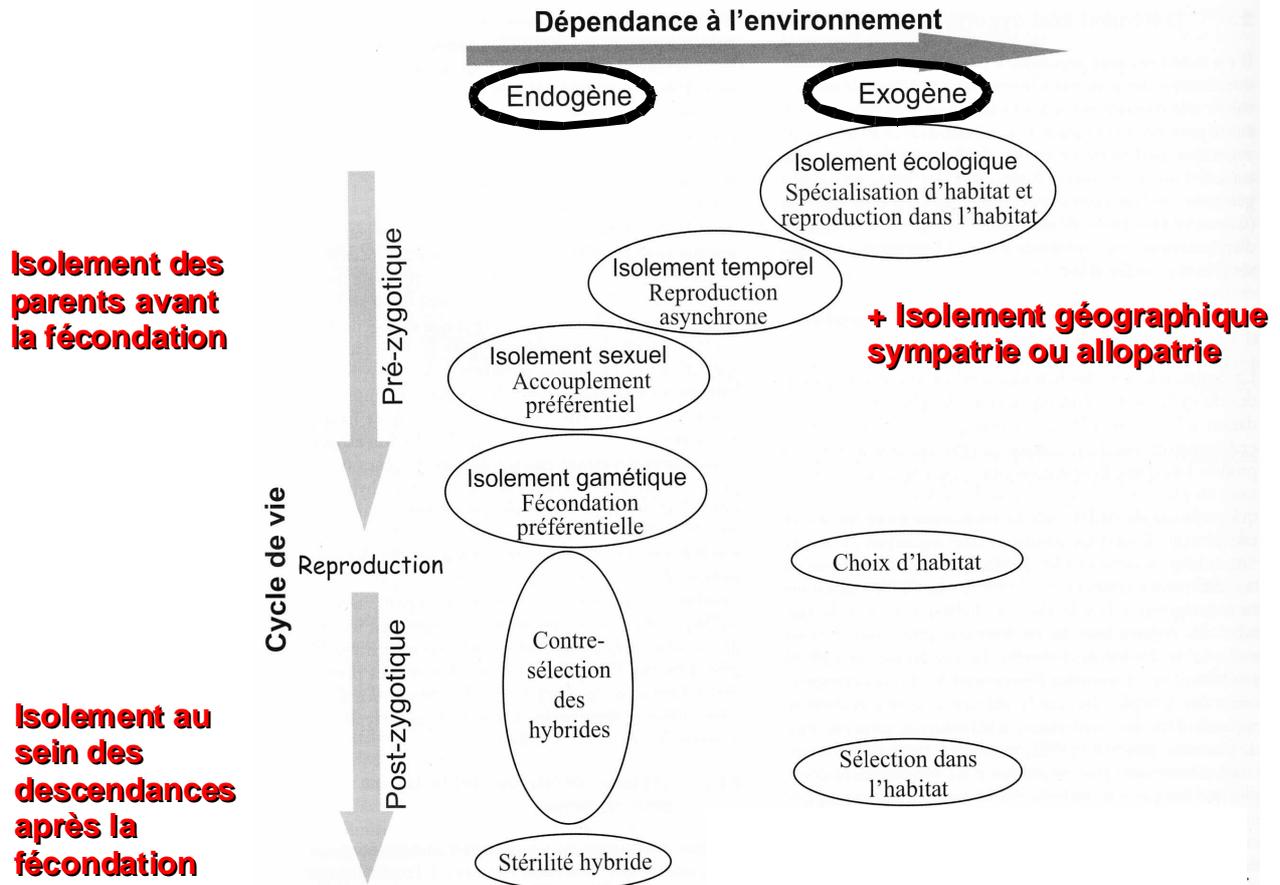


Figure 2 : Classification des mécanismes d'isolement reproductif en fonction de leur dépendance à l'environnement et du stade du cycle de vie.

Barrières précopulatoires	Isolement comportemental ou éthologique : les individus des deux espèces ne se reconnaissent pas	
	Isolement écologique	Par l'habitat : espèces dans des habitats distincts
		Dans le temps : période de reproduction non synchrones
Par le vecteur du pollen : vecteurs du pollen différents		
Barrières postcopulatoires, prézygotiques : pas de fécondation	Isolement comportemental : le comportement lors de la copulation empêche la réalisation de la fécondation	
	Isolement gamétique : les gamètes ne réalisent pas la fécondation pour des problèmes de stockage, de transport (avortement de tubes pollinique ou mort des spermatozoïdes dans les voies génitales) ou de non reconnaissance membranaire	
Barrières postcopulatoires, postzygotiques : fécondation possible	Extrinsèques	Non viabilité écologique de l'hybride qui n'est adapté à aucune niche
		Stérilité comportementale de l'hybride incapable d'attirer un partenaire sexuel
	Intrinsèques	Hybrides non viables
		Hybrides stériles

Les différents types de barrière d'isolement reproducteur entre les espèces (d'après Coyne et Orr, 2004)

Remarque : quand il n'y a pas de sexualité (clones adaptés à des niches particulières). Chez les bactéries, il y a la conjugaison et recombinaison génétique : l'isolement reproducteur existe puisque la recombinaison ne peut avoir lieu si plus de 20% de séquences diffèrent.

Les isolements pré-zygotiques

Ces mécanismes sont plus ou moins forts. Ils sont plus forts entre espèces sympatriques qu'entre espèces allopatriques, éloignées géographiquement. C'est ce qu'on appelle l'« l'effet WALLACE ». L'isolement reproducteur entre espèces n'existe que lorsque les espèces qui le pratiquent sont en contact. Chez la drosophile, un isolement reproductif significatif nécessiterait 1,1 million d'années en allopatrie mais seulement 100 000 ans en sympatrie.

1. L'isolement écologique

- Lié à l'habitat

Des différences génétiques entraînent une spécialisation des individus dans des niches écologiques différentes qui empêchent les rencontres. Par exemple :

- des crapauds qui préfèrent, soit les mares, soit les flaques d'eau ;
- des champignons parasites qui se spécialisent sur un type de plantes hôtes et qui s'hybrident sur ces plantes ;
- les graines de chênes américains (*Quercus gambeli* et *Q. grisea*) qui ne germent pas sur les mêmes types de sols

- Lié à des vecteurs

Par exemple : Le cas le plus fréquent sont les angiospermes qui dépendent d'insectes pollinisateurs spécifiques. C'est le cas de l'isolement reproductifs des figuiers (*Ficus* sp.) : chez plusieurs espèces de figuiers, l'espèce pollinisatrice (insectes de la famille des Agaonides) est hautement sélectionnée (la pollinisation se fait avec échange d'un abri et de la nourriture pour les larves de l'insecte mutualisme).

- Lié à un isolement temporel

Des différences génétiques entraînent des reproductions à des moments différents ce qui empêche les rencontres. Par exemple :

- des plantes qui fleurissent en fonction de la température et l'humidité du sol. Si les sols sont différents, les floraisons peuvent être décalées ;
- l'isolement temporel est assez fréquent chez les parasites qui dépendent de la phénologie de leur hôte ;
- il est répandu chez les animaux aquatiques qui relâchent directement leurs gamètes dans l'eau.

Exemple des saumons *Oncorhynchus gorbusha* qui se reproduisent tous les 2 ans : les saumons qui se reproduisent en années paires s'isolent de ceux qui se reproduisent les années impaires !

2. Reconnaissance entre partenaires sexuels et isolement comportemental

Des différences génétiques entraînent une spécialisation des individus dans des systèmes de reconnaissance complexes qui font intervenir des signaux visuels, auditifs (oiseaux) , tactiles, chimiques, séquences comportementales élaborées qui empêchent les rencontres.

Par exemple : Le comportement pré-copulatoire des drosophiles (*D. melanogaster*). Une mutation a modifié les phéromones chez les femelles des souches africaines.

Les signaux sonores sont importants surtout dans les milieux fermés (forêts ,..): Par exemple :

- des grenouilles émettant des chants spécifiques
- des singes cercopithèques de forêts équatoriales qui partagent des mêmes signaux sonores d'alarme et de cohésion et qui ont des signaux spécifiques de reconnaissance sexuelle ;
- les sons (cris ou chants ?) des baleines dans les profondeurs obscures des océans.

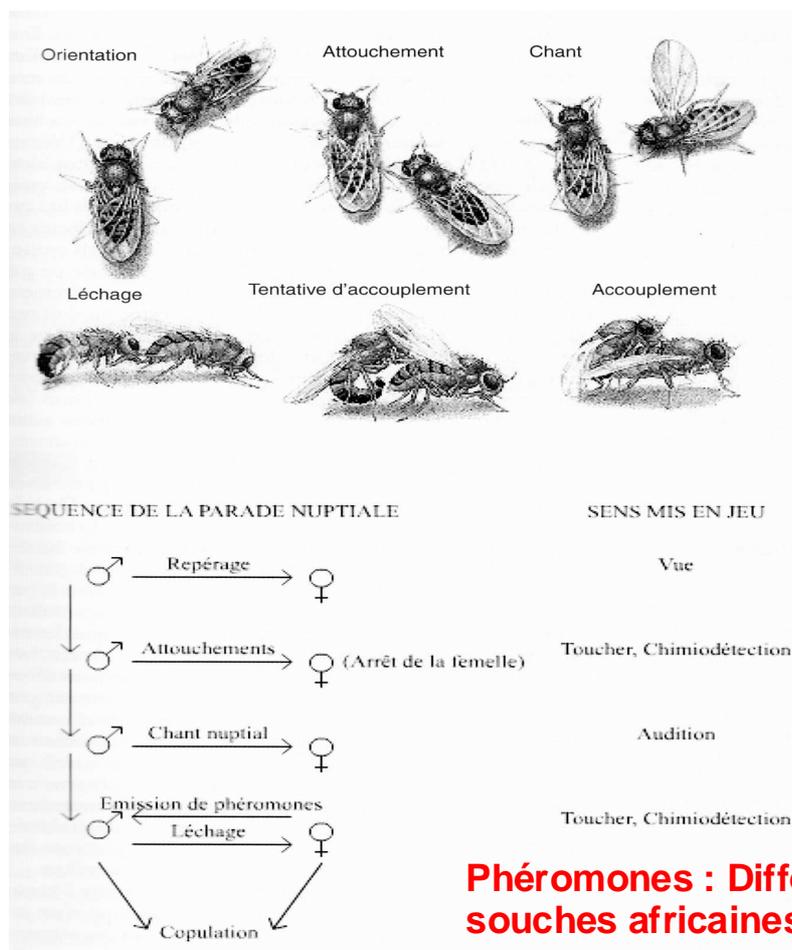


Figure 3 : séquence de la parade nuptiale et sens mis en jeu

3. Isolement mécanique

Une fois la reconnaissance des partenaires effectuées, un autre type d'isolement peut intervenir chez les espèces à fécondation interne : des pièces génitales non adaptées mécaniquement.

Par exemple :

Les différences morphologiques des **genitalia mâles** des espèces de mouche *Drosophila melanogaster* sont proportionnelles au temps de divergence entre les espèces :

Les pièces génitales mâles (« **genitalia** ») sont des structures évoluant rapidement (véritables critères pour les systématiciens) :

- l'évolution des genitalia résulte d'une sélection directionnelle rapide (car d'un déterminisme génétique simple).
- On peut reconnaître les spermatozoïdes des mâles dans les spermathèques des femelles (organes de stockage des spermatozoïdes permettant de différer la fécondation).

Ces différences chez la famille des *Drosophilidae* sont très importantes : la taille des spermatozoïdes varie de 0,36 mm chez *D. pseudoobscura* à plus de 57 mm chez *D. bifurca* (10 fois la longueur du corps des mâles).

4. Isolement par une incompatibilité gamétique ou génomique

Il y a nécessité d'une compatibilité moléculaire des enveloppes d'ovules et de spermatozoïdes.

Il peut y avoir destruction des gamètes mâles dans les voies génitales femelles par incompatibilité.

Par exemple :

Chez les **mammifères** il faut une série de réactions sur les gamètes avant que se déroule la fécondation :

- la **capacitation des spermatozoïdes** (perte de la coque de protéines) ;
- la **réaction acrosomiale** (fragmentation de la membrane acrosomiale permettant la libération des enzymes de l'acrosome nécessaire à la pénétration) ;
- la **réaction corticale** (modification de la paroi de l'ovule) qui bloque l'entrée d'autres spermatozoïdes.

La présence d'autres organismes (bactérie ou éléments transposables) peuvent jouer un rôle dans la fécondation. Par exemple :

- Des protéobactéries endosymbiotiques (famille des *Rickettsiaceae* : *Wolbachia*) situées dans les lignées germinales de plus de 20% des arthropodes. Des individus génétiquement identiques peuvent diverger si ils n'ont pas la même souche bactérienne. On peut le vérifier en faisant un traitement antibiotique.
- Chez les drosophiles, **plusieurs milliers de bactéries** peuvent être présentes dans un seul

œuf. Elles sont responsables de nombreux phénomènes liés à la reproduction :

- . mortalité des mâles ;
- . féminisation des mâles (aussi dans le cas des cloportes : les mâles génétiques infectés produisent des ovules et doivent se croiser avec des mâles non infectés) ;
- . induction de parthénogénèse ;
- l'incompatibilité cytoplasmique (un mâle infecté doit se croiser, pour avoir une descendance, avec une femelle infectée par la même bactérie ou une bactérie compatible : système poison-antidote).

Les isolements post-zygotiques

Il y a isolement post-zygotique entre deux entités taxinomiques lorsque des génotypes hybrides sont créés mais ont une valeur sélective inférieure à celles des génotypes parentaux.

1. Quand s'exprime cet isolement ?

- Au plus tôt, quand la fécondation a lieu mais n'est pas suivi d'un développement embryonnaire complet. Exemple : **entre une chèvre et un mouton** ;
- Au plus tard, les hybrides sont viables mais stérile. Exemple : **le mulet issu d'un croisement entre une jument et un âne**.

L'isolement est :

- complet quand la F1 est stérile,
- incomplet si il y a des F2 ou des back cross (BC).

