

Bibliographie

- Darwin, C. R. (1859). *On the origin of species*. London: John Murray. [Traduction française : *De l'origine des espèces* (1985). Paris: Editions de la Découverte.]
- Donald, M. (1991). *Origins of the modern mind*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Durkheim, E. (1895/1988). *Les règles de la méthode sociologique*. Paris: Flammarion.
- Gould, S. J. (1996). *L'événail du vivant*. Paris: Seuil.
- Leroi-Gourhan, A. (1964). *Le geste et la parole. Tome I: Technique et langage*. Paris: Albin Michel.
- Lewontin, R. C. (1974). *The genetic basis of evolutionary change*. New York: Columbia University Press.
- Sahlins, M. (1977). *The use and abuse of sociobiology: an anthropological critique of sociobiology*. London: Tavistock. [Traduction française : *Critique de la sociobiologie : aspects anthropologiques* (1980). Paris: Gallimard.]
- Spencer, H. (1904). *Autobiography*. London: Williams & Norgate. [Traduction française : *Autobiographie* (1987). Paris: Presses Universitaires de France.]
- Sperber, D. (1996). *La contagion des idées*. Paris: Odile Jacob.
- Stiegler, B. (1994). *La technique et le temps, Vol. 1 : La faute d'Épiméthée*. Paris: Galilée.
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: the new synthesis*. Cambridge, MA : Belknap Press. [Traduction française : *Sociobiologie* (1987). Paris: Editions du Rocher.]

La spéciation chez les primates

Colin P. Groves

Australian National University, Canberra, Australie

Résumé

L'évolution se comprend par la Théorie Synthétique (mutation plus sélection naturelle plus variation stochastique), complétée par les connaissances récentes en matière de mécanismes du génome et de modifications génétiques des populations. Le concept non génétique de mêmes est également important. Il n'y a pas de réelle différence d'évolution en deçà et au-delà du niveau de l'espèce, mais il est nécessaire de savoir comment la spéciation elle-même opère pour comprendre la nature de la diversité biologique. Plusieurs processus ont été proposés pour rendre compte des modes de spéciation observés. La spéciation sympatrique paraît la plus crédible lorsqu'il s'agit d'expliquer ces modes, y compris celui de la spéciation centrifuge.

Mots clés : évolution, diversité, néodarwinisme, espèce, sympatrie.
Key words: evolution, diversity, neodarwinism, species, sympatry.

COMMENT COMPRENDRE LA NATURE DE L'ÉVOLUTION ?

On ne peut imaginer une définition de l'évolution plus satisfaisante et plus explicite que celle proposée par Darwin lui-même : c'est la succession généalogique avec des modifications. Quels en sont les mécanismes ?

La théorie synthétique de l'évolution (Huxley, 1942 ; Ayala et Fitch, 1977) considère l'action de la sélection naturelle sur les mutations génétiques. A la base, il est difficile de nier la validité de cette théorie, toutefois la sélection naturelle est un concept qui reste difficile à définir (Groves, 1989b) : c'est "la perpétuation du plus apte", mais comment définir "le plus apte" autrement que comme "celui qui se perpétue" ? Mieux, peut-être, c'est la perpétuation et/ou la reproduction différentielle — une définition qui n'exclut pas nettement des processus comme la sélection sexuelle et la dérive génétique. Il reste que l'essentiel, la condition *sine qua non* d'un changement génétique, est que celui-ci doit être compatible avec la survie ; ajoutez à ceci la compétition pour la survie, et voilà la sélection naturelle. La fécondité extraordinaire du concept d'"*inclusive fitness*", appliqué en particulier à la vie sociale des animaux, primates compris (Dunbar, 1988), indique que, quasi tautologie ou non, la sélection naturelle offre un instrument analytique d'une grande puissance.

L'autre aspect de la théorie synthétique est la mutation. La majorité des mutations sont probablement neutres (Kimura, 1968), et la plupart des autres ont un effet négatif. Mais les méthodes modernes de la génétique expérimentale, telles que la sélection de clones bactériens (Bennet, Lenski et Mittler, 1992) ou la mutagenèse chez les animaux multicellulaires (White, Squirrell, Arnaud, Lowe et Murray, 1996), ont montré que la fréquence des mutations est plus élevée que l'on a pu croire, et qu'elles peuvent impliquer non seulement des mutations simples mais même un opéron complet (Hall, 1982).

Depuis la théorie synthétique

Une théorie de l'évolution qui compterait sur la seule synthèse serait une théorie encore bien incomplète. Les processus que l'on a proposés ou renouvelés dans les années 60, 70, 80, ou même 90 incluent de nouveaux mécanismes de changement du génome (l'évolution neutre, le Lamarckisme, l'évolution directionnelle, l'effet probable des mutations, l'auto-stop génétique, l'effet Krassilov, le dynamisme moléculaire et les systèmes à homéo-

boite), des modes particuliers d'évolution des populations (l'adaptation, l'équilibre ponctué, le flux fondateur, la homogénéisation, l'hétérochronie, l'effet Baldwin), et enfin des processus non génétiques (les mêmes).

Comment opère le génome ?

L'évolution neutre. On a reconnu très tôt que l'influence du hasard est la règle dans les populations de dimension réduite, mais les biologistes se sont longtemps opposés à l'idée de changement stochastique pour les populations de taille ordinaire. C'est à partir de ses études génétiques chez les primates que Sarich (1967) a compris qu'il existe une certaine régularité dans leur évolution. Sa mesure des distances immunologiques entre les albumines de plusieurs espèces l'a conduit à calculer que deux espèces quelconques diffèrent à peu près autant d'une troisième espèce de parenté plus éloignée. Ceci signifie que les deux espèces proches, après avoir divergé, ont continué à changer à la même vitesse évolutive. En appliquant cette analyse du taux relatif (*Relative Rate Test*) de façon systématique, il a découvert que cette constance de taux s'applique à tous les primates.

Kimura (1968) développa cette idée l'année suivante. Plus les taux sont constants, moins leur détermination par la sélection naturelle semble plausible. Si les formes spécifiques de l'albumine ont une fonction équivalente, leurs changements peuvent être purement stochastiques et avec le temps ils resteront constants. Les changements sont donc neutres.

Aujourd'hui, la biologie moléculaire est passée des comparaisons immunologiques aux déterminations des séquences de l'ADN lui-même. Partout, on trouve que les substitutions ont été effectuées avec une régularité plus ou moins stricte. Les taux varient de séquence en séquence, et l'on trouve souvent des divergences marquées par rapport au taux normal. Il est probable cependant que la majorité des biologistes moléculaires croient à l'existence d'une horloge moléculaire — ou, mieux, à des horloges moléculaires locales s'il n'y a pas de grande horloge globale. On trouve naturellement que les taux sont différents entre séquences géniques différentes (hémoglobines, rapides ; histones, très lentes, ce qui indique simplement l'intervention de la sélection naturelle), et aussi entre celles-ci et les séquences non géniques, ce que l'on appelle l'ADN "rebut" ou non codant (pseudogènes, introns, séquences répétitives). L'utilisation de marqueurs aléatoires (RAPD) a renforcé un succès peut-être inattendu dans la reconstruction des phylogénies (Espinosa et Borowsky, 1998). L'ADN non génique constitue la plus grande partie de l'ADN total, 90% ou plus. On peut donc utiliser les différences

d'ensemble des génomes pour reconstruire les phylogénies (Shibley et Ahlquist, 1984).

