

# L'espèce dans la classification

Marc Girondot



J.O n° 191 du 17 août 1991

## TEXTES GENERAUX



Arrêté du 17 juillet 1991 fixant la liste des tortues marines protégées dans le département de la Guyane

NOR: ENVN9161226A

Le ministre de l'environnement et le secrétaire d'Etat à la mer,

Vu le livre II du code rural relatif à la protection de la nature, et notamment ses articles L. 211-1, L. 211-2 et R. 211-5;

Vu l'avis du Conseil national de la protection de la nature,

Arrêtent:

Art. 1er. - Sont interdits dans le département de la Guyane et en tout temps la destruction ou l'enlèvement des oeufs et des nids, la mutilation, la destruction, la capture ou l'enlèvement, la naturalisation ou, qu'ils soient vivants ou morts, le transport, le colportage, l'utilisation, la mise en vente, la vente ou l'achat de spécimens des espèces de tortues marines suivantes:

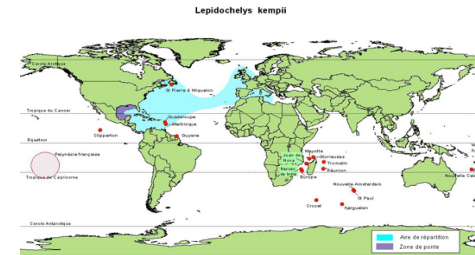
Tortue luth (*Dermochelys coriacea*);  
Tortue caouanne (*Caretta caretta*);  
Tortue olivâtre (*Lepidochelys olivacea*);  
Tortue de Ridley (*Lepidochelys kempi*);  
Tortue à écailles (*Eretmochelys imbricata*);  
Tortue verte (*Chelonia mydas*).

Art. 2. - Le directeur de la protection de la nature et le directeur des pêches maritimes et des cultures marines sont chargés, chacun en ce qui le concerne, de l'exécution du présent arrêté, qui sera publié au Journal officiel de la République française.

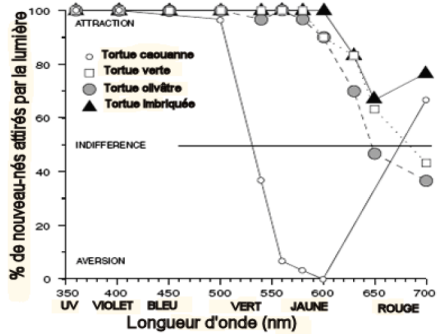
Fait à Paris, le 17 juillet 1991.

Le ministre de l'environnement,  
Pour le ministre et par délégation:  
Le directeur de la protection de la nature,  
F. LETOURNEUX

Le secrétaire d'Etat à la mer,  
Pour le secrétaire d'Etat et par délégation:  
Le directeur des pêches maritimes et des cultures marines,  
C. BERNET



# Effet de la pollution lumineuse



# Les problèmes de la définition typologique

Le polymorphisme intra-spécifique (exemple *Homo sapiens*) ou le dimorphisme sexuel



## Les problèmes de la définition typologique: Les espèces jumelles

Exemple d'*Heliconius charithonia* et *Heliconius peruvianus*



L'œuf de cet insecte contient du cyanure et d'autres éléments toxiques provenant des plantes que les adultes ont mangées.

JIGGINS C. D., N. DAVIES 2008. Genetic evidence for a sibling species of *Heliconius charithonia* (Lepidoptera; Nymphalidae). — *Biological Journal of the Linnean Society* 64 (1): 57-67.

## L'identification génétique

	<i>charithonia</i>		<i>peruvianus</i>
	Ecuador	Caribbean	Ecuador
<i>Gpi</i> (N)	<i>Glucose-6-phosphate isomerase</i>		
250	21	7	29
200	—	0.071	—
180	0.024	0.071	—
100	0.048	0.286	0.052
80	0.833	0.429	0.690
60	—	—	0.138
	0.095	0.143	0.121
<i>Got-f</i> (N)	<i>Glutamate oxaloacetate transaminase</i>		
100	20	7	29
80	0.075	—	1.000
60	0.925	0.929	—
	—	0.071	—
<i>Got-s</i> (N)	<i>Glutamate oxaloacetate transaminase</i>		
-20	21	7	29
-35	—	—	0.069
-100	—	—	0.069
	1.000	1.000	0.862

JIGGINS C. D., N. DAVIES 2008. Genetic evidence for a sibling species of *Heliconius charithonia* (Lepidoptera; Nymphalidae). — *Biological Journal of the Linnean Society* 64 (1): 57-67.

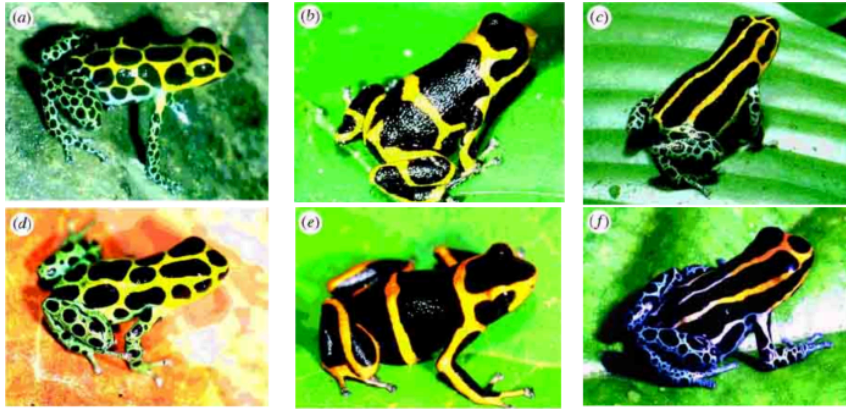
## L'identification génétique

	<i>charithonia</i>		<i>peruvianus</i>
	Ecuador	Caribbean	Ecuador
<i>La-f</i> (N)	<i>Leu-Ala peptidase</i>		
100	21	7	28
90	0.976	1.000	—
	0.024	—	1.000
<i>La-s</i> (N)	<i>Leu-Ala peptidase</i>		
110	21	7	28
105	0.024	—	—
100	0.071	—	0.036
90	0.905	1.000	0.911
	—	—	0.054

## Le mimétisme

- Une espèce a la forme, ou la couleur ou l'odeur d'une autre espèce qui présente une toxicité ou un danger.
- L'espèce mimétique sera alors protégée des prédateurs. C'est le mimétisme Batésien.
- Si l'espèce mimétique est elle-même toxique, c'est un mimétisme Müllérien.
- Si c'est l'espèce qui présente un danger qui imite l'espèce inoffensive c'est un mimétisme Mertensien.

## Exemple d'un mimétisme Müllerien



(a - c) Différents morphes de la même espèce de grenouille arboricole amazonienne, *Dendrobates imitator*. Ces morphes correspondent à différentes populations. Chacun de ces morphes est sympatrique avec une autre espèce de *Dendrobates* qui est montrée directement sous le morphe [de d à f : *Dendrobates variabilis* (Tarapoto), *Dendrobates fantasticus* (Huallaga Canyon) et *Dendrobates ventrimaculatus* (Yurimaguas)].

## Exemple d'un mimétisme Mertensien



*Micrurus tener*  
(Elapidae) – Mexique  
et sud des USA



*Lampropeltis triangulum annulata*  
(Colubridae) – Endémique du  
Mexique

Pour distinguer un mimétisme Mertensien d'un mimétisme Batésien, il est nécessaire de connaître le caractère plésiomorphe.

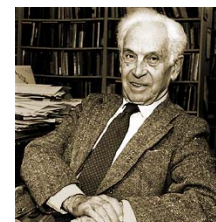
## Exemple d'un mimétisme Mertensien



## Concept biologique de l'espèce

- Les espèces sont des groupes de populations naturelles, effectivement ou potentiellement interfécondes, qui sont génétiquement isolées d'autres groupes similaires. Cette espèce doit pouvoir engendrer une progéniture viable et féconde.

Ernst Mayr, 1942 et après



Ernst Mayr  
1904-2004

## Concept biologique de l'espèce

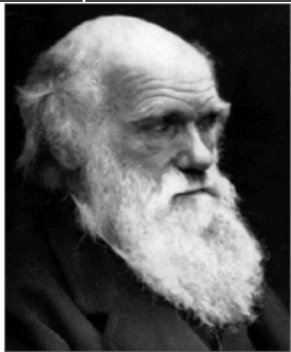
- John Ray, 1627- 1705, est le premier à définir l'espèce sur la base de la reproduction.
- Dans son *Historia plantarum*, 1686-1704, Ray indique ainsi que les plantes ne peuvent pas transmettre à leurs descendances des caractéristiques accidentelles acquises.
- Il précise que les individus appartenant à une espèce donnée engendrent des individus identiques à eux. Il souligne également l'absence de descendance fertile à un croisement entre deux individus d'espèces différentes.



## Les fossiles

- Cette définition ne peut s'appliquer aux fossiles, on utilisera alors le concept typologique de l'espèce.
- On regroupera au sein de la même espèce un individu qui présentera de très fortes ressemblances avec le « type » de l'espèce déposé dans un musée.
- La définition typologique n'est qu'un reflet de la définition basée sur l'interfécondité.
- L'espèce est la « catégorie naturelle » de la classification. C'est le seul niveau taxonomique qui possède une définition stricte.

## Apparition de nouvelles espèces: La spéciation



1809 -1882

- Il existe plusieurs modèles de spéciation, le plus couramment admis est la spéciation allopatrique proposée originellement par Charles Darwin et Alfred Russel Wallace



1823 -1913

## La spéciation allopatrique

Le voyage du Beagle 1831-1836

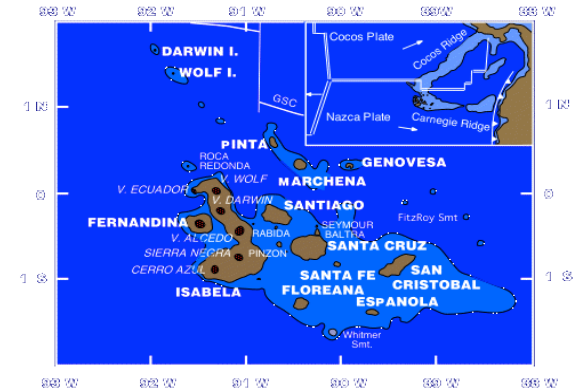




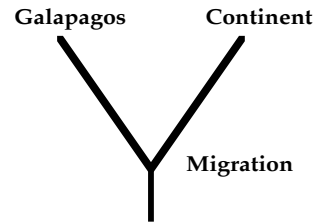
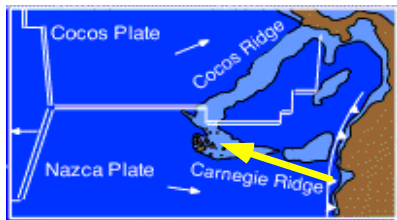
# Les pinsons des Galapagos



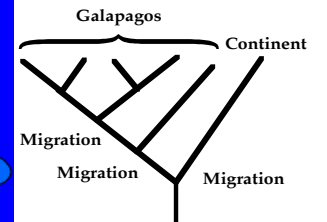
# Les Galapagos



# Spéciation allopatrique



# Spéciations allopatriques insulaires



Alfred Russel Wallace, "On the physical geography of the Malay Archipelago", Journal of the Royal Geographical Society, Vol.33, 1863, p.217-234.

## La ligne de Wallace



## Historique de la ligne de Wallace

- Wallace décrit, dans un exposé lu en 1859 et publié en 1860, la présence d'une discontinuité géographique dans la composition de la faune de l'Insulinde entre Bali et Lombok (deux îles de la Sonde) et entre Bornéo et Célèbes (Sulawesi).
- Wallace traça la ligne séparant les régions indo-malaise et austro-malaise sur une carte publiée en 1863.



## Ligne ou zone d'interpénétration

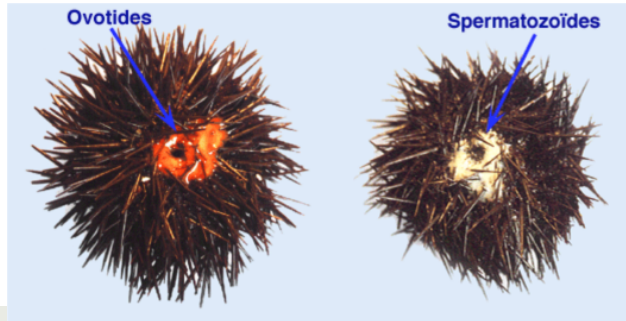
- Jusqu'au début du xxe siècle, d'autres lignes de démarcation ont été tracées pour établir des limites biogéographiques à la distribution de la faune d'Asie et d'Australie.
  - La ligne de Muller (1846) basée sur l'écologie (critère d'aridité).
  - La ligne de Murray (1866) basée sur la distribution des Mammifères.
  - La ligne de Lydekker (1896) basée sur la distribution des Mammifères.
  - La ligne des Sclater (1899) basée sur la distribution des Mammifères.
  - La ligne de Weber (1902) basée sur la distribution des Poissons d'eau douce.

## Mise en place de barrières reproductives

- Suite à la séparation en deux ensembles, chacune des formes évoluera séparément de l'autre. Des différences apparaîtront alors simplement par le jeu des mutations retenues au cours de l'évolution.
- Si les différences acquises interviennent dans le choix du partenaire sexuel, alors les deux formes ne se reconnaîtront plus comme partenaire potentiel.
- On parlera de barrières pré-zygotique.
- Il peut s'agir aussi de problème purement de taille (exemple Chihuahua et Saint-Bernard).

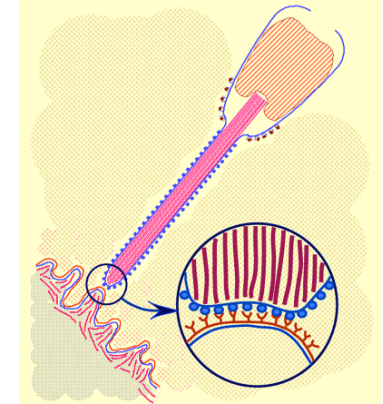
## Exemple de barrière pré-zygotique

- Chez les oursins, il n'y a ni accouplement ni amplexus. La fécondation est externe.
- Les ovotides et les spermatozoïdes sont libérés dans l'eau de mer au moment du frai, par 5 pores génitaux situés au pôle aboral de l'animal.



## Les différents niveaux permettant d'empêcher la formation d'hybride chez les oursins

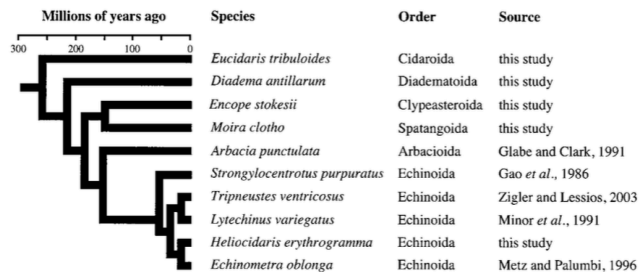
- 1/ L'ovotide attire le spermatozoïde par un peptide présentant une spécificité d'espèce.
- 2/ La bindine est une protéine stockée dans la vésicule acrosomiale est reconnue par un récepteur spécifique au niveau de l'ovotide.



ZIGLER K. S., H. A. LESSIOS 2003. 250 million years of bindin evolution. — *Biology Bulletin* **205** (1): 8-15.

## Evolution de la bindin

- L'étude de la bindine a été pratiquée chez des espèces de 6 ordres d'oursins représentant 250 millions d'années d'évolution.



ZIGLER K. S., H. A. LESSIOS 2003. 250 million years of bindin evolution. — *Biology Bulletin* **205** (1): 8-15.

## Evolution de la bindin

- Over this span of evolutionary time there has been (1). remarkable conservation in the core region of bindin, particularly in a stretch of 29 amino acids that has not changed at all; (2). conservation of a motif of basic amino acids at the cleavage site between preprobindin and mature bindin; (3). more than a twofold change in length of mature bindin; and (4). emergence of high variation in the sequences outside the core, including the insertion of glycine-rich repeats in the bindins of some orders, but not others.

Number of amino acids in three regions of the mature bindin in 10 genera

	5'	Core	3'	Total
<i>Euclidaris</i>	101	55	60	216
<i>Diadema</i>	148	55	215	418
<i>Encope</i>	82	55	56	193
<i>Moira</i>	138	55	94	287
<i>Arbacia</i>	105	55	73	233
<i>Lytechinus</i>	103	55	60	218
<i>Tripneustes</i>	88	55	68	211
<i>Strongylocentrotus</i>	82	55	99	236
<i>Helicoidaris</i>	78	55	73	206
<i>Echinometra</i>	111	55	75	241

5' and 3' regions are defined relative to the conserved core.

## Sélection darwinienne positive

- La sélection darwinienne est souvent vue comme étant une purge de mutations à effet délétère. Il s'agit d'une sélection darwinienne négative.
  - La sélection darwinienne négative correspond donc à une sélection permettant le maintien d'une fonction.
- Parfois un mutant a un avantage sélectif; on parlera alors de sélection darwinienne positive.
  - La sélection darwinienne positive correspond à l'acquisition d'une nouvelle fonction.

## Alignement de séquences codantes

- L'alignement peut-être sans difficulté, par exemple c'est la cas avec la plupart des séquences codantes
  - Mais...changement temporaire du cadre de lecture !

```

Xenope1 ATGAGGCAATGGTAAATGCTAACAGCTCTCATTGGAGTAGGCTTTCTGTTCTTCCGCTTACCGGAGATCCCTGGCTATGAGAACTTCAAGTTATG
Xenope2 ATGAGGCCATTGGTAAATGCTAACAGCTCTCATTGGAGTAGGCTTTCTGTTCTTCCGCTTACCGGAGAGCAGCAGCATTCTGGCTATGAGAACTTCAAGTTATG
Caiman ATGAGGGGCTGGATGTTGATCACTTGCCTACTAGGTGCAAGATTTGCTATAGCATTGCTCCCGCAGCAGATCATCTGGCTATGAGAACTTCAAGTTATG
HSX ATGAGGACCTGGATTTTGTATGCTGCTGCTGGGAGCAGCTTTTGCTATGCTCTACCCAGCTCATCTGGGACCCCTGGCTATGAGAACTTCAAGTTATG
Cavia ATGAGGACCTGGATTTTGTATGCTGCTGCTGGGAGCAGCTTTTGCTATGCTCTACCCAGCTCATCTGGGACCCCTGGCTATGAGAACTTCAAGTTATG
HSY ATGAGGACCTGGATTTTGTATGCTGCTGCTGGGAGCAGCTTTTGCTATGCTCTACCCAGCTCATCTGGGACCCCTGGCTATGAGAACTTCAAGTTATG
HSX ATGAGGACCTGGATTTTGTATGCTGCTGCTGGGAGCAGCTTTTGCTATGCTCTACCCAGCTCATCTGGGACCCCTGGCTATGAGAACTTCAAGTTATG
U51195/Rat ATGAGGACCTGGATTTTGTATGCTGCTGCTGGGAGCAGCTTTTGCTATGCTCTACCCAGCTCATCTGGGACCCCTGGCTATGAGAACTTCAAGTTATG
House ATGAGGACCTGGATTTTGTATGCTGCTGCTGGGAGCAGCTTTTGCTATGCTCTACCCAGCTCATCTGGGACCCCTGGCTATGAGAACTTCAAGTTATG
U67130/Rat ATGAGGACCTGGATTTTGTATGCTGCTGCTGGGAGCAGCTTTTGCTATGCTCTACCCAGCTCATCTGGGACCCCTGGCTATGAGAACTTCAAGTTATG
Fig ATGAGGACCTGGATTTTGTATGCTGCTGCTGGGAGCAGCTTTTGCTATGCTCTACCCAGCTCATCTGGGACCCCTGGCTATGAGAACTTCAAGTTATG
U60562/Rat ATGAGGACCTGGATTTTGTATGCTGCTGCTGGGAGCAGCTTTTGCTATGCTCTACCCAGCTCATCTGGGACCCCTGGCTATGAGAACTTCAAGTTATG
EquusXAmel ATGAGGACCTGGATTTTGTATGCTGCTGCTGGGAGCAGCTTTTGCTATGCTCTACCCAGCTCATCTGGGACCCCTGGCTATGAGAACTTCAAGTTATG
EquusYAmel ATGAGGACCTGGATTTTGTATGCTGCTGCTGGGAGCAGCTTTTGCTATGCTCTACCCAGCTCATCTGGGACCCCTGGCTATGAGAACTTCAAGTTATG
    
```

## Acquisition d'une nouvelle fonction

- Sur une protéine, la fonction résulte de l'interaction entre la structure de la protéine et l'environnement moléculaire. La structure résulte elle de la conformation de la protéine et donc de la succession d'acides aminés.
- La marque d'une sélection darwinienne positive diversifiante peut donc être recherchée en recherchant si les substitutions ont plus souvent changé un acide aminé qu'attendu au hasard.

## Retour au code génétique...

### Le code génétique

		Deuxième nucléotide								
		U		C		A		G		
U	UUU	phénylalanine	UCU	sérine	UAU	tyrosine	UGU	cystéine	U C A G	
	UUC		UCC			UAC		UGC		
	UUA	leucine	UCA		UAA	STOP	UGA	STOP		
UUG	UCG		UAG		UGG	tryptophane				
C	CUU	leucine	CCU	proline	CAU	histidine	CGU	arginine	U C A G	
	CUC		CCC		CAC		CGC			
	CUA		CCA		CAA	glutamine	CGA			
CUG	CCG	CAG		CGG						
A	AUU	isoleucine	ACU	thréonine	AAU	asparagine	AGU	sérine	U C A G	
	AUC		ACC		AAC		AGC			
	AUA	ACA	AAA		lysine	AGA	arginine			
AUG	méthionine	ACG	AAG		AGG					
G	GUU	valine	GCU	alanine	GAU	acide aspartique	GGU	glycine	U C A G	
	GUC		GCC		GAC		GGC			
	GUA		GCA		GAA	acide glutamique	GGA			
GUG	GCG	GAG		GGG						



## Les mutations dans les codons

- On peut classer les positions des codons en diverses catégories:
  - Celles qui quand elles sont mutées, ne changent pas l'acide aminé; par exemple la position 3 d'UCU, quelque soit le changement, donnera toujours une sérine
  - Celles qui quand elles sont mutées, changent l'acide aminé dans deux cas sur 3; par exemple la troisième position de AAU restera de l'asparagine si elle est changée en C mais deviendra de la lysine sinon
  - Celles qui quand elles sont mutées, changent l'acide aminé à tous les coups; par exemple tous les secondes positions.

## Dénombrement des mutations

- On peut donc classer les mutations :
  - selon qu'elles touchent un site dit-synonyme, c'est à dire qu'à ce site on sait que l'acide aminé ne changera pas; on appelle Ks ce taux de mutations
  - selon qu'elles touchent un site dit-non synonyme, c'est à dire qu'à ce site on sait que l'acide aminé changera; on appelle Ka ce taux de mutations
- Le ratio Ka/Ks nous donne une information sur le type de sélection.

## Dénombrement des mutations

- COMERON J. M. 1995. A method for estimating the numbers of synonymous and nonsynonymous substitutions per site. — *Journal of Molecular Evolution* **41**: 1152-1159.
- INA Y. 1995. New methods for estimating the numbers of synonymous and nonsynonymous substitutions. — *Journal of Molecular Evolution* **40**: 190-226.
- LI W.-H. 1993. Unbiased estimation of the rates of synonymous and nonsynonymous substitution. — *Journal of Molecular Evolution* **36**: 96-99.
- LI W.-H., C.-I. WU AND C.-C. LUO 1985. A new method for estimating synonymous and nonsynonymous rates of nucleotide substitution considering the relative likelihood of nucleotide and codon changes. — *Molecular Biology and Evolution* **2** (2): 150-174.
- MIYATA T., T. YASUNAGA 1980. Molecular evolution of mRNA: a method for estimating evolutionary rates of synonymous and amino acid substitution from homologous nucleotide sequences and its application. — *Journal of Molecular Evolution* **16**: 23-26.
- NEI M., T. GOJOBORI 1986. Simple methods for estimating the numbers of synonymous and nonsynonymous nucleotide substitutions. — *Molecular Biology and Evolution* **3**: 418-426.
- YANG Z., R. NIELSEN 1998. Synonymous and nonsynonymous rate variation in nuclear genes of mammals. — *Journal of Molecular Evolution* **46** (4): 409-418.

## Ratio Ka/Ks (ou dn/ds ou Pn/Ps)

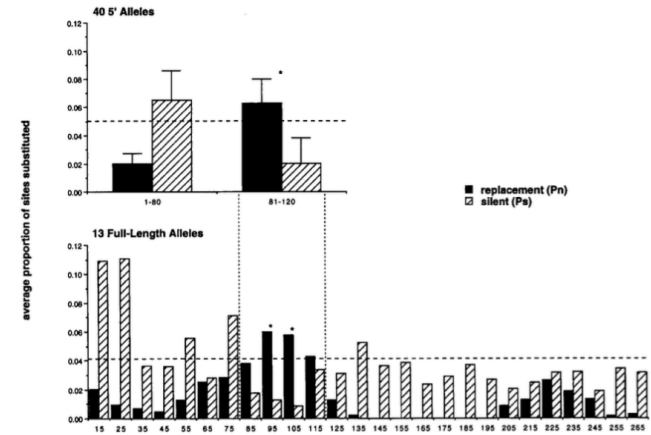
- Ka/Ks=1**: Le taux de substitutions sur les sites non-synonymes est le même que le taux de mutations sur les sites synonymes. Donc les mutations se fixent indépendamment du fait que la séquence protéique (donc par extension la fonction) est changée ou non.
  - Il s'agit d'une évolution neutre
- Ka/Ks<1**: Le taux de substitutions sur les sites synonymes est plus important que sur les sites non-synonymes
  - Il s'agit d'une évolution darwinienne négative

## Ratio Ka/Ks (ou dn/ds ou Pn/Ps)

- **Ka/Ks > 1**: Le taux de substitutions sur les sites non-synonymes est plus important que le taux de substitutions sur les sites synonymes. Donc les mutations qui se sont fixées sont préférentiellement celles qui changent la séquence protéique (donc par extension la fonction).
- Il s'agit d'une évolution darwinienne positive diversifiante

METZ E. C., S. R. PALUMBI 1996. Positive selection and sequence rearrangements generate extensive polymorphism in the gamete recognition protein bindin. — *Molecular Biology and Evolution* **13** (2): 397-406.

## Ratio Ka/Ks (ou dn/ds ou Pn/Ps)



## Calcul du taux de substitutions

Lorsque l'on veut calculer ce taux, il convient d'avoir au moins deux séquences alignées. Par exemple ici l'exon 3 de l'amélogénine (gène majeur impliqué dans la formation de l'email) chez la souris et l'homme:

		1		2		3		4		4
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	8
<b>Humain:</b>	<b>ACCACCTCATCCTGGGCACCCTGGTTATATCAACTTCAGCTATGAGGT</b>									
<b>Souris:</b>	<b>ACCACCTCATCCTGGAAGCCCTGGTTATATCAACTTAAGCTATGAGGT</b>									
			***					*		

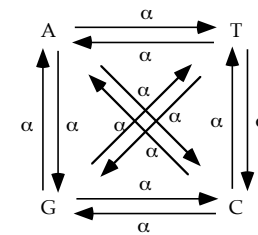
Sur les 48 positions analysées, on dénombre 4 différences (\*). Pour calculer le taux de substitution, il convient de prendre en compte le fait qu'une même position peut muter plusieurs fois au cours de l'évolution et donc le taux observé est une sous-estimation du taux réel.

Pour calculer le taux réel, il faut définir un modèle d'évolution des nucléotides. On étudiera ici le modèle de Jukes et Cantor (1969), les modèles plus généraux seront cités simplement à la fin.

## Modèle d'évolution des bases

Soit  $\alpha$  la probabilité qu'une base  $X_1$  mute en une autre base  $X_2$  en un temps  $t$  (figure 2). Comme il y a 4 bases au total, la probabilité que  $X_1$  change pendant le temps  $t$  est  $3\alpha$  et la probabilité qu'il ne change pas est simplement  $1-3\alpha$ .

Figure 2: Les 12 types de mutations possibles dans le modèle de Jukes et Cantor (1969) à un seul paramètre.



On peut donc écrire  $P_{AA}(t=1)$  la probabilité qu'une base A présente à un site au temps  $t=0$  soit toujours A au temps  $t=1$  et  $P_{AX}(t=1)$  la probabilité qu'une base A présente à un site au temps  $t=0$  soit G, C ou T au temps  $t=1$ :

$$P_{AA}(t=1) = 1 - 3\alpha$$

$$P_{AX}(t=1) = 3\alpha$$

## Suite...

La probabilité qu'au temps  $t=2$  il y ait un A est calculée en prenant en compte qu'il est possible qu'au temps  $t=1$  il y ait un A ( $P_A(t=1)$ ) ou une autre base ( $1-P_A(t=1)$ ). S'il y a un A, il faut qu'il y reste, soit une probabilité de  $(1-3\alpha)$  et s'il n'y a pas de A, il faut que la base en question le devienne soit une probabilité de  $\alpha$ .

D'où:

$$(P_A(t=2)) = (1-3\alpha) \cdot (P_A(t=1)) + \alpha \cdot (1-P_A(t=1))$$

Et en généralisant:

$$(P_A(t+1)) = (1-3\alpha) \cdot (P_A(t)) + \alpha \cdot (1-P_A(t))$$

D'où

$$\Delta P_A(t) = P_A(t+1) - P_A(t) = -3\alpha P_A(t) + \alpha \cdot (1-P_A(t)) = -4\alpha P_A(t) + \alpha$$

En rendant continu le modèle,  $\Delta P_A(t)$  est le taux de changement au temps  $t$ ,

$$\frac{dP_A(t)}{dt} = -4\alpha P_A(t) + \alpha$$

## Solution...

Ce qui est une équation différentielle du premier ordre avec comme solution:

$$P_A(t) = \frac{1}{4} + \left( P_A(0) - \frac{1}{4} \right) e^{-4\alpha t}$$

Si le nucléotide est A au temps 0, alors  $P_A(t=0)=1$  d'où:

$$P_A(t) = \frac{1}{4} + \frac{3}{4} e^{-4\alpha t}$$

Si le nucléotide n'est pas A au temps 0, alors  $P_A(t=0)=0$  d'où:

$$P_A(t) = \frac{1}{4} - \frac{1}{4} e^{-4\alpha t}$$

Comme dans le modèle de Juke et Cantor tous les nucléotides sont traités identiquement, on peut généraliser l'équation avec  $i$  et  $j$  des nucléotides différents:

$$P_{ii}(t) = \frac{1}{4} + \frac{3}{4} e^{-4\alpha t}$$

$$P_{ij}(t) = \frac{1}{4} - \frac{1}{4} e^{-4\alpha t}$$

## Le taux de substitutions

A partir du modèle de Juke et Cantor, la proportion de nucléotides identiques entre deux séquences qui ont divergées depuis un temps  $t$  est:

$$I(t) = \frac{1}{4} + \frac{3}{4} e^{-8\alpha t}$$

Notez le 8 en exposant plutôt que le 4, car il y a un temps  $t$  pour aller de la séquence ancêtre à une des deux séquences et encore un temps  $t$  pour aller de la séquence ancêtre à l'autre séquence soit une divergence totale de  $2t$  entre deux séquences qui ont divergé depuis un temps  $t$ .

La probabilité que deux séquences soient différentes à un site après ce même temps  $t$  est donc  $p=1-I(t)$ :

$$p = \frac{3}{4} (1 - e^{-8\alpha t})$$

D'où

$$8\alpha t = -\ln\left(1 - \frac{4}{3} p\right)$$

Equation 5

## Suite et fin...

La valeur  $t$  est inconnue, par contre on peut estimer  $K$ , le nombre réel de substitution par site depuis la divergence entre les deux séquences (qui prend donc en compte les événements multiples).

Sous le modèle de Juke et Cantor, on a  $K=2(3\alpha t)$  où  $3\alpha t$  est le nombre moyen réel de substitutions par site sur une des lignées.

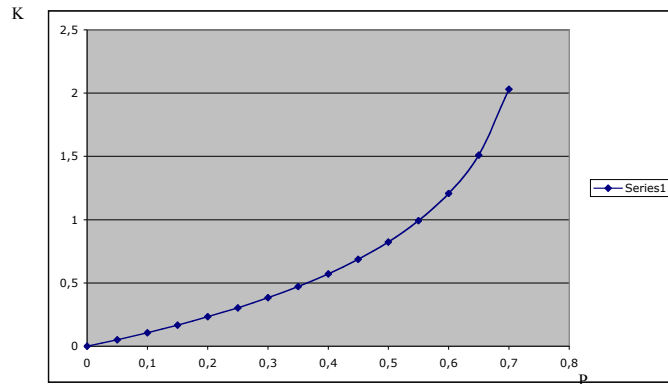
En remplacement  $8\alpha t$  par son équivalent en fonction de  $K$  dans l'équation 5, on a:

$$K = -\frac{3}{4} \ln\left(1 - \frac{4}{3} p\right)$$

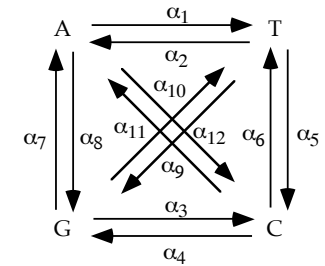
Pour résumer, deux séquences qui ont une proportion  $p$  de bases différentes ont subi  $K$  mutations par site. Par exemple, sur 48 bases, les deux séquences précédentes ont 4 différences, soit  $p=4/48=1/12=0,083$  d'où  $K=0,088$ .

On peut montrer que  $K > p$ , ce qui est logique car dans l'estimation de  $p$  on perd les événements multiple de mutations sur une même base.

## P versus K



## Généralisation



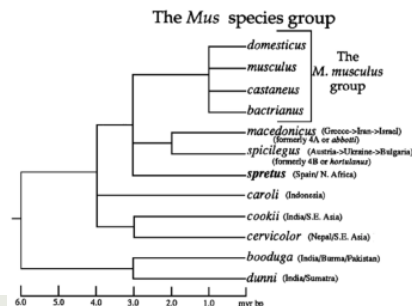
Ce modèle ne prend en compte qu'un seul paramètre pour décrire les mutations,  $\alpha$ , alors que l'on sait, par exemple, que les transitions ( $A \leftrightarrow G$ ) et ( $C \leftrightarrow T$ ) sont plus fréquentes que les transversions ( $C \leftrightarrow A$ ), ( $C \leftrightarrow G$ ), ( $T \leftrightarrow A$ ), ( $T \leftrightarrow G$ ). Par ailleurs, le C des dinucléotides CpG est souvent méthylé et a tendance à muter en T lors de la réplication. Chez les procaryotes, c'est le premier T des dinucléotides TpT.

La généralisation complète du modèle fait appel à 12 paramètres (figure 3) mais on ne sait pas le résoudre pour l'instant. Des versions intermédiaires sont disponibles et le modèle le plus fréquemment utilisé est le modèle à 2-paramètres de Kimura (1980) qui prend en compte une différence dans le taux de transitions vs. transversions.

BHATTACHARYYA T., S. GREGOROVA, O. MIHOLA, M. ANGER, J. SEBESTOVA, P. DENNY, P. SIMECEK AND J. FOREJT 2013. Mechanistic basis of infertility of mouse intersubspecific hybrids. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **110** (6): E468-477.

## Barrière post-zygotique

- La fécondation se fait, mais le développement avorte plus ou moins tôt et l'hybride est stérile, souvent chez un seul sexe.
- Exemple: *Mus musculus* et *Mus spretus* (1 MA de divergence)

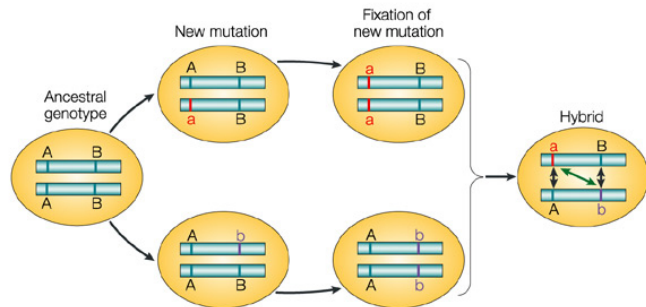


## Origine génétique de l'interstérilité

- Hybrid sterility (HS) is a postzygotic reproductive isolation mechanism contributing to the genesis of new species. It occurs when two parental forms, each which is fertile, produce a sterile hybrid.
- The widespread occurrence of HS in animal and plant species puzzled evolutionary biologists until Theodosius Dobzhansky and later Herman Muller devised a two-gene model now termed "Dobzhansky-Muller (D-M) incompatibility". The model postulates functional incompatibility of a minimum of two interacting genes that, after independent evolution in two related taxa, lose their ability to cooperate when combined in a hybrid.



## Dobzhansky–Muller incompatibility



Nature Reviews | Genetics

Explique les anomalies de développement et la mortalité embryonnaire

John Burdon Sanderson  
Haldane (1892-1964)



## Règle d'Haldane

- Haldane's rule is an observation in the early stage of speciation. It was formulated in 1922 by the British evolutionary biologist J.B.S. Haldane.
- Haldane's Rule states that in a species hybrid if only one gender is inviable or sterile, this is more likely to affect the heterogametic sex, that is, the sex that has two different, rather than two identical, sex chromosomes (in mammals, for example, this would be the male, since males have XY sex chromosomes, females have XX).

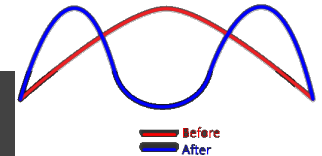
John Burdon Sanderson  
Haldane (1892-1964)



## Règle d'Haldane

- The dominance hypothesis: Heterogametic hybrids are affected by all X-linked alleles (be they recessive or dominant) causing incompatibilities due to divergent alleles being brought together. However, homogametic hybrids are only affected by dominant deleterious X-linked alleles. Heterogametic hybrids, which carry only a single copy of a given X-linked gene, will be affected by mutations regardless of dominance. Thus, an X-linked incompatibility between diverging populations is more likely to be expressed in the heterogametic sex than homogametic sex.

## Spéciation sympatrique



### ■ Sélection disruptive

- Acquisition d'une résistance à un polluant chez une plante (exemple, synthèse d'une protéine détoxifiante) mais poussant moins bien sur sol non pollué car la synthèse de la nouvelle protéine a un coût.
- Les hybrides, étant intermédiaires entre les parents, sont supplantés par ceux-ci sur milieu pollué (détoxification moins efficace) et sur milieu non-pollué (coût de la production de la protéine détoxifiante inutile dans ce milieu).
- Cette situation sélectionne rapidement un mécanisme empêchant la formation d'hybrides (pollen non-reconnu).

# Le problème de l'espèce...



*Dermochelys coriacea*



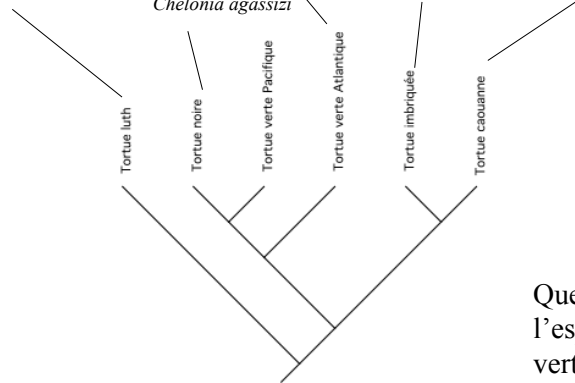
*Chelonia mydas*



*Eretmochelys imbricata*



*Caretta caretta*



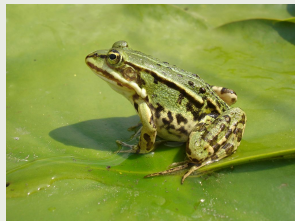
Que penser de l'espèce Tortue verte, *Chelonia mydas* ?

# La concept biologique de l'espèce

- L'interfécondité est une plésiomorphie du groupe, il est donc normal qu'une espèce définie sur ce critère puisse être paraphylétique.
- L'espèce basée sur l'interfécondité ne devrait donc pas être une catégorie systématique dans la systématique phylogénétique.

# Le klepton *Rana kl. esculenta*

Marc Girondot, Université Paris Sud

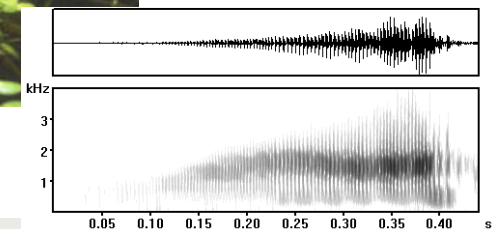


# *Rana kl. esculenta*



© Stéphane Vit z hum

Grenouille verte

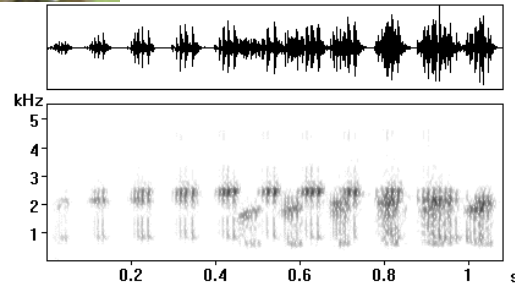


## Rana ridibunda



© Stéphane Vitzthum

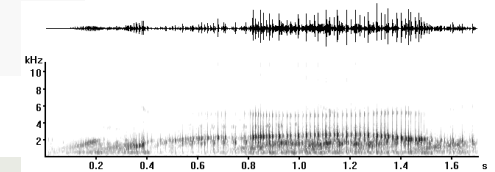
Grenouille rieuse



## Rana lessonae



Petite Grenouille verte ou Grenouille de Lessona



## L'origine hybridogénétique de *Rana esculenta*

La grenouille hémiclonale *Rana esculenta* (génotype RL), un hybride entre *R. ridibunda* (RR) et *R. lessonae* (LL), élimine le L génome de sa lignée germinale et transmet de façon clonale le génome R (phénomène appelé hybridogénèse).

RL x RR -> RR  
RL x LL -> RL  
RL x RL -> RR †

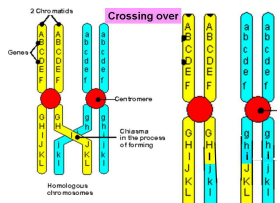
Les mâles RL (XY) sont en général peu fertiles, le croisement s'effectue donc principalement par les femelles RL.

## Conséquence

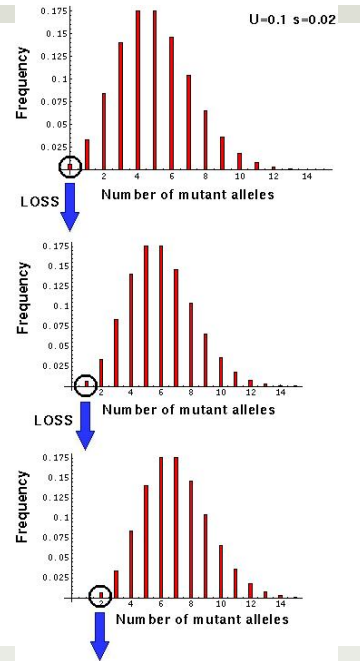
Le génome R d'*esculenta* ne subit jamais de crossing-over alors que son génome L provient de *lessonae* où il subit bien des crossing-overs.

Un chromosome qui possède deux mutations létales récessives et qui subit un CO peut revenir à un état à une seule mutation.

Au contraire, s'il ne subit jamais de CO, il ne peut revenir à un nombre moindre de mutations. On aura alors accumulation de mutations létales récessives sur les chromosomes R d'*esculenta*.



# Accumulation de mutations par le cliquet de Müller



# Variation autour de ce modèle

- D'autres couples d'espèces existent;
- par exemple le système L-E (*Rana lessonae* et de l'hybridogène *Rana esculenta* (*Rana lessonae* x *Rana ridibunda*)), le système P-G (*Rana perezi* et l'hybridogène *Rana grafi* (*Rana perezi* x *Rana ridibunda*))

*Rana grafi*