Remarque :

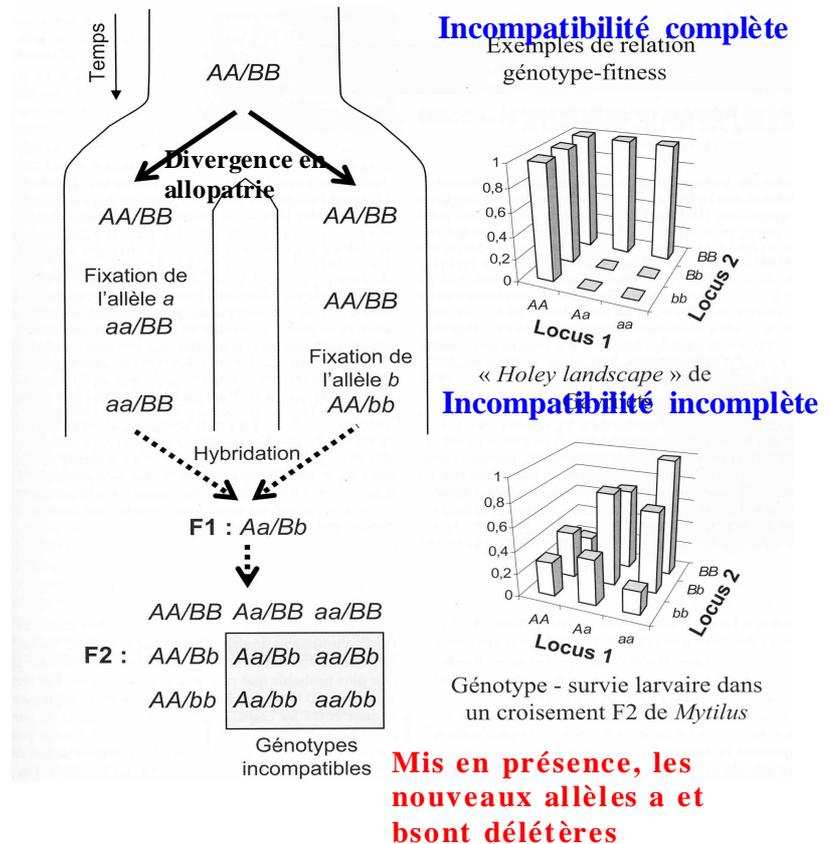
Parfois les hybrides F1 sont très vigoureux (vigueur, croissance, survie etc) bien qu'ayant une valeur sélective nulle : cas du mulet qui a une valeur hybride élevée sur plusieurs caractères.

On distingue 3 niveaux de stérilité :

- la **léthalité des hybrides**, lorsque la viabilité des zygotes hybrides F1 est nulle ;
- la **stérilité des hybrides viables**, lorsque les F1 ne produisent pas de gamètes fonctionnels ;
- la **dégénérescence des hybrides au cours des générations**, lorsque la réduction des valeurs sélectives apparaît dans les générations de deuxième générations (F2, BC).

2. Les bases génétiques de l'isolement post-zygotique

Figure 4 : représentation schématique du modèle bi-locus d'évolution de l'isolement post-zygotique de Dobzhansky (1937- Muller (1942)



3. La spatialisation de l'isolement post-zygotique incomplet et sa conséquence sur les flux géniques : les zones d'hybridation

Une zone d'hybridation est une aire géographique restreinte (quelques dizaines de km) où se produit l'hybridation cette zone est intéressante pour étudier les gènes d'isolement post-zygotiques.

Exemple :

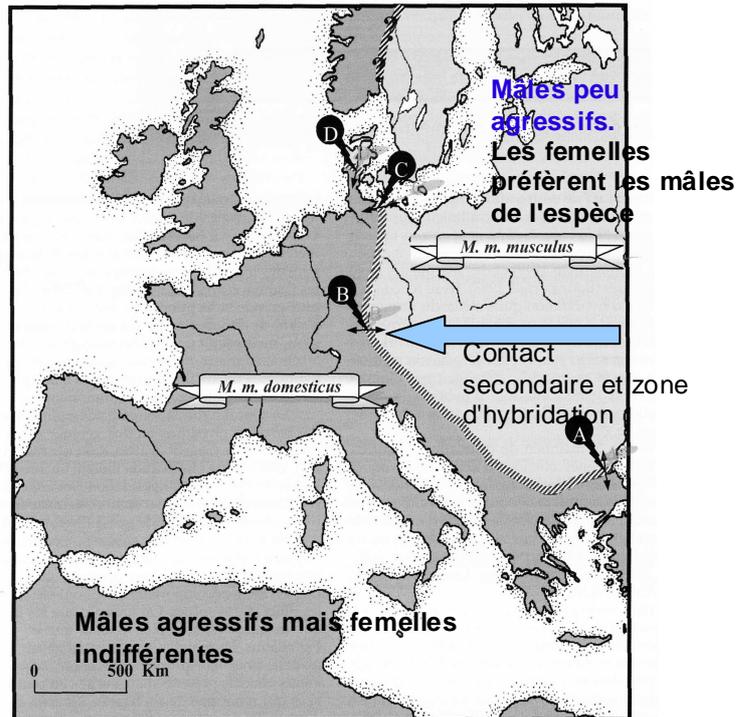
La zone d'hybridation des souris domestiques en Europe : les 2 taxons sont originaires d'Asie et ont colonisé, l'une le Bassin méditerranéen et l'autre l'Europe centrale. On observe une introgression plus forte dans *musculus* que dans *domesticus*. Mais les populations de la zone hybride ont plus de parasites en helminthes intestinaux.

On observe une introgression plus forte dans *musculus* que dans *domesticus*.

Mais les populations de la zone hybride ont plus de parasites en helminthes intestinaux.

Les souris F1 sont physiologiquement diminuées.

Figure 5 : Distribution des 2 sous-espèces du complexe *Mus musculus*



Conclusion

Pour comprendre les phénomènes de spéciation, il est important de connaître les parts respectives des différentes barrières dans l'isolement reproductif total qui existe entre deux espèces et l'évolution de ces parts respectives au cours du temps. Plusieurs barrières ont pu intervenir au cours du temps. Il est difficile de savoir quelle a été la première

Par exemple :

Des populations ont divergé en allopatrie jusqu'à ce qu'un isolement post-zygotique apparaisse.

Puis se retrouve en sympatrie par contact secondaire, un isolement pré-zygotique peut être sélectionné par **renforcement**.

Dans ce cas, l'isolement pré-zygotique apparaît comme le plus important mais c'est le post-zygotique qui a été à l'origine de la spéciation.

Les modes de spéciation

1. La spéciation allopatrique. Il y a impossibilité de flux de gènes entre taxons

Si 2 populations sont séparées par des barrières physiques (dérive des continents, formation de montagnes, montée des eaux due à un changement climatique), des mutations vont apparaître chez certains individus (sur les gènes de la reproduction notamment) et se fixer sous l'effet des processus de tris indépendants provoquant leur différenciation.

- elle est lente si c'est la dérive génétique qui domine ;
- elle est rapide si les environnements abiotiques et biotiques sont sélectifs.

On distingue deux types de spéciation allopatrique :

- la **spéciation par vicariance** : une grande population se scinde en 2 grandes populations ;
- la **spéciation péripatrique** : une petite population se sépare de la grande population ancestrale. Exemple les 400 espèces de Drosophiles de l'archipel d'Hawaï (1/3 des espèces mondiales, une espèce endémique par île) qui ont toutes un ancêtre commun.

La dérive génétique ne jouerait pas un rôle important dans la spéciation allopatrique ! la sélection naturelle joue le rôle primordial.

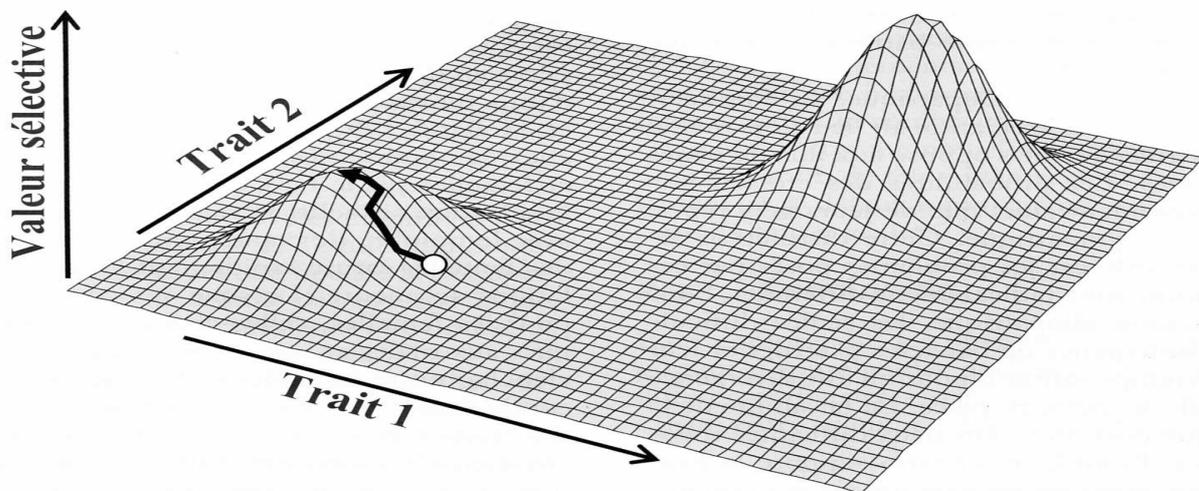


Figure 6 : Un paysage adaptatif. Une population se déplace sous l'effet de la mutation et de la sélection en direction d'un pic adaptatif local. Rejoindre le 2ème pic par dérive est impossible.

2. La spéciation avec flux de gènes entre taxons – spéciation sympatrique

Une spéciation est dite **sympatrique** quand **il n'existe pas de barrières géographiques au flux de gènes**. La probabilité de croisements entre individus dépend seulement de leurs génotypes.

Elle est plus difficile à expliquer théoriquement et à démontrer que la sélection allopatrique. La sélection disruptive peut émerger en sympatrie dans un environnement spatialement hétérogène c'est-à-dire présentant plusieurs habitats ou niches, même si chaque individu a potentiellement accès à tous ces habitats.

Il y a souvent pléiotropie entre l'adaptation à la niche écologique et le choix du partenaire sexuel (un même gène contrôle les deux caractères). Ces gènes ont été qualifiés de « magiques ». Les parasites (puçerons, champignons phytophages) peuvent être considérés comme les organismes pour lesquels la spéciation sympatrique est a priori la moins difficile.

Spéciation chromosomique

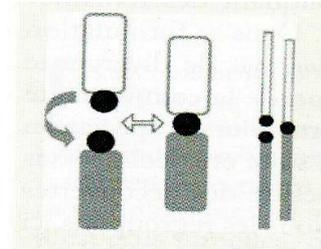
C'est une spéciation qui implique des remaniements chromosomiques. On peut distinguer deux catégories :

- les remaniements chromosomiques participent en tant que mutation sous-dominante à l'isolement reproductif post-zygotique (diminution de la fertilité ou de la viabilité des hybrides) ;
- le remaniement a l'effet majeur de réduire les flux de gènes dans la région chromosomique touchée, autorisant ainsi la divergence.

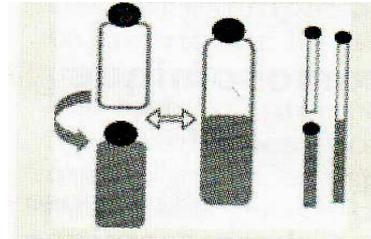
Les remaniements peuvent être responsables de l'existence de parties du génome avec des taux différents d'évolution (« génome mosaïque ») : il y a empêchement de la recombinaison et des flux de gènes sur certaines parties du génome.

Les différents remaniements

Fusion/fission centrique :
mutations les plus fréquentes

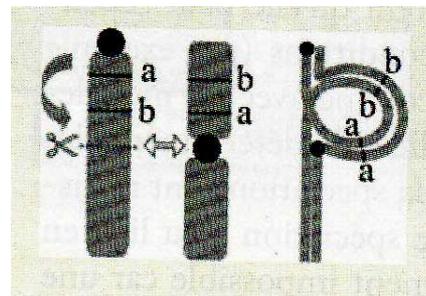


Fusion/fission en tandem

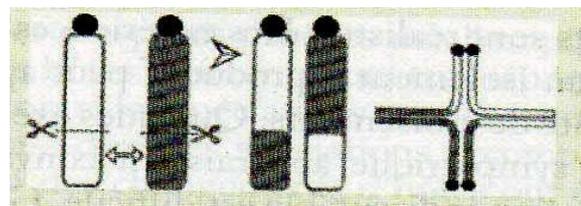


Inversion après une cassure comprenant le centromère (péricentrique) ou non (paracentrique).

L'appariement des régions homologues donne des boucles d'inversion, la recombinaison à l'intérieur de la boucle produit des gamètes dont 50% ont des délétions ou des duplications de gènes :



Translocations : non réciproques si il n'y a pas de symétrie de l'échange ; réciproque si l'échange est symétrique



La spéciation par renforcement

La spéciation par **renforcement** envisage que l'augmentation de l'isolement reproductif pré-zygotique est une « adaptation » (Blair 1955).

Adaptation génétique à une baisse de fertilité des hybrides (mécanisme varié).

Première étape : En allopatrie ou en sympatrie, début puis évolution d'un isolement post-zygotique

Deuxième étape : Sélection des parents qui donnent des hybrides fertiles et début d'isolement pré-zygotique

Dernière étape : Spéciation complète

Exemple : Chez les Drosophiles, l'isolement pré-zygotique évolue plus vite en sympatrie qu'en allopatrie. Cas également des plantes pollinisées par des insectes spécifiques.

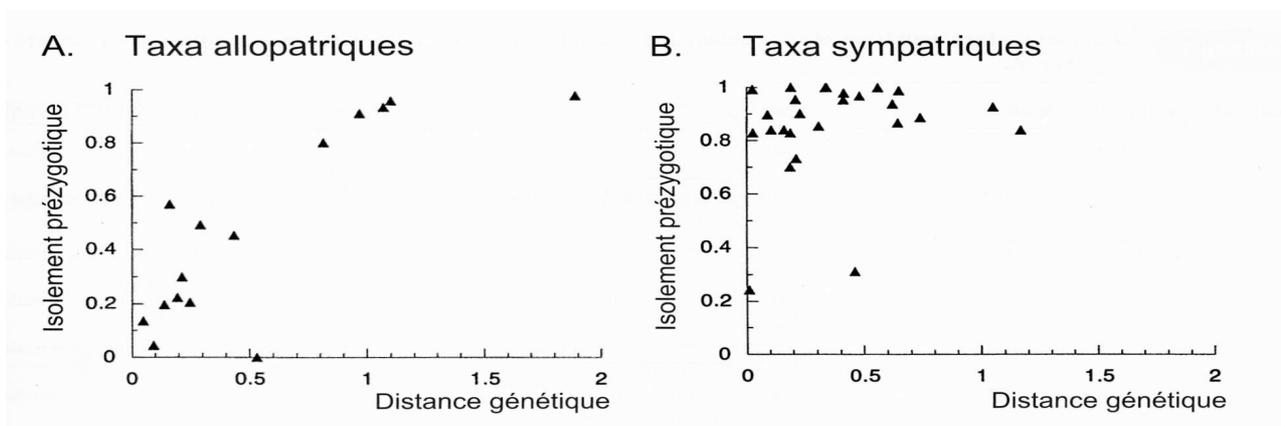


Figure 6 : Analyse comparative des patrons de spéciation entre plusieurs espèces de mouches drosophiles (plus de 100 paires d'espèces ont été comparées pour leur isolement pré-zygotique).

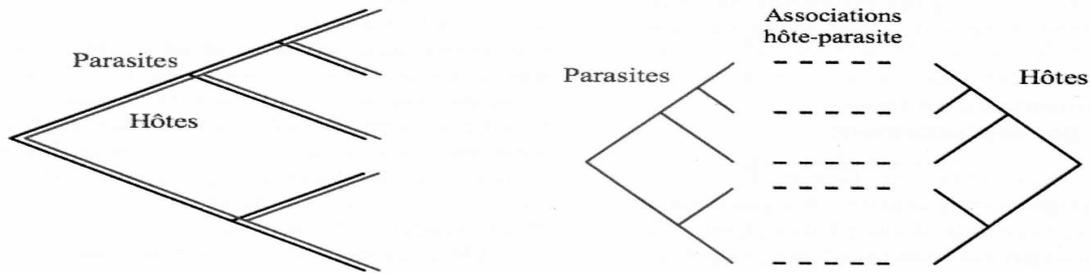
La co-spéciation

Lorsque des organismes sont étroitement associés (exemple des parasites et leurs hôtes), il est possible que la spéciation se fasse de façon concomitante (co-spéciation, co-phylogénie etc.).

Les taux d'évolution des parasites sont parfois plus rapides quand les hôtes deviennent allopatriques.

Superposition des 2 arbres phylogénétiques
Exemple des insectes pollinisateurs des figuiers.

Tanglegram ou traquogramme



Figures 7 : Représentations graphiques de la phylogénie des hôtes et la phylogénie des parasites. co-spéciation ou spéciation quasi simultanée

Il y a un cas où on n'a pas observé de co-spéciation : l'interaction entre les *Rhizobiums* et leurs plantes hôtes. Dans l'élevage (de poisson par exemple), la co-spéciation ne s'observa pas toujours : un parasite spécifique à un hôte naturel peut changer d'hôte.

Rythme de la spéciation

Les spéciations ont-elles eu lieu à un rythme constant ou au contraire par périodes ?

On considère 2 échelles d'explication :

- micro évolution** (actuelle) et
- macro évolution** (fossile).

Il y a 2 théories :

- le **gradualisme phylétique** (par comparaison avec la spéciation actuelle) ;
- la théorie des **équilibres ponctués**, ponctués par des révolutions génétiques (évolution rapide de nouvelles lignées, petites et allopatriques de la majorité des lignées) qui ont abouti à des variations morphologiques majeures.

Des « **événements contingents** » ont pu intervenir (par exemple : météorites et volcanismes qui ont abouti à une extinction massive d'espèces et à l'augmentation du rythme de l'évolution (radiations évolutives ou adaptatives des mammifères par exemple après la disparition des dinosaures).

Remarques :

- il peut y avoir de fortes variations morphologiques sans spéciation ;
- Il peut y avoir spéciation sans variations morphologiques apparentes

La spéciation n'est pas toujours favorable à la survie : ce qui diverge de manière stable finit par disparaître. La spéciation rend l'espèce très fragile, dépendante d'un seul écosystème. C'est le début de la fin.

Plus la spéciation est avancée, plus le répertoire génomique sera efficace dans un contexte donné, moins il le sera dans un contexte variable et mouvant.

- Les microorganismes se recombinaient en permanence entre eux, ils peuvent intégrer et modifier le génome d'organismes plus gros. Les êtres vivants, au contact les uns des autres, passent et ont passé leur temps à échanger des gènes : ce sont des chimères.
- Les organismes sont de véritables écosystèmes (arbres, humains, tube digestif etc.). Dans une cellule humaine, il y a au moins 100 bactéries ; 1000 virus et 10 archaea. Le génome est aussi chimérique avec beaucoup de virus intégré.

La vie est beaucoup plus complexe que ne laisse penser l'arbre de Darwin.

La **métagénomique** (dans l'eau, la terre, excréments etc.) a permis de constater l'existence de :

- de gènes inconnus (1-2% d'eucaryotes, 10% de bactéries, 15% de virus et 60 à 70% d'espèces inconnues) ;
- de gènes orphelins (par exemple dans le génome humain, 10 à 15% jamais vu nulle part).

Le monde du vivant ne se contente pas d'évoluer comme le pensait Darwin mais est en train de créer des choses totalement nouvelles. Le seul ancêtre commun, c'est le code génétique, l'ADN.

L'évolution expérimentale : la domestication animale et végétale

L'histoire évolutive des plantes cultivées est intéressante. Cette histoire est pédagogique car elle montre différentes phases :

- le processus sélectif a été inconscient ou conscient ;
- réalisés localement dans des centres de domestication ou des entreprises spécialisées.

C'est en grande partie grâce aux outils de la génétique évolutive que cette histoire a pu être reconstruite.

Il y a 10 000 ans, l'homme a modifié sa relation à la diversité animale et végétale. Il a privilégié un certain nombre d'espèces pour se nourrir, s'habiller et se soigner. Il a développé une relation de co-évolution avec ses espèces. Il s'agit d'une phase clé de l'histoire humaine, correspondant au passage du paléolithique au néolithique. Passage qui s'est produit de manière indépendante dans différentes régions (une dizaine de centres de domestication entre 11 000 et 5000 ans).

Premières espèces : blé et orge dans le Croissant fertile il y a 11 000 ans ;

Ensuite : chèvre, vache, mouton et porc (10 000 ans) ;

Parallèlement : la courge en Amérique centrale (10 000 ans) ;

Puis igname et banane en Nouvelle Guinée et en Afrique de l'Ouest, il y a 7 000 ans.

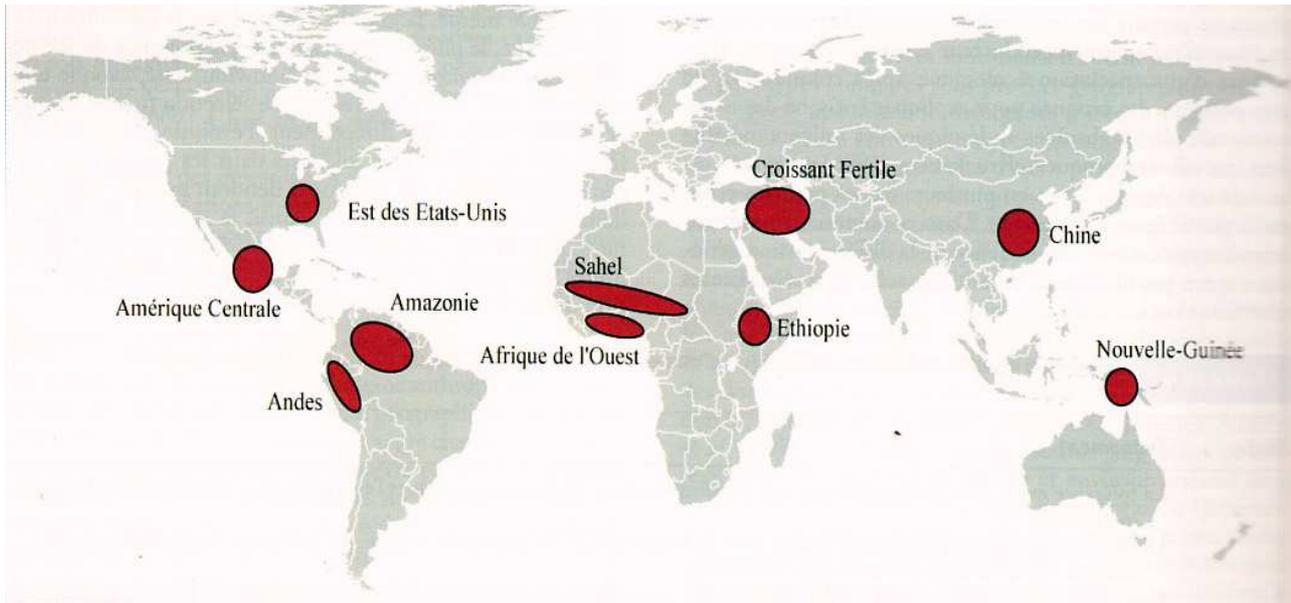


Figure 1 : Distribution géographique des principaux centres de domestication

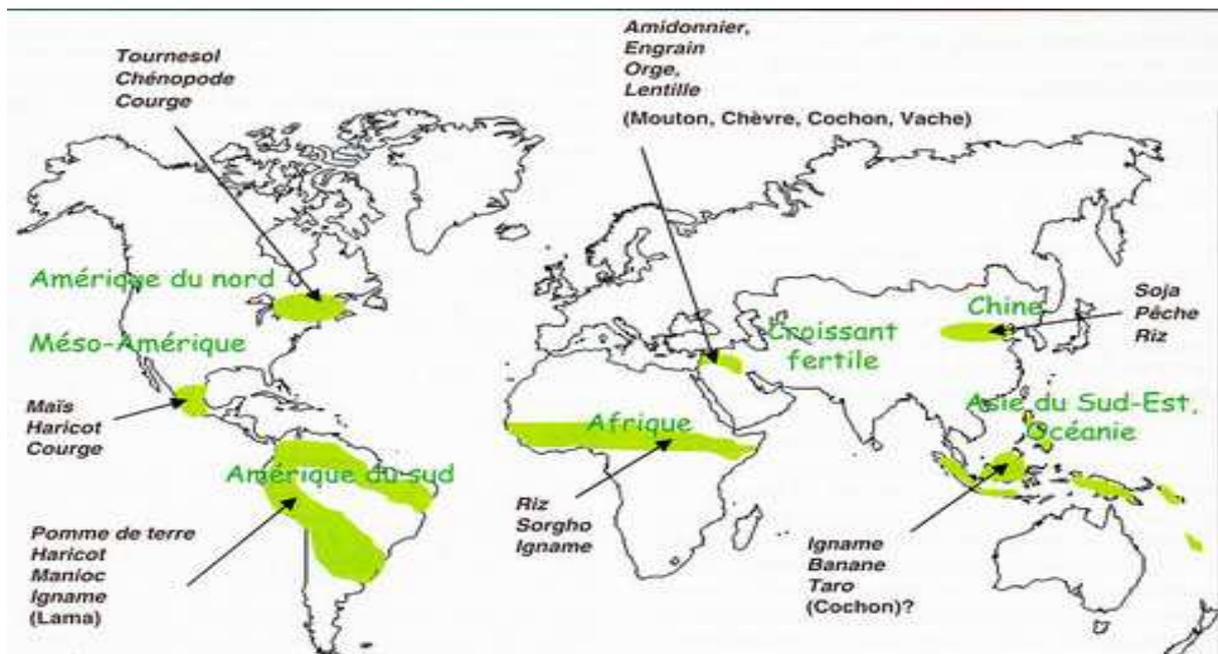


Figure 2 : Distribution géographique des principaux centres de domestication

Tableau : Dates et lieux de domestication de quelques plantes cultivées et animaux domestiques

Espèces	Centre(s) de domestication	Date approximative de domestication (cal. BP)
Chien (<i>Canis familiaris</i>)	Asie	15.000
Blé (<i>Triticum sp.</i>)	Croissant Fertile	11.000
Orge (<i>Hordeum vulgare</i>)	Croissant Fertile	11.000
Chèvre (<i>Capra hircus</i>)	Croissant Fertile	10.000
Mouton (<i>Ovis aries</i>)	Croissant Fertile	10.000
Vache (<i>Bos taurus</i>)	Croissant Fertile (+ Vallée de l'Indus)	10.000
Porc (<i>Sus scrofa</i>)	Croissant Fertile, Chine (+ probablement d'autres centres)	10.000
Courge (<i>Cucurbita pepo</i>)	Amérique Centrale	10.000
Maïs (<i>Zea mays</i>)	Amérique Centrale	9.000 - 7.000
Riz (<i>Oryza sativa</i>)	Chine	8.000
Arrow-root (<i>Maranta arundinacea</i>)	Amazonie	8.000
Pomme de terre (<i>Solanum tuberosum</i>)	Andes	7.000
Banane (<i>Musa sp.</i>)	Nouvelle-Guinée	7.000
Âne (<i>Equus asinus</i>)	Ethiopie	6.000
Cheval (<i>Equus caballus</i>)	Asie	6.000
Coton (<i>Gossypium sp.</i>)	Amazonie	5.000
Tournesol (<i>Helianthus annuus</i>)	Est des États-Unis	4.800
Haricot (<i>Phaseolus vulgaris</i>)	Amérique Centrale	4.000

Par exemple chez les animaux :

Le **chien** (*Canis familiaris*) a été domestiqué avant la naissance de l'agriculture en Asie.

Son ancêtre est le loup (*Canis lupus*). Les chiens d'Amérique descendent des chiens asiatiques.

La **vache** (*Bos indicus*) a pour ancêtre l'auroch (*Bos primigenius*) qui a disparu depuis (le dernier a été tué en Pologne en 1627). Il y a deux centres de domestication de la vache (les races africaines sont des hybrides entre ces deux races) :

- dans le Croissant fertile qui a donné les races taurines (*Bos taurus*) ;
- en Inde qui a donné le zébu (*Bos indicus*).

La **chèvre** (*Capra hircus*) a pour ancêtre l'Aegagre (*Capra aegagrus*). Il y a plusieurs domestications indépendantes (6) de la Turquie jusqu'en Iran. Le **mouton** (*Ovis aries*) a la même histoire que la chèvre ; son ancêtre est *Ovis orientalis*.

Le **porc** (*Sus scrofa*) a pour ancêtre le sanglier (*Sus scrofa*). Il y a 6 centres de domestication en Eurasie.

L'**âne** (*Equus asinus*) a été domestiqué en Afrique de l'Est à partir d'*Equus africanus* il y a environ 6 000 ans. Le **cheval** (*Equus caballus*) a été domestiqué en Asie il y a 6 000 ans. Son ancêtre a disparu.

Par exemple chez les végétaux :

Le **blé** (*Triticum* sp.) est un terme générique qui désigne plusieurs espèces de céréales du genre *Triticum*. Son histoire est très complexe car intervient des niveaux de ploïdie différents, diploïde (*T. monococcum*), tétraploïde (*T. turgidum* sous espèce *durum*) ou hexaploïde (*T. aestivum*).

Le **maïs** (*Zea mays*) a été domestiqué sur les hauts plateaux du Mexique à partir du Téosinte (*Zea mays* ssp. *Parviglumis*) entre 7 000 et 5 000 ans avant J.C. (9000-7000 BP). Le **riz** (*Oryza* sp.) a été domestiqué en Afrique de l'Ouest. L'espèce cultivée africaine, *O. glaberrima*, a été domestiquée à partir de *O. barthii* il y a 2-3 000 ans. L'espèce cultivée en Asie (*O. sativa*) a été domestiquée à deux endroits (Sud de la Chine : *Oryza* spp. *japonica* riz longs et au Sud de l'Himalaya : *Oryza* spp. *Indica*, riz ronds) à partir de *O. rufipogon*. Le **mil** (*Pennisetum glaucum* sp. *glaucum*) a été domestiqué dans le Sahel d'Afrique de l'Ouest à partir de l'espèce sauvage *P. glaucum* sp. *monodii*.

Les **ignames** *Dioscorea* sp ont été domestiquées en Asie (*D. alata*, *D. bulbifera*, ..), en Amérique du Sud (*D. trifida* tétraploïde à partir d'un *D. trifida* diploïde) et en Afrique de l'Ouest (*D. rotundata* à partir de 2 espèces sauvages *D. abyssinica* et *D. praehensilis*).

Tableau : Comparaison des différents rythmes de la domestication entre organismes. Les espèces aquatiques ont été domestiquées récemment (Duarte et al., 2007).

Groupe d'espèces	Nombre d'espèces domestiquées	Durées depuis la domestication (en nombre d'années)	
		50% des espèces domestiquées	90% des espèces domestiquées
Végétaux terrestres	250	4000	2000
Animaux terrestres	44	5000	146
Animaux d'eau douce	180	22	4
Animaux marins	250	19	4
Végétaux marins	19	32	<10

Statistiques sur 170 pays (en 2000)

Tableau : Nombre d'individus, races de trois espèces animales dans différentes régions du monde (FAOstat, 2000).

		<i>Vache</i>	<i>Mouton</i>	<i>Chèvre</i>
Afrique	Nombre d'individus (en millions)	175	127	137
	Nombre actuel de races	251	147	89
	Nombre de races éteintes	23	8	0
Asie et Pacifique	Nombre d'individus (en millions)	461	408	390
	Nombre actuel de races	236	233	146
	Nombre de races éteintes	19	7	1
Europe	Nombre d'individus (en millions)	162	185	26
	Nombre actuel de races	482	629	187
	Nombre de races éteintes	171	142	14
Amérique Latine et Caraïbes	Nombre d'individus (en millions)	356	89	41
	Nombre actuel de races	107	42	34
	Nombre de races éteintes	24	0	0
Proche Orient	Nombre d'individus (en millions)	72	243	115
	Nombre actuel de races	86	201	94
	Nombre de races éteintes	12	11	1
Amérique du Nord	Nombre d'individus (en millions)	141	8	1
	Nombre actuel de races	62	61	20
	Nombre de races éteintes	5	13	1
Nombre total d'individus (en millions)		1 367	1 061	710

Les mécanismes

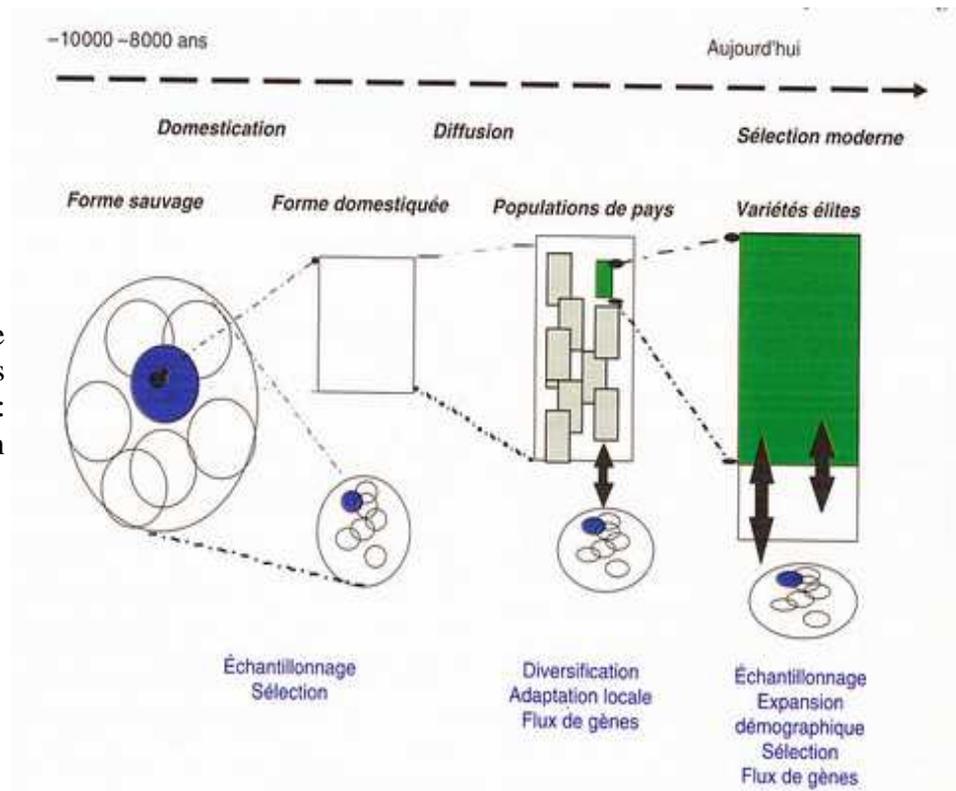


Figure 3 : L'histoire évolutive des plantes cultivées en 3 étapes : domestication, diffusion et sélection moderne

Le syndrome de domestication

Au départ du processus de domestication, il y a une accumulation de caractères correspondant aux conditions de culture. En particulier :

- la fin de la caducité des graines et perte de la capacité de dispersion des graines ou des fruits ;
- des fruits ou des grains plus gros ;
- des plantes plus robustes ;
- des floraisons plus synchronisées ;
- une perte ou une diminution de la dormance des graines ;
- une diminution des substances toxiques ;
- une diminution de la photopériode (sensibilité à la longueur du jour) ;
- et parfois un changement de régime de reproduction (exemple de la vigne cultivée hermaphrodite alors que les sauvages sont dioïques...)

Déterminisme génétique des transitions sauvages / cultivées

On doit se poser plusieurs questions :

- La durée de la domestication, lente comme chez le blé (environ 1000 ans) ou rapide ?
- la base génétique (combien de gènes, liés ou indépendants ?)

- Quels sont les mécanismes de sélection ?
- la sélection a été consciente ou inconsciente ?

En général, peu de gènes interviennent ; ils sont le plus souvent récessifs et se trouvent associés sur quelques chromosomes (en formant des « linkats »).

<i>Caractère</i>	<i>Espèce</i>	<i>Nombre de locus à effet majeur</i>	<i>Dominance (1)</i>
Dispersion	Riz	1	Récessif
	Avoine	1	Dominant
	Orge	2	Récessif
	Sorgho	2	Récessif
	Millet	3	Récessif
	Lentille	1	Récessif
	Blé tendre	2	Récessif
Dormance	Lupin	1	Récessif
	Vesce	1	Récessif

(1) État dominant vs récessif de l'allèle porté par la forme cultivée

On a observé une forte pléiotropie entre les gènes de domestication : par exemple le QTL (Quantitative trait locus : ensemble de gènes déterminants un caractère quantitatif) du maïs *tb1* ou *teosinte branching 1*.

6 gènes ont été bien étudiés : les modifications concernent la régulation de l'expression (5 sont des facteurs de transcription). Il n'y a pas en général de perte de fonction.

Le goulot d'étranglement de la domestication

Lorsque la sélection est brutale et rapide, il y a perte de diversité qui peut s'étendre aux locus adjacents et concerner une zone chromosomique assez large si les possibilités de recombinaison sont réduites dans cette région : on parle de « balayage sélectif ».

Suivant l'importance de la diversité des gènes, on peut repérer les gènes qui ont subi une forte sélection humaine.

En général, il y a réduction de la diversité chez la forme cultivée surtout chez les plantes et augmentation de la consanguinité :

- Exemple du maïs nord-américain :

Sa base génétique est restreinte ; aussi plus de la moitié de la récolte du Sud des USA a été détruite par un champignon. La solution a été trouvée en utilisant des variétés locales du Mexique (centre d'origine).

D'où nécessité de conserver les ressources génétiques des variétés locales (de pays ou « landraces »)

Arguments contre le goulot d'étranglement : Chez les animaux, il n'est pas observé contrairement aux plantes.

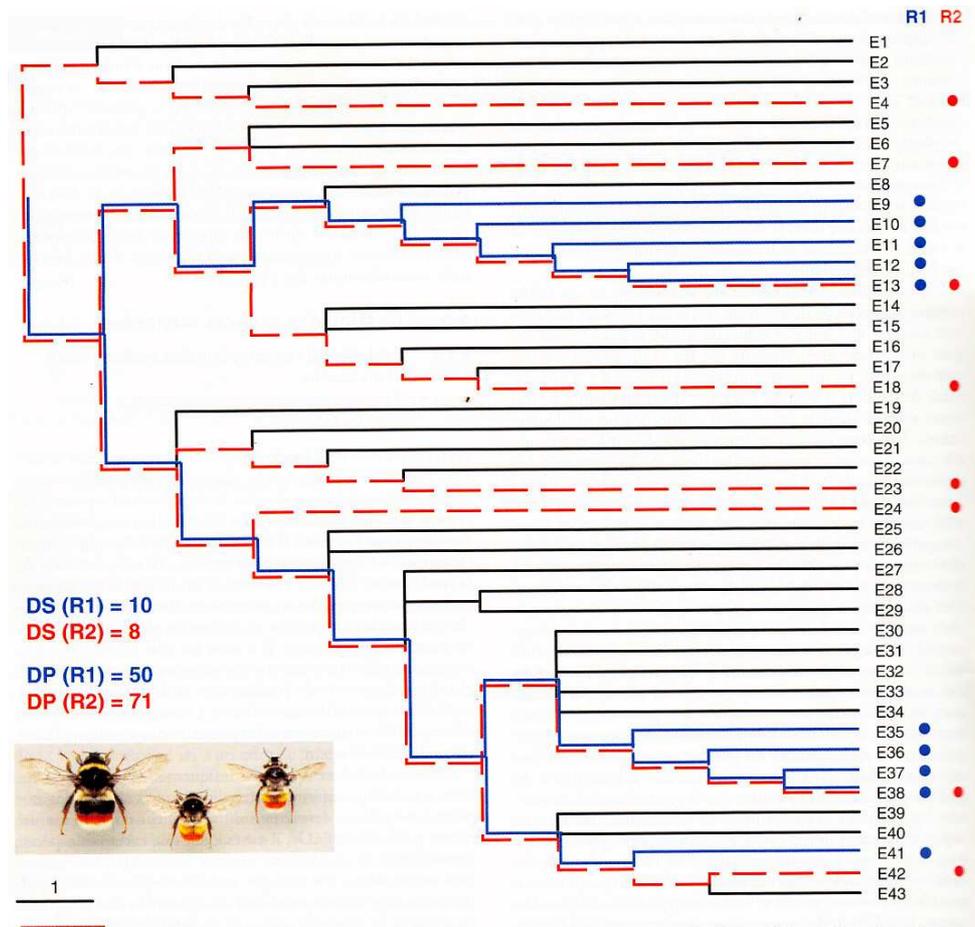
Conservation de la biodiversité : choix des espèces à conserver

La notion de phylogénétique peut être illustrée de dans le choix des espèces à sauvegarder dans des réserves, parcs ou aires protégées : cas de 43 espèces de bourdons. Avec 8 espèces (R2), on peut avoir une diversité phylogénétique représentative (diversité phylogénétique = 71).

Figure 4 : R1 et R2 des réserves potentielles

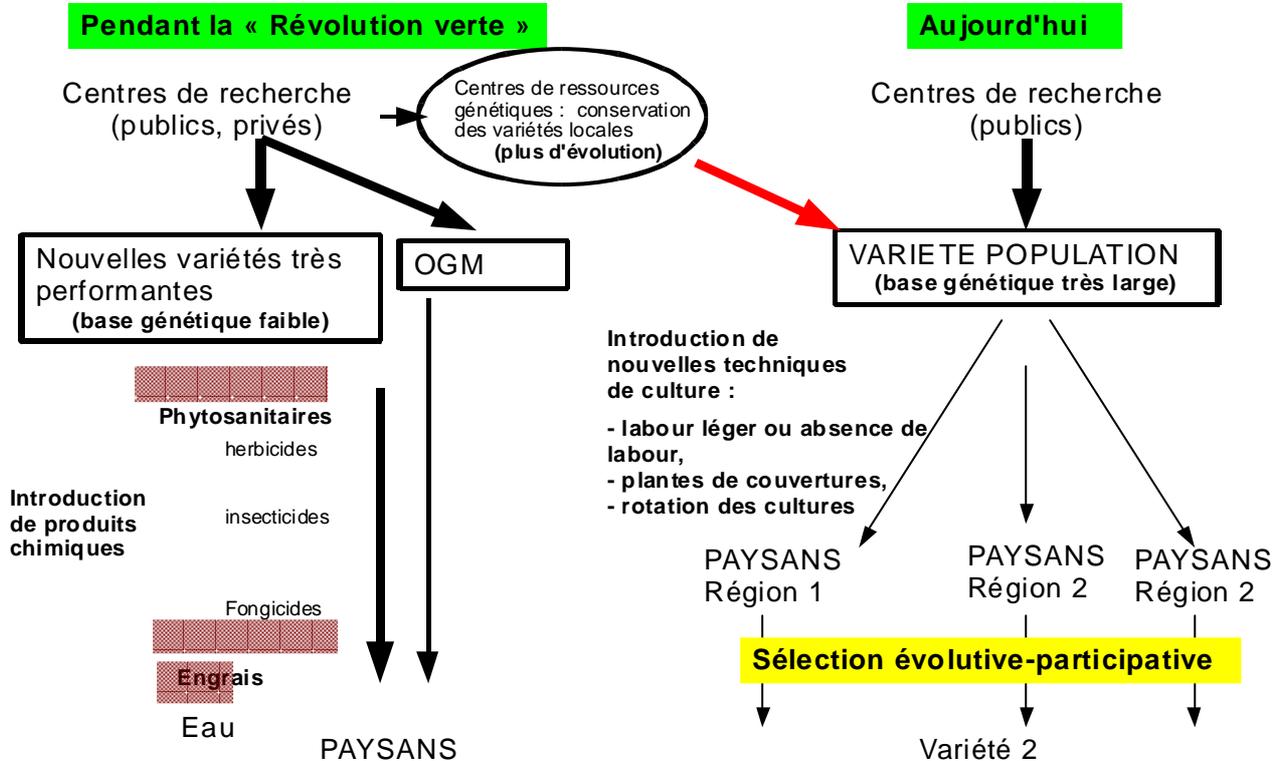
DS = diversité spécifique de R1 et R2;

DP = diversité phylogénétique (longueur des branches) de R1 et R2



Quelle méthode de sélection ?

On peut distinguer deux périodes : la Révolution verte (années 1960-1970) et la période actuelle. Les méthodes sont différentes, la méthode actuelle utilisant celle qui a été à l'origine de la domestication au Néolithique.



Par exemple, chez l'orge (céréale) :