Etant donné cette constance dans l'évolution des parties de l'ADN, pourquoi n'en serait-il pas de même pour les séquences qui déterminent des caractères morphologiques et, par voie de conséquence, pour les caractères morphologiques eux-mêmes ?

Le Lamarckisme. L'héritage des caractères acquis est un concept associé au nom de Lamarck. Pas vraiment à juste titre, car Darwin y croyait aussi. Mais il est exact qu'elle représenterait une partie majeure du modèle proposé par Lamarck, et Darwin est venu plus tard. De façon moderne, c'est l'insistance de Steele qui conserve sa respectabilité à ce thème (Groves, 1989b). Steele, Lindley et Blanden (1998) ont récemment énoncé l'argument sous sa forme complète : l'insertion de séquences somatiques, surtout immunologiques, dans le génome (rétrogènes) est bien circonscrite, elle n'est pas rare et elle a des conséquences profondes pour l'évolution.

L'évolution directionnelle. Est-ce qu'une lignée est dans une certaine manière obligée d'évoluer dans une direction particulière ? C'est, sommairement, l'orthogénèse à laquelle nos prédécesseurs ont adhéré pendant la première moitié du 20^e siècle. De nombreuses preuves d'origine génétique indiquent qu'une certaine directionnalité est bien réelle. On peut citer les travaux de Durrillaux, Couturier et Viegas-Pequignot (1981) qui montrent qu'il existe des modes caractéristiques de changement chromosomique dans des groupes différents de primates : chez les lémons, 80% des changements karyotypiques sont des translocations robertsoniennes ; chez les hominoidés, 70% sont des inversions péricentriques ; chez les cercopithecoidés, 44% sont des fissions et 40% sont des inversions péricentriques. Les mutations chromosomiques dans les genres *Homo* et *Cercopithecus*, qu'elles soient observées ou produites par irradiation *in vitro*, ressemblent aux morphologies connues dans les autres espèces. Il semble qu'il y ait des "positions fragiles" qui subissent des mutations dans un sens régulier.

Mentionnons également l'hypothèse du métrachromatisme d'Herstikovitz (1968). Elle concerne des changements de coloration dits unidirectionnels : le décoloré. Elle se base principalement sur l'étude des primates, et du groupe de *Saguinus fuscicollis* en particulier. Que les changements suivent toujours cette séquence ou non, il reste qu'il y a certainement correspondance avec les régularités des mutations homologues connues dans les espèces domestiques, que l'on attend dans une direction principale, les muta-

tions réverses étant beaucoup plus rares. Le principe selon lequel quelques loci sont susceptibles de mutation, et que plusieurs mutations sont "prêtées", revient à produire de la directionnalité, et l'on doit y penser dans les reconstructions phylogénétiques.

Un cas particulier de l'évolution directionnelle est "l'effet probable des mutations" (*Probable Mutation Effect*). La plupart des mutations tendent à diminuer ou même à éliminer les fonctions ou les structures déterminées par les gènes impliqués. Si ces effets n'entraînent pas de désavantage marqué, ils persisteront (Brace, 1967).

Le déséquilibre gamétique, par liaison génétique par exemple, peut augmenter la fréquence d'un gène neutre par son association avec un gène adaptatif : c'est "l'auto-stop génétique" (*Genetic Hitchhiking*, Hedrick, 1982).

Pour l'heure, toutefois, on ne connaît aucun cas convaincant de ces deux derniers mécanismes chez les primates.

L'effet Krassilov. La proposition de Krassilov (1980) est que l'environnement (climat ou âge de l'individu, par exemple) peut avoir un effet inattendu sur le génome, en retardant ou promouvant la transcription relative des gènes. Par exemple, on sait que la réplication des séquences répétitives tend à diminuer après plusieurs générations de mitose, avec des conséquences probables quant à leur représentation dans les spermatozoïdes des mâles âgés. Là encore, on ne sait si ce processus intervient dans l'évolution des primates.

Le dynamisme moléculaire. Dover (1982) rassemble une série de mécanismes génomiques qui tendent à fixer des séquences non adaptatives sous le terme de dynamisme moléculaire (*Molecular Drive*). Ces processus peuvent être stochastiques ou directionnels. Les processus stochastiques sont (1) l'échange inégal de chromatides pendant la méiose et (2) la conversion génétique, ou recombinaison asymétrique. Les processus directionnels sont (1) la transposition ("gènes sauteurs") et (2) la mutation influencée. Ces différents mécanismes sont bien attestés. C'est leur effet probable sur l'évolution qui n'avait pas été envisagé avant Dover.

Les systèmes à homéobolie. Les gènes à homéobolie sont des gènes qui activent d'autres gènes : ce sont des systèmes régulateurs (Gehring, 1987). Chez les métazoaires, une catégorie importante est celle des séquences *Hox* (qui sont homologues chez tous les métazoaires), chacun étant ordonné en une séquence linéaire qui correspond à leur hiérarchie d'activation au cours

de l'ontogenèse et à la séquence antéro-postérieure de leurs domaines. Une mutation vers le début de la hiérarchie produit une cascade de changements phénotypiques en raison des changements de la régulation des gènes "en aval". Une telle mutation est vraiment une "macromutation", et quelques auteurs, Schwartz (1999) et Carroll (2000) pour les plus récents, ont insisté sur leur importance pour la "nouvelle théorie synthétique". Par exemple, une mutation observée chez la souris et l'homme, dans le *Hoxd-13*, augmente le taux des métabolites de l'alanine avec pour conséquence une modification de la dimension des os des extrémités (y compris le carpe et le tarse). Schwartz (1999) a attiré l'attention sur le rôle possible de ce mécanisme dans l'origine même des extrémités terrestres des tétrapodes.

L'évolution au niveau des populations est-elle toujours adaptative ?

L'exaptation. "Exaptation" contraste avec "adaptation" : un caractère auparavant neutre ou adapté à une autre fonction est coopté pour une fonction différente. Proposé par Gould et Vrba (1982), il apparaît aujourd'hui qu'il s'agit d'un phénomène répandu et d'une grande importance dans l'évolution (Platigorsky et Wisow, 1991 ; Cheng et Clen, 1999). Chez les hominoïdes, il est possible que l'adoption de la posture droite du tronc ait eu d'abord une fonction adaptative dans la cueillette de la nourriture (Andrews et Groves, 1975). Elle aurait pu alors représenter une splendide exaptation pour la brachiation chez les gibbons et la bipédie chez l'être humain.

L'équilibre ponctué. A partir du témoignage des éléments chronologiques de la paléontologie, Eldredge et Gould (1972) soutiennent que les changements réguliers prédits par la théorie synthétique de l'évolution sont rares. On observe généralement une espèce demeurer pareille à elle-même durablement, c'est l'équilibre ; puis elle est soudainement remplacée par une autre, c'est la ponctuation. Ces remplacements peuvent être dus à des migrations d'espèces (mieux adaptées ?) provenant d'autres lieux. Ce n'est qu'en de rares cas qu'une évolution rapide se trouve à l'origine de l'une de ces espèces qui vont migrer et en remplacer une autre – "rapide" signifie plus précisément cinq à cinquante mille ans (Williamson, 1981).

Les controverses au sujet de ce mécanisme se poursuivent. Pas sur sa réalité mais sur sa fréquence. Lequel est le mode le plus général – évolution progressive et graduelle, ou équilibres ponctués ? On discute encore, même pour les grands mammifères dont les dossiers fossiles sont pourtant bien

La spéciation chez les primates

documentés. On connaît beaucoup de cas d'équilibres ponctués mais qu'en est-il du reste, qui semble représenter le gradualisme : des études stratigraphiques plus fines ne révéleraient-elles pas des ponctuations ?

L'un des meilleurs exemples d'une ponctuation est probablement l'origine d'*Homo sapiens*. Après un demi-million d'années de stase, la population africaine d'*Homo heidelbergensis* est passée en quelques milliers d'années (autour la période de 130-120.000 ans B.P.) à l'espèce actuelle (Groves, 1989b).

L'hypothèse du flux fondateur. Carson (1975) a attiré l'attention sur l'importance des cycles de flux fondateurs (*Founder-Flush Cycles*). Les populations de quelques espèces subissent de grandes expansions, suivies de déclin également dramatiques. Les survivants de ces déclin sont atypiques puisque les taux de survie élevés des phases d'expansion auront produit toutes sortes d'organisations génétiques particulières ; de manière plus simple, la population peut changer rapidement par l'effet du hasard. J'ai discuté de cette idée dans mon livre (Groves, 1989b). Il faut noter cependant que de telles "éruptions" paraissent absentes dans les populations de primates.

La nomogenèse. La nomogenèse de Berg (1922, réédité en 1969) a représenté la première tentative après Darwin pour formaliser les processus de l'évolution. Pendant un demi-siècle au moins, elle a prévu beaucoup des principes qui ont été élucidés par les généticiens, les paléontologues et les autres scientifiques au cours de la seconde moitié du vingtième siècle. La nomogenèse ("évolution par la loi") inclut la communauté des processus de l'ontogenèse et de la phylogénèse, l'ubiquité des processus de convergence et de parallélisme aussi bien que des mécanismes de la divergence, la pluralité des individus affectés par les variations évolutives, la régularité des sauts au cours de l'évolution, en particulier dans l'origine des espèces, et la directionnalité ; ainsi que tous les processus non adaptés que je viens de décrire.

L'hétérochronie. L'hétérochronie représente la dissociation des facteurs de croissance, de maturation et de développement. Elle a des conséquences considérables pour l'évolution. On peut citer le cas bien connu de l'axolotl, *Ambystoma* : une salamandre du Mexique et des pays voisins qui subit normalement une métamorphose comme la plupart des autres amphibiens ; mais, en certains endroits comme les ruisseaux montagneux, elle reste toute sa vie à l'état de larve (mais une larve énorme), à l'exception près qu'elle arrive à maturité sexuelle. On nomme néoténie ce phénomène où intervien-

ment à la fois croissance continue et maturité sexuelle alors même que le développement structural est achevé.

La néoténie est un cas particulier de la pédomorphose – maintien d'une forme juvénile, éventuellement même fœtale, pendant toute la vie. Le contraire est la pérarmorphose, où la morphologie devient "super-adulte", c'est ce que l'on rencontre chez les mâles de primates à dimorphisme sexuel marqué comme le gorille et les babouins.

Les processus complexes de l'hétérochronie ont été discutés par Gould (1977) et plus récemment par Godfrey et Sutherland (1995). On se demande dans quelle mesure la néoténie a pu opérer au cours de l'évolution humaine. Shea (1983) plaide pour un bonobo (*Pan paniscus*) qui serait pédomorphe : par comparaison avec le chimpanzé (*Pan troglodytes*), le bonobo posséderait la tête d'un juvénile, le tronc et les bras d'un subadulte, et les jambes d'un adulte.

L'effet Baldwin. Dennett (1995) a bien expliqué ce principe énoncé en 1896 par J. M. Baldwin. Envisageons une population dans laquelle existe un génotype qui détermine un comportement particulièrement adaptatif ("un truc astucieux" selon l'expression de Dennett). Peu d'individus (ou même aucun d'entre eux) ne possèdent ce génotype mais, par plasticité phénotypique, plusieurs individus peuvent l'approcher. Ceux-ci possèdent ce caractère adaptatif au bord de leur répertoire, ils vont être sélectionnés et les fréquences de leurs génotypes augmenteront alors jusqu'à ce que les fréquences géniques aboutissent au génotype optimal.

Un tel argument a été suggéré pour l'évolution de l'intelligence. Les premiers préhominiens, comme les chimpanzés aujourd'hui, n'étaient pas tous d'intelligence égale : ceux qui étaient plus "éveillés" étaient les seuls à être capables de penser au-dessus du niveau normal qui, s'ils étaient comme la plupart des chimpanzés, était préopératoire en termes piagétiens. Sous un régime rigoureux où l'on a besoin d'une telle intelligence, ceux qui l'approchaient auraient survécu et leur mode de fonctionnement intellectuel serait devenu la norme : l'éventail de plasticité phénotypique aurait ensuite atteint un niveau plus proche encore de l'optimum (Groves, 1989a).

Naturellement, cet effet ne se limite pas au comportement. Il s'applique à tout caractère dont l'expression réserve une importante plasticité phénotypique, ce qui veut dire probablement la plupart des caractères, et tout au moins ceux qui sont sous déterminisme polygénique.

En dehors du génome : les mêmes

Dawkins (1976) propose que la circulation des idées, et des produits de l'esprit en général, se réalise à mainis égards comme celle des gènes, c'est-à-dire qu'ils ont une vie propre, et que les cerveaux des êtres humains leurs servent de véhicules. Dawkins les nomme "mèmes", par analogie avec les gènes qui emploieraient les organismes comme leurs véhicules. Encore une fois, Dennett (1995) a exploré et développé le concept par ses "mèmes fertiles".

Dawkins et Dennett considèrent tous deux le même énoncé relevant en propre de l'humanité. Mais on peut soutenir que les autres animaux, en particulier les primates simiens, possèdent des mèmes sans langage. Le cas du chimpanzé est le plus convaincant : des ensembles de caractères comportementaux, qui ne dépendent de facteurs ni écologiques ni génétiques, se répartissent selon des zones géographiques bien définies (Abegg et al., ce volume), de manière semblable à ce que l'on rencontre dans les sociétés humaines, ce qui a conduit les spécialistes des chimpanzés à les qualifier de "cultures" (Whiten et al., 1999). On peut également envisager d'appliquer le concept de même à des simiens autres que les hominoïdes : les entelles (*Semnopithecus* spp.), qui montrent des variations de comportement importantes, en particulier dans leurs tendances à l'infanticide ; les babouins, et en particulier la propension des mâles chacma (*Papio ursinus*) à rassembler les femelles ; ou les macaques (*Macaca fuscata*, *M. mulatta*), par exemple.

Une nouvelle théorie synthétique de l'évolution ?

Une "théorie nouvelle et générale" de l'évolution a été annoncée par Gould (1980). Il distingue trois niveaux séparés d'évolution : la population (modification des fréquences géniques), la spéciation et la macroévolution (succès différentiel entre espèces). Entre les deux premiers niveaux, on reconnaît la "rupture Goldschmidt", d'après le généticien Goldschmidt (et son livre *The Material Basis of Evolution*, 1940). Entre le deuxième et le troisième niveaux, ce serait la "rupture Wright", d'après le généticien S. Wright.

Dans le même esprit, Carroll (2000) remarque que la découverte des homéobioies doit être mise en rapport avec nos connaissances sur la tectonique des plaques et la dérive des continents, ce qui nécessite une nouvelle théorie synthétique de l'évolution.

J'ai insisté sur le fait que les processus du changement évolutif sont identiques au niveau des populations, pendant la spéciation ou après. Aucune différence n'existe entre "macroévolution" et "microévolution" *per se*. Néanmoins, la séparation complète des populations est à la source de la diversité biologique, et il est donc vrai que la formation des espèces représente l'événement clé.

COMMENT COMPRENDRE LA NATURE DES ESPÈCES ?

Qu'est-ce qu'une espèce ? La définition de l'espèce reste un débat majeur en biologie. On distingue deux courants, selon que l'on tente d'identifier l'espèce sur le fond (définitions théoriques) ou bien du point de vue méthodologique (définitions opérationnelles).

Le concept biologique de l'espèce (CBE)

La définition de l'espèce la plus connue, et encore aujourd'hui la plus généralement adoptée, est celle proposée par Mayr il y a soixante ans (1940, développée en 1963). Selon le concept biologique de l'espèce, "les espèces sont des groupes de populations naturelles, qui sont interfécondes soit réellement, soit potentiellement, et qui sont isolées des autres groupes équivalents sur le plan reproductif".

On définit donc les espèces comme étant séparées par des intervalles qui résultent d'un isolement reproductif. Les différences phénotypiques sont de moindre importance.

Il faut noter que Mayr distinguait soigneusement entre *isolement reproductif* et *stérilité*. Dans son livre de 1963, on trouve un tableau (Tableau 5-1), "Classification of isolating mechanisms". Les mécanismes d'isolement reproductif (MIR) peuvent opérer avant ou après l'accouplement — ceux qui préviennent l'accouplement étant, bien entendu, beaucoup plus économiques que la séparation écologique ou l'incompatibilité éthologique en particulier. Pour le CBE, il n'est donc point nécessaire que deux taxa soient inter-stériles pour représenter des espèces différentes.

Les exemples en primatologie sont abondants et bien connus. *Macaca nemestrina* et *M. fascicularis* vivent dans les mêmes régions de l'Indochine, à Sumatra et Bornéo, mais en captivité ils se croisent facilement et leur hybrides sont bien fertiles. (Ils s'hybrident dans la nature en de rares occasions, lorsqu'il y a changement de l'habitat par l'homme [Bernstein, 1966],

ce qui provoque une rupture de leurs MIRs comme en captivité). D'autres exemples sont rapportés dans les genres *Cerropithecus*, *Saguinus*, ou *Hapallemur* et concernent tous des espèces sympatriques. L'importance de la distribution géographique est évidente pour le CBE : la sympatrie est *ipso facto* la preuve manifeste de l'existence d'un isolement reproductif, alors que l'allopatrie n'apporte aucune preuve. Comment serait-il possible de savoir si deux populations sont potentiellement interfécondes ? Cela se résout à de pures spéculations.

Même s'il existe une zone d'hybridation entre deux taxa, cela laisse-t-il supposer qu'il y a échange de matériel génétique ? Non, répondait Bigelow (1965) en citant le cas des babouins, *Papio hamadryas* et *P. anubis*, qui sont parapatriques en Ethiopie, où ils se croisent dans une zone limitée à une étroite bande de 20 km de large, et au-delà de laquelle les deux espèces semblent tout à fait homogènes. Deux autres babouins, cette fois appartenant à des genres différents, *Theropithecus gelada* et *Papio anubis* (Dunbar et Dunbar, 1974), se croisent également dans la nature bien qu'ils soient sympatriques... Plus récemment, des études moléculaires ont établi que des croisements limités produisent une introgression de l'ADN mitochondrial d'une espèce dans une autre — même s'il s'agit d'espèces sympatriques et sans que cela se traduise par des indices morphologiques — ou bien de l'ADN nucléaire (Carr, Ballinger, Derr, Blankenship et Bickham, 1986 ; Avice, 1994).

Nous avons pris conscience que les croisements pourraient se révéler beaucoup plus fréquents que ce que l'on croyait et nous sommes arrivés au stade où le CBE doit être sérieusement révisé.

Le concept évolutionniste d'espèce

Le paléontologue Simpson, proche collègue de Mayr, cherchait à appliquer le CBE au passé. L'espèce évolutionniste est pour lui "une lignée (séquence ancêtre-descendant) évoluant séparément des autres, avec ses propres rôles et tendances évolutionnistes unitaires". De fait, c'est le CBE construit en trois dimensions, mais avec une modification significative. Simpson (1961, pp. 153-154) omet le critère d'interfécondité : ce n'est pas la seule manière de maintenir l'unité et il n'y a pas de preuve que cela existe. On retrouve là exactement le problème de Bigelow (1965).

Le concept de Simpson est en réalité une explication de l'importance du CBE. Il explique pourquoi l'espèce est à la base de la classification taxinomique et de la théorie de l'évolution elle-même.

Le concept d'espèce par reconnaissance mutuelle (CRE)

L'isolement reproductif, selon Paterson (1986), n'est pas intrinsèque à la divergence entre deux populations, il en constitue une conséquence. Pour cette raison, on doit retourner à ce qui représente la nature même de l'espèce : son caractère d'ensemble reproductif. Une espèce est alors "la population la plus globale qui concourt à former une communauté de procréation". Le CRE dit que les individus d'une espèce ne se croisent pas avec ceux d'une autre espèce ; le CRE dit qu'ils se croisent entre eux, et cela parce qu'ils possèdent des systèmes spécifiques de reconnaissance mutuelle. Ces systèmes sont les moyens de reconnaissance des partenaires potentiels, soit morphologiques (tels que des taches de couleur constantes), soit éthologiques (des cris d'appel par exemple). En ce qui concerne les primates, les études de Bearder et ses collègues sur les Galagônides sont à signaler (Bearder, Honess et Ambrose, 1994).

Le concept d'espèce phylogénétique (CEP)

Jusqu'en 1990, les nouvelles définitions de l'espèce (dont je n'ai fait que peu mention) étaient pour la plupart des modifications du CBE. Le concept de l'espèce phylogénétique (CEP) est au contraire différent du CBE sur le principe. Il a été proposé dès 1983 par Cracraft, mais il est resté en grande partie ignoré jusqu'à ce qu'il fasse l'objet d'une nouvelle élaboration par Nixon et Wheeler (1990).

Le CEP est la première définition basée, non sur le processus de l'évolution, mais sur ses résultats – le pattern. A l'époque de la cladistique, c'est la définition qui correspond le mieux aux objectifs des taxinomistes. L'espèce devient "le groupe ancêtre-descendant le plus restreint qui puisse se prêter à la diagnose", c'est-à-dire qu'il diffère absolument (à cent pour cent : différences fixées, en terminologie génétique) par des caractères soit dérivés, soit ancestraux, de tous les autres groupes.

La capacité à produire des hybrides avec d'autres espèces en captivité ou dans la nature devient, sous cette définition, une rétentation d'un caractère ancestral sans signification pour le statut d'espèce. Il y a des cas où deux espèces soeurs sont isolées du point de vue reproductif, mais où l'une ou les deux peuvent s'hybrider avec une troisième espèce, moins spécialisée : c'est le cas des espèces *Eulemur collaris* et *albocollaris* chez les primates (Rumpler, 1990).

La spéciation chez les primates

L'application du CEP a pour conséquence une augmentation du nombre des espèces. En primatologie, après l'emploi du CEP, le nombre d'espèces du genre *Callithrix* est passé de trois à treize (de Vivo, 1991). Et pourquoi pas ? L'identification d'entités uniques est l'objet le plus important de la taxinomie alpha. Je suis convaincu que le CEP représente le concept le plus objectif et le plus réaliste de toutes les définitions proposées jusqu'à présent.

Résumé sur l'espèce

Les concepts théoriques ("processus") sont élaborés pour comprendre ce que *doit être* une espèce et, en particulier, pourquoi l'espèce constitue l'unité de base de l'évolution. Les concepts opérationnels ("patterns", dont j'ai seulement décrit le CEP) cherchent à expliquer comment les taxinomistes savent qu'ils se trouvent en présence d'une espèce : à partir de quels critères ils la reconnaissent, et pourquoi elle occupe une position spéciale à la base de la taxinomie. Comme le reconnaît Christoffersen (1995), les deux sortes de définitions – évolutionniste et phylogénétique – se situent à deux niveaux différents, théorique et opérationnel. En tant que taxinomiste, le CEP me paraît objectif, mais l'essentiel de l'espèce, la séparation des bagages génétiques, reste au cœur de la diversité biologique.

Et les sous-espèces ?

Certaines espèces se retrouvent partout dans leur aire de répartition de manière relativement uniforme, mais la plupart varient en fonction des régions géographiques – les populations qui diffèrent de manière notable (mais non absolue, naturellement) sont désignées comme sous-espèces.

Les sous-espèces sont donc les sous-ensembles *géographiques* de l'espèce. Par définition, les sous-espèces n'habitent pas la même région ; ce sont des populations. Ces morphes, si prononcés soient-ils, ne peuvent être qualifiés de sous-espèces, bien que les sous-espèces représentent en effet une distribution géographique de polymorphismes.

La définition de Mayr (1963) de la sous-espèce est "l'agrégation de populations phénotypiquement semblables appartenant à une espèce, habitant une sous-division géographique de l'aire de cette espèce, et différant de manière taxinomique des autres populations de cette espèce".

Que signifie "de manière taxinomique" ? Mayr suggère la "règle des 75%" : 75% d'individus d'une population (ou aggrégation de populations) différencieraient de tous les autres individus de l'espèce pour se voir qualifiés de sous-espèce séparée. Cela correspond à 90% de non-chevauchement conjuqué. On peut alors examiner les différences métriques par le coefficient de différence (Mayr, 1969). Si C.D. > 1.28, on peut en théorie reconnaître deux sous-espèces. Mais le C.D. n'est après tout qu'une distinction "à vue de nez" : la sous-espèce est une catégorie commode, elle signale une distance à l'échelle de la différenciation génétique où il devient utile de distinguer une population par un nom spécial — ce n'est pas une entité comme l'espèce. Par conséquent, on ne doit pas parler de processus de "subspéciation" comme on parle de "spéciation".

SPÉCIATION : QUELLE EST L'ORIGINE DE LA DIVERSITÉ DES ÊTRES VIVANTS ?

Le problème de la spéciation — de l'origine des espèces — concerne la mise en place d'une discontinuité génétique : c'est-à-dire des MIRS, soit effectives, soit intrinsèques. De même que précédemment pour l'espèce, nous devons opérer une distinction entre pattern et processus.

Dans la discussion des processus, je suivrai ici l'analyse de White (1978 ; voir également Groves, 1989b), qui distingue sept modes, dont trois modes de spéciation allopatrique "traditionnels" et quatre plus discutables.

Spéciation allopatrique

1. *Allopatrie sans goulot*. Une barrière géographique s'intègre au sein de l'aire de répartition d'une espèce. Les deux populations ainsi séparées divergent l'une de l'autre jusqu'à spéciation complète. Il existe beaucoup de barrières possibles : une rivière change de lit, quelque activité tectonique change la topographie, le niveau de la mer monte... Les résultats d'un tel processus sont deux espèces soeurs qui montrent toutes deux des caractères dérivés mais éventuellement peu accentués car la divergence est lente dans les populations de grande taille. Une majorité des espèces de primates ont probablement trouvé leur origine à travers ce mécanisme.

2. *Allopatrie avec goulot (effet fondateur)*. Une faible part d'une espèce vient à être séparée de la plus grande part. Elle est porteuse d'un bagage

héréditaire atypique, qui donne lieu à une divergence de plus en plus accentuée. Les changements géographiques sont souvent les mêmes que dans l'allopatrie sans goulot car que les deux modes se mêlent ; mais l'effet de la population fondatrice survient aussi par la dispersion de la partie elle-même : par la migration des individus, par des îles flottantes, etc. Les résultats sont deux espèces soeurs, dont l'une présente beaucoup de caractères dérivés, l'autre n'en présente que peu ou pas du tout. La divergence est d'autant plus rapide que la population est moins nombreuse. En de telles circonstances, on peut reconnaître des espèces primitives, les soi-disants "fossiles vivants".

Bien qu'il s'agisse du processus favori de ceux qui adhèrent à l'équilibre ponctué, les preuves à l'appui de la spéciation par goulot restent pauvres (voir Futuyma, 1986, pp. 240-242). Des exemples bien connus, comme les dirosophiles d'Hawaï qui ont donné lieu des centaines de fois au processus de spéciation, indiquent que toutes les espèces ont divergé avec l'ensemble de leur polymorphisme, sans présenter de réduction, ce qui aurait indiqué un passage par un goulot génétique. Les essais expérimentaux visant à reproduire l'effet de la population fondatrice ont rencontré peu de succès (F. J. Ayala, communication personnelle).

Néanmoins, il existe quelques espèces de primates qui présentent une répartition très réduite, et dont les espèces soeurs semblent être ancestrales. On peut mentionner *Chlorocebus dianaensis*, vervet qui se limite aux Monts Bale (Ethiopie), et qui est un dérivé autapomorphe du grivet, *C. aethiops*. On peut également citer *Lophocebus opdenboschi*, mangabey limité aux forêts fluviales du fleuve Kwilu, dérivé autapomorphe du mangabey noir, *L. aerrimus* ; ou *Saimiri vanzolinii*, singe-écureuil noir insulaire, dérivé autapomorphe du singe-écureuil bolivien, *S. boliviensis*.

3. *Extinction des populations intermédiaires de la chaîne*. Une espèce répandue montre des différences dans les fréquences génétiques entre ses souspopulations. Si les populations intermédiaires (au sens géographique et génétique) viennent à disparaître, les populations restantes apparaissent déjà différenciées.

La cause de l'extinction des populations intermédiaires serait, dans les conditions naturelles, le changement climatique (aujourd'hui, elle serait, hélas, anthropogénique). La spéciation consiste souvent en une polychotomie : celle-ci n'est pas impossible dans les autres modes, mais elle est ici plus probable. On peut considérer que les allèles génétiques se distribuent selon des fréquences variées dans les différentes populations qui composent une espèce. Chacune des parties qui résultent de ce processus présente une

combinaison propre de caractères ancestraux et dérivés avec des fréquences élevées ; après leur fixation, une espèce-fille A partagera un caractère dérivé (synapomorphie) avec une espèce-fille B, une autre avec une espèce-fille C, etc.

La répartition des mangabéys du fleuve Tana au Kenya (*Cercocebus galerius*) et des monts Udzungwa (*C. sanjei*) et de ses espèce soeurs, le mangabey agile (*C. agilis*) de l'Afrique Centrale, suggère que leur séparation est due à un tel mécanisme. Il existe beaucoup d'espèces à distribution interrompue de cette manière.

Spéciation parapatricque

4. Intensification d'un cline. Un pas se forme au milieu d'un cline : l'opération d'une sélection disruptive de chaque côté de ce pas produit une divergence entre les deux populations. Ceci représente un mode de spéciation sans interruption du flux génétique. Mais en dépit du modèle mathématique d'Endler (1977), on ne sait pas si ce mode correspond à une réalité. Les conséquences sont difficiles à distinguer de ceux du mode (1), sinon par la persistance des autres clines, d'un côté ou de l'autre du pas. Il serait très difficile de différencier les résultats de ce mécanisme de ceux du mode (1), allopatric simple.

5. Effet de zone. De grandes différences dans les fréquences ou les complexes génétiques existent d'une région à l'autre dans une espèce donnée. Si ces complexes sont incompatibles, la sélection vient opérer contre leur mélange (CBE) ou au profit des systèmes spécifiques de reconnaissance (CRE). Comme pour le mode (4), c'est un mode sans interruption du flux génétique et son existence réelle peut être mise en doute.

6. Stasipatrie. Il s'agit de la contribution originelle, et sujette à controverse, de White (1978) lui-même. Elle concerne les mutations chromosomiques. Un réarrangement prend sa source au milieu de l'aire de répartition d'une espèce. Les hétéozygotes sont subfertiles mais, dans le cas où la fréquence des accouplements consanguins est élevée, les homozygotes qui sont engendrés présentent un isolement reproductif automatique et ils peuvent rapidement prédominer au plan local. Selon les calculs de White (1978), qui a trouvé de nombreux cas de mutations chromosomiques dans les populations naturelles, une réduction de fécondité hétéozygote de 5 à 10% seulement suffit pour être à l'origine de la divergence. Si par hasard le nouveau

réarrangement protège une combinaison génétique adaptative, alors le caractère sélectionné se répand.

Chez les primates, certaines formes de structure sociale conduisent localement à des niveaux élevés de consanguinité, c'est le cas des structures unimales ("harems"), où l'influence génétique d'un seul mâle résident peut se répandre dans la population. En outre, des fréquences élevées de copulations extra-groupes, si elles sont confirmées, pourraient contribuer à répandre plus encore les gènes des mâles influents. Or, dans les genres *Cercoptes* et *Erythrocebus*, chacune des espèces-groupes, et la plupart des espèces elles-mêmes, possèdent un nombre et une morphologie carotéypique distincts. Ces cercopithécins vivent pour la plupart en groupes unimales isolés alors que, pour les papioninés, les groupes unimales, quand ils existent, forment des sous-groupes à l'intérieur de bandes importantes (*Papio hamadryas*, *Theropithecus gelada*, par exemple).

Spéciation sympatricque

7. Sympatrie. De tous les modes proposés, il s'agit du plus controversé. Mayr (1963) l'a rejeté avec véhémence, mais on le fait revivre régulièrement. Peu après la publication du livre de Mayr, Maynard Smith (1966) remarqua (1) que des individus qui diffèrent génétiquement peuvent rechercher des habitats différents, avec pour conséquence un isolement reproductif partiel entre eux, et (2) que certains polymorphismes peuvent être sujets à assortiment reproductif.

Récemment, la base théorique de la spéciation sympatricque a été élargie par Kondrashov et Kondrashov (1999), Dieckmann et Doebeli (1999) et leur commentateurs Tregenza et Butlin (1999), ainsi que par Higashi, Takimoto et Yamamura (1999). Dans le modèle de Kondrashov et Kondrashov, l'assortiment reproductif repose sur la similitude des partenaires sexuels potentiels en ce qui concerne certains traits marqués comme la coloration, ou bien sur une complémentarité entre un trait du mâle et la préférence de la femelle. Dans le modèle de Dieckmann et Doebeli, la sélection disruptive survient à l'occasion d'une compétition pour une ressource clé. La discussion de Tregenza et Butlin éclaircit utilement les préconditions et prédictions de chaque modèle. Enfin, Higashi et collaborateurs (1999) plaident en faveur de l'influence de la sélection sexuelle.

La spéciation sympatricque ressort essentiellement de modèles théoriques. Cependant, des biologistes de plus en plus nombreux constatent une isolation reproductrice en cours d'évolution, avec sympatrie (Via, 1999 ; Lu et

Bernatchez, 1999). Des études récentes chez des primates de petite taille apportent des exemples où l'aire de répartition d'une espèce est limitée et incluse dans celle d'une autre. Groves (sous presse) a trouvé deux espèces de lémuriers nains, *Cheirogalus sibreei* et *C. rawus*, qui occupent de petits domaines au beau milieu de la distribution étendue de *C. major*. Selon S. Goodman (communication personnelle), on constate la même chose chez *Microcebus*. La spéciation sympatrique constitue alors l'explication la plus simple.

Peut-on reconnaître les modes de spéciation chez les primates actuels ?

Lorsque l'on dessine sur une carte les aires de répartition d'espèces proches (espèces sœurs, si l'on en possède des preuves), on constate certaines régularités. Le mode le plus commun est le plus simple, c'est l'allopatric stricte, c'est-à-dire que les distributions sont séparées par des barrières géographiques. Du point de vue des processus, ceci correspond, jusqu'à preuve du contraire, au mode "par défaut" (modes 1, 2 ou 3). Mais on rencontre également trois autres modes :

1. *Mode parapatrique*. Les espèces sont en contact et se remplacent brusquement, quelques fois sans hybridation, d'autres fois avec une zone hybride étroite. C'est le cas des espèces du genre *Aotus*, qui ne semblent pas se croiser car elles ont des cariotypes différents. C'est aussi le cas des espèces de *Papio* et d'*Hylobates*, qui n'ont pas de différences caryotypiques et s'hybrident un peu.

S'agirait-il de cas de spéciation strictement allopatricque ? Possible, mais on ne peut exclure le mode 4 ("Intensification d'un cline"), qui paraît au moins aussi parcimonieux.

2. *Mode sympatrique*. Les distributions des deux espèces sont sympatriques sur une aire étendue : les deux aires sont coterminales ou bien la répartition de l'une est totalement enfermée dans celle de l'autre. Rappelons que Bearder et collaborateurs (1994) ont distingué entre *Galago* (ou *Galagoides demidoff* et *G. thomasi* – espèces autrefois confondues – qui partagent les mêmes domaines mais occupent des strates arboricoles différentes à travers la forêt équatoriale de l'Ouganda, au moins depuis Bioko, et éventuellement jusqu'à l'ouest. A Madagascar, la distribution du *Haplorhina aureus* se trouve confinée à une région réduite, au sein de l'aire de répartition étendue de *H. griseus*. A Borriéo, la distribution du *Presbytis frontata*

se limite à une bande étroite au milieu de celle du *P. rubicunda*. Quelques-uns des exemples de cette seconde forme de sympatrie relèvent probablement du mode "centrifuge" (voir ci-dessous), mais dans de nombreux cas la polarité n'est pas aussi nette.

Par tradition, on interprète ces cas comme le résultat d'une allopatric stricte. Pour les galagos, on envisage un proto-*demidoff-thomasi* répandu dans la forêt équatoriale, puis séparé en deux populations assez petites et complètement allopatriques, l'une occupant de préférence les couches basses des arbres (et devenant *demidoff*), l'autre les couches hautes (et devenant *thomasi*) ; puis les deux populations se dilatent encore, se réunissent, les galagos entrent en sympatrie et s'élargissent : depuis, les deux espèces occupent l'aire de répartition originelle de leur ancêtre.

Ajoutons cependant que l'on peut également envisager un mode plus parcimonieux : la spéciation sympatrique.

3. *Mode centrifuge*. Dans un genre ou un groupe d'espèces, une espèce dérivée se trouve géographiquement au centre, une autre (ou plusieurs), plus ancestrale, étant périphérique. Ce mode correspond au mode de "spéciation centrifuge" de Brown (1957 ; voir Groves, 1989b, qui présente plusieurs cas chez les primates). Les modes centrifuges ne se limitent pas aux espèces : les sous-espèces sont souvent distribuées de cette manière, les sous-espèces les plus dérivées au centre, les plus ancestrales à la périphérie.

C'est l'existence de ces étages intermédiaires – des allèles et des sous-espèces dérivées avec une distribution centrale – qui m'incite à croire que le mode centrifuge correspond à un processus sympatrique (ou, dans quelques cas qui impliquent les chromosomes, à un processus stasipatrique). J'ai argumenté ailleurs en faveur de telles interprétations, à l'aide d'exemples pris chez les primates (Groves, 1989b).

Comme je l'ai déjà signalé, on ne constate aucune "fracture" entre les niveaux de la population et de l'espèce. La théorie de l'évolution est unitaire.

UNE ÉPITAPHE POUR LES PRIMATES ?

La paléontologie nous présente des histoires diverses pour les primates, au moins pour les simiens (les "singes", au sens le plus large, et l'homme), dont l'histoire fossile est beaucoup mieux connue que celle des tarsifiiformes ou des strepsirrhiniens. Elle montre les plâtrethiniens (singes américains) devenant très tôt (Miocène inférieur) aussi divers qu'aujourd'hui, et mainte-

nant cette diversité pendant au moins vingt millions d'années. Pour les catartiniens, nous voyons les cercopithecoïdés, au début très rares, peu diversifiés, devenant de plus en plus variés dans le même temps où les hominoïdés perdaient la plus grande partie de leur diversité.

Dès son origine, l'homme a eu un effet marqué sur les autres primates. Occupant les mêmes régions, utilisant probablement les mêmes ressources alimentaires, l'être humain devenait un compétiteur du singe savannicole *Theropithecus*, dont les espèces d'abord diverses (Jablonski, 1993) ont disparu à l'ère moderne ; une seule espèce du genre, *T. gelada* (le "babouin" gélada), survit encore, limitée aux hautes altitudes du plateau éthiopien.

Jusqu'à maintenant, le résultat de l'arrivée de l'homme dans des régions nouvelles était, sans exception, l'extermination délibérée ou par inadvertance de plusieurs espèces, y compris quelques primates. Madagascar a perdu peut-être un tiers de ses primates ; les Antilles, la totalité (MacPhee et Marx, 1997). Au 20e siècle, les organisations qui se consacrent à la conservation ont réussi à prévenir des pertes supplémentaires chez les primates, sauf probablement pour trois sous-espèces : deux colobes roux, *Ptilocolobus badius waldronae* et *P. pennanti bouvieri* (J. F. Oates, communication personnelle), et un langur, *Presbytis hosei hosei* (D. Brandon-Jones, communication personnelle). Mais presque toutes les populations des espèces et sous-espèces de primates non humains ont été démembrées en fragments. Qui sait si quelques sous-espèces, et peut-être même des espèces, ont été créées par ce processus (mode 3, Extinction des populations intermédiaires) ? Et si les plus petits fragments de populations arrivent à survivre durablement, quelques-uns d'entre eux deviendront-ils des sous-espèces ou même des espèces nouvelles par effet fondateur ?

Par nos activités, nous (l'espèce de primates partout présente) nous interposons dans le processus de l'évolution. Nous l'altérons pour le meilleur et pour le pire. Jusqu'à présent, c'est de mal en pis.

ABSTRACT

Evolution is to be understood by the Synthetic Theory (mutation plus natural selection plus drift), augmented by new knowledge of how the genome works and new insights into how populations change genetically. The (non-genetic) concept of Memes is likewise important at the population level. There is no basic difference between evolution above, at and below the species level, but in order to understand the nature of biological diver-

sity it is necessary to know how speciation itself operates. A number of processes have been proposed to explain the observed patterns. Sympatric speciation is an increasingly plausible explanation of some patterns, including the widespread one of centrifugal speciation.

BIBLIOGRAPHIE

- Andrews, P., & Groves, C. P. (1975). Gibbons and prachiation. In D. M. Rumbaugh (Ed.), *Gibbon und siamang* (vol. 4, pp. 167-218). Basel: S. Karger.
- Awise, J. C. (1994). *Molecular markers, natural history and evolution*. London: Chapman and Hall.
- Ayala, F. J., & Fitch, W. M. (1997). Genetics and the origin of species: an introduction. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 94, 7691-7697.
- Bearder, S. K., Honess, P. E., & Ambrose, L. (1994). Species diversity among galagos with special reference to mate recognition. In L. Alterman, G. A. Doyle, & M. K. Izard (Eds.), *Creatures of the dark: the nocturnal prosimians* (pp. 1-22). New York: Plenum.
- Bennett, A. F., Lenski, R. E., & Mittler, J. E. (1992). Evolutionary adaptation to temperature. I. Fitness responses of *Escherichia coli* to changes in its thermal environment. *Evolution*, 46, 16-30.
- Berg, L. (1969). *Nomogenesis or evolution determined by law*. Cambridge, MA: MIT Press (1ère édition : 1922).
- Bernstein, I. S. (1966). Naturally occurring primate hybrid. *Science*, 154, 1559-1560.
- Bigelow, R. S. (1965). Hybrid zones and reproductive isolation. *Evolution*, 19, 449-458.
- Brace, C. L. (1967). *The stages of human evolution*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall.
- Brown, W. L. (1957). Centrifugal speciation. *Quarterly Review of Biology*, 32, 247-277.
- Carr, S. M., Ballinger, S. W., Deft, J. N., Blankenship, L. H., & Bickham, J. W. (1986). Mitochondrial DNA analysis of hybridization between sympatric white-tailed deer and mule deer in west Texas. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 83, 9576-9580.
- Carroll, R. L. (2000). Towards a new evolutionary synthesis. *TREE*, 15, 27-32.
- Carson, H. L. (1975). The genetics of speciation at the diploid level. *American Naturalist*, 109, 83-92.
- Cheng, C.-H., & Chen, L. (1999). Evolution of an antifreeze glycoprotein. *Nature*, 401, 443-444.
- Christoffersen, M. L. (1995). Cladistic taxonomy, phylogenetic systematics, and evolutionary ranking. *Systematic Biology*, 44, 440-454.
- Cracraft, J. (1983). Species concepts and speciation analysis. In R. F. Johnston (Ed.), *Current ornithology* (vol. 1, pp. 159-187). New York: Plenum Press.

- Dawkins, R. (1976). *The selfish gene*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Dennett, D. C. (1995). *Darwin's dangerous idea*. London: Allen Lane; Penguin Press.
- Dieckmann, U., & Doebeli, M. (1999). On the origin of species by sympatric speciation. *Nature*, 400, 354-357.
- Dover, G. (1982). Molecular driver: a cohesive model of species evolution. *Nature*, 299, 111-117.
- Dunbar, R. I. M. (1988). *Primate social systems*. London: Chapman & Hall.
- Dunbar, R. I. M., & Dunbar, P. (1974). On hybridization between *Theropithecus gelada* and *Papio anubis* in the wild. *Journal of Human Evolution*, 3, 187-192.
- Dutrillaux, B., Couturier, J., & Viegas-Pequignot, E. (1981). Chromosomal evolution in primates. *Chromosomes Today*, 7, 176-191.
- Eldredge, N., & Gould, S. J. (1972). Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In T. Schopf (Ed.), *Models in paleobiology* (pp. 82-115). San Francisco, CA: Freeman & Cooper.
- Ender, J. A. (1977). *Geographic variation, subspecies and clines*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Espinosa, L., & Borowsky, R. (1998). Evolutionary divergence of AP-PCR (RAPD) patterns. *Molecular Biology and Evolution*, 15, 408-414.
- Furuya, D. J. (1986). *Evolutionary biology*. 2nd edition. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc.
- Gehring, W. J. (1987). Homeo Boxes in the study of development. *Science*, 236, 1245-1252.
- Godfrey, L., & Sutherland, M. R. (1995). What's growth got to do with it? Process and product in the evolution of ontogeny. *Journal of Human Evolution*, 29, 405-431.
- Goldschmidt, R. (1940). *The material basis of evolution*. New Haven, CT: Yale University Press.
- Gould, S. J. (1977). *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Gould, S. J. (1980). Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology*, 6, 119-130.
- Gould, S. J., & Vrba, E. S. (1982). Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8, 4-15.
- Groves, C. P. (1989a). Natural selection and intelligent ancestors. *Mankind*, 19, 76-82.
- Groves, C. P. (1989b). *A theory of human and primate evolution*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Groves, C. P. (sous-pressé). The genus *Chetrogaleus*: unrecognized biodiversity in Dwarf Lemnurs. *International Journal of Primatology*.
- Hall, B. G. (1982). Evolution of a regulated operon in the laboratory. *Genetics*, 101, 335-344.
- Hedrick, P. W. (1982). Genetic hitchhiking: a new factor in evolution? *BioScience*, 32, 845-853.
- Hershkovitz, P. (1968). Metachromism or the principle of evolutionary change in mammalian tegumentary colors. *Evolution*, 22, 556-575.
- Higashi, M., Takimoto, G., & Yamamura, N. (1999). Sympatric speciation by natural selection. *Nature*, 402, 523-526.
- Huxley, J. S. (1942). *Evolution: the modern synthesis*. London: George Allen & Unwin, Ltd.
- Jablonski, N. G. (Ed.) (1993). *Theropithecus: the rise and fall of a primate genus*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Kimura, M. (1968). Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, 217, 624-626.
- Kondrashov, A. S., & Kondrashov, F. A. (1999). Interactions among quantitative traits in the course of sympatric speciation. *Nature*, 400, 351-354.
- Krassilov, V. A. (1980). Directional evolution: a new hypothesis. *Evolutionary Theory*, 4, 203-220.
- Lu, G., & Bernatchez, L. (1999). Correlated trophic specialization and genetic divergence in sympatric Lake Wiefish ecotypes (*Coregonus clupeaformis*): support for the ecological speciation hypothesis. *Evolution*, 53, 1491-1505.
- MacPhee, R. D. E., & Marx, P. A. (1997). The 40,000-year plague: humans, hyperdisease, and first-contact extinctions. In S. M. Goodman & B. D. Patterson (Eds.), *Natural change and human impact in Madagascar* (pp. 169-217). Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Maynard Smith, J. (1966). Sympatric speciation. *American Naturalist*, 100, 637-650.
- Mayr, E. (1940). Speciation phenomena in birds. *American Naturalist*, 74, 249-278.
- Mayr, E. (1963). *Animal species and evolution*. Harvard, MA: Belknap Press.
- Mayr, E. (1969). *Principles of systematic zoology*. New York: McGraw-Hill.
- Nixon, K. C., & Wheeler, Q. D. (1990). An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics*, 6, 211-223.
- Paterson, H. E. H. (1986). Environment and species. *South African Journal of Science*, 82, 62-65.
- Plaidigorsky, J., & Wistow, G. (1991). The recruitment of crystallins: new functions precede gene duplications. *Science*, 252, 1078-1079.
- Rumpler, Y. (1990). Systématique des lémmings. In J.-J. Roeder & J. R. Anderson (Eds.), *Primates, recherches actuelles* (pp. 13-22). Paris: Masson & Cie.
- Sarich, V. M. (1967). *Quantitative immunological study of evolution of primate albumins*. PhD thesis: University of California, Berkeley.
- Schwartz, J. H. (1999). Homeobox genes, fossils, and the origin of species. *The Anatomical Record (New Anatomy)*, 257, 15-31.
- Shea, B. T. (1983). Paedomorphosis and neoteny in the pygmy chimpanzee. *Science*, 222, 521-522.
- Sibley, C. G., & Ahlquist, J. E. (1984). The phylogeny of hominoid primates, as indicated by DNA-DNA hybridization. *Journal of Molecular Evolution*, 20, 2-15.
- Simpson, G. G. (1961). *Principles of animal taxonomy*. New York: Columbia University Press.

- Steele, E. J., Lindley, R. A., & Blanden, R. V. (1998). *Lamarck's signature*. Sydney: Allen & Unwin.
- Tregenza, T., & Butlin, R. K. (1999). Speciation without isolation. *Nature*, 400, 311-312.
- Via, S. (1999). Reproductive isolation between sympatric races of Pea Aphids. I. Gene flow restriction and habitat choice. *Evolution*, 53, 1446-1457.
- Vivo, M. de (1991). *Taxonomia de Callitrix Exleben, 1777 (Callitrichidae, Primates)*. Belo Horizonte Fundação Biodiversitas para Conