


**FACULTÉ
DES SCIENCES
D'ORSAY**

L'espèce dans la classification

Marc Girondot

1

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 Ridgely (*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.

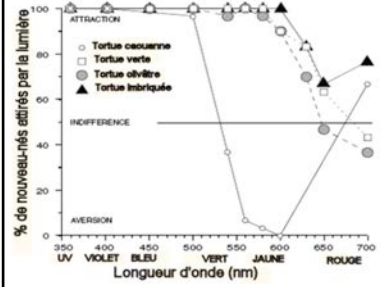


Le ministre de l'environnement,
 Pour le ministre et par délégation:
 Le directeur de la protection de la nature,
 F. LETOURNEUX

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

2

Effet de la pollution lumineuse

3

Le type...

- Glossaire de l'édition 1985 du code international de nomenclature zoologique:
- holotype: Un spécimen unique désigné comme le type portant le nom d'une espèce ou d'une sous-espèce quand elle a été décrite, ou bien le spécimen unique utilisé comme type lorsque aucun type n'avait été spécifié.

4

Les problèmes de la définition typologique

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



5

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.

6

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

7

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

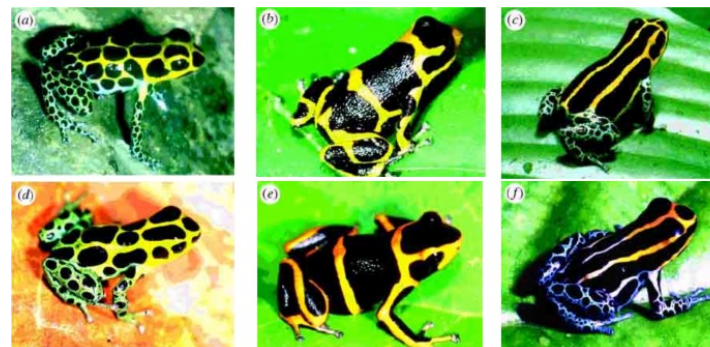
8

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.

9

Exemple d'un mimétisme Müllérien



(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)].

10

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.

11

Exemple d'un mimétisme Mertensien

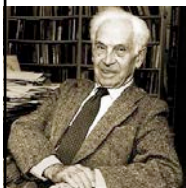


12

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.

Ensr Mayr, 1942 et après



Ernst Mayr
1904-2004

13

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.



14

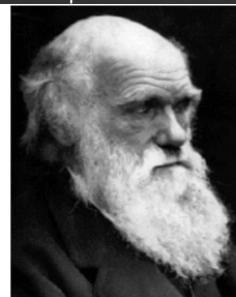
Les fossiles

- 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.

15

Apparition de nouvelles espèces: La spéciation

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



1809 -1882



1823 -1913

16

Spéciations allopatriques insulaires



21

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



22

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.



23

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.

24

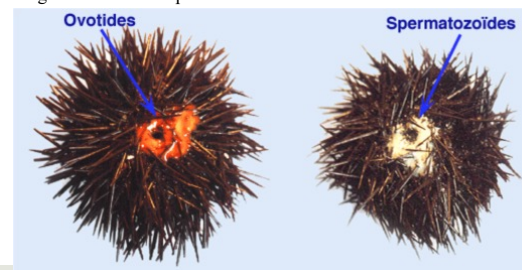
Mise en place de barrières reproductives

- 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).

25

Exemple de barrière pré-zygotique

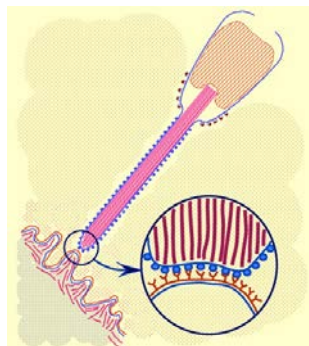
- Chez les oursins, il n'y a ni accouplement ni amplexus. La fécondation est externe.
- Les ovotides et les spermatozoïdes sont libérés dans l'eau de mer au moment du frai, par 5 pores génitaux situés au pôle aboral de l'animal.



26

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.

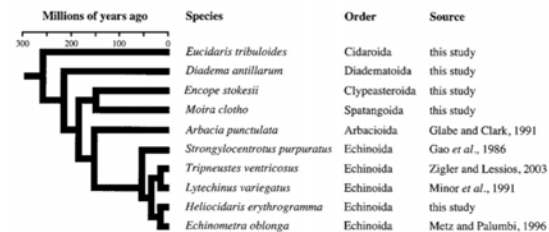


27

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.



28

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

Evolution de la bindin

- Au cours de l'évolution, il y a eu (1) une conservation remarquable dans la région centrale de la bindine, en particulier dans un tronçon de 29 acides aminés qui n'a pas du tout changé; (2)une conservation d'un motif d'acides aminés basiques au site de clivage entre la préprobindine et la bindine mature; (3) plus d'un double changement de la longueur de la bindine mature; et (4)une émergence de fortes variations dans les séquences à l'extérieur du coeur, y compris l'insertion de répétitions riches en glycine dans les bindines de certains, mais pas d'autres.

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

	5'	Core	3'	Total
<i>Exiloharis</i>	101	55	60	216
<i>Diadema</i>	148	55	215	418
<i>Encope</i>	82	55	56	193
<i>Molina</i>	138	55	94	287
<i>Arbacia</i>	105	55	73	233
<i>Lonchostus</i>	103	55	60	218
<i>Trigmenetes</i>	88	55	68	211
<i>Strongylocentrotus</i>	82	55	99	236
<i>Haliotisaria</i>	78	55	73	206
<i>Echinommatia</i>	111	55	75	241

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

29

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.

30

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 !

31

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.

32

Retour au code génétique...

Le code génétique

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

33

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.

34

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.

35

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.

36

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

37

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

38

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)

39

BHATTACHARYYA T., S. GREGOROVA, O. MIHOLA, M. ANGER, J. SEBESTOVA, P. DENNY, P. SIMCEK 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)

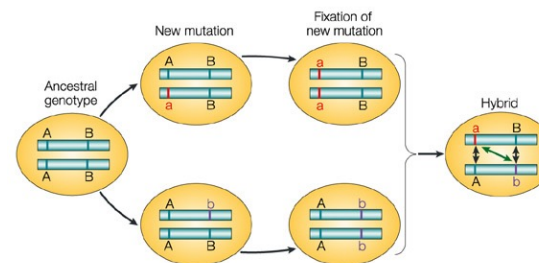
40

Origine génétique de l'interstérilité

- La stérilité des hybrides (HS) est un mécanisme d'isolement reproductif postzygotique contribuant à la genèse de nouvelles espèces. Il se produit lorsque deux formes parentales, chacune fertile, produisent un hybride stérile.
- La généralité de HS chez les espèces animales et végétales a intrigué les biologistes évolutionnistes jusqu'à ce que Theodosius Dobzhansky et plus tard Herman Müller aient conçu un modèle à deux gènes maintenant appelé "l'incompatibilité de Dobzhansky-Müller (D-M)". Le modèle postule l'incompatibilité fonctionnelle d'un minimum de deux gènes en interaction qui, après une évolution indépendante chez deux taxons apparentés, perdent leur capacité à coopérer lorsqu'ils sont combinés dans un hybride.

41

Dobzhansky-Müller incompatibility



Nature Reviews | Genetics

Explique les anomalies de développement et la mortalité embryonnaire

42

John Burdon Sanderson
Haldane (1892-1964)



Règle d'Haldane

- La règle d'Haldane est une observation qui concerne les premiers stades de la spéciation. Elle a été formulée en 1922 par le biologiste évolutionniste britannique J.B.S. Haldane.
- La Règle d'Haldane stipule que dans une espèce hybride, si un seul sexe est inviable ou stérile, cela affectera plus probablement le sexe hétérogamétique, c'est-à-dire le sexe qui a deux chromosomes sexuels différents (par exemple chez les mammifères, ce serait le mâle, puisque les mâles ont des chromosomes sexuels XY, les femelles étant XX).

43

John Burdon Sanderson
Haldane (1892-1964)

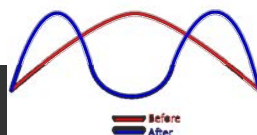


Règle d'Haldane L'hypothèse de dominance

- Les hybrides hétérogamétiques, qui ne portent qu'une seule copie d'un gène lié à l'X, seront affectés par des mutations, indépendamment de la dominance (i.e. qu'ils soient récessifs ou dominants). Par contre, les hybrides homogamétiques ne sont affectés que par les allèles dominants liés à l'X délétères.
- Ainsi, une incompatibilité liée à l'X entre des populations divergentes est plus susceptible d'être exprimée dans le sexe hétérogamétique que dans le sexe homogamétique.

44

Spéciation sympatrique



■ Sélection disruptive

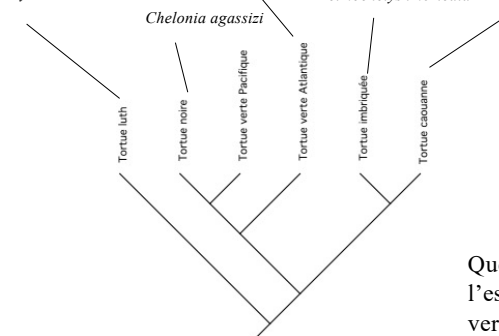
- Acquisition d'une résistance à un polluant chez une plante (exemple, synthèse d'une protéine détoxifiante) mais poussant moins bien sur sol non pollué car la synthèse de la nouvelle protéine a un coût.
- Les hybrides, étant intermédiaires entre les parents, sont supplantés par ceux-ci sur milieu pollué (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).

45

Le problème de l'espèce...



Dermochelys coriacea *Chelonia mydas* *Eretmochelys imbricata* *Caretta caretta*



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

46

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.

47

Le klepton *Rana kl. esculenta*


Marc Girondot, Université Paris Sud





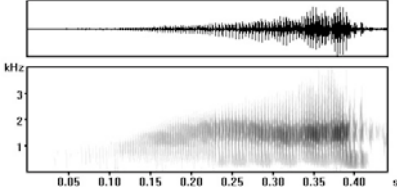
UNIVERSITÉ
PARIS
SUD

48

Rana kl. esculenta




Grenouille verte



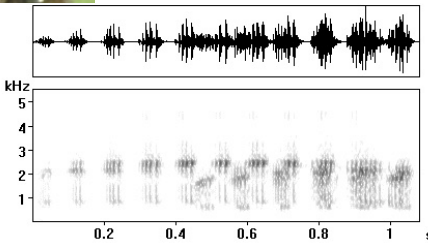




49

Rana ridibunda



Grenouille rieuse

50

Rana lessonae

Petite Grenouille verte ou Grenouille de Lessona





51

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).

$$\begin{aligned} \text{RL} \times \text{RR} &\rightarrow \text{RR} \\ \text{RL} \times \text{LL} &\rightarrow \text{RL} \\ \text{RL} \times \text{RL} &\rightarrow \text{RL} \dagger \end{aligned}$$

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

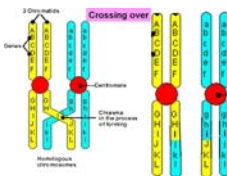
52

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.

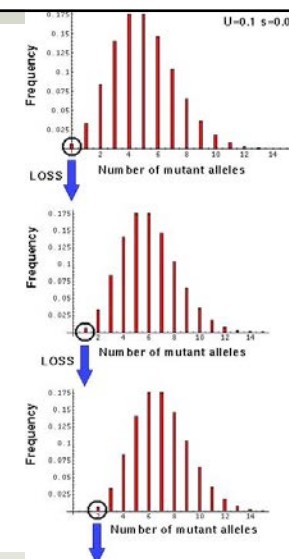
Un chromosome qui possède deux mutations létales récessives et qui subit un CO peut revenir à un état à une seule mutation.

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*.



53

Accumulation de mutations par le cliquet de Müller



54

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



55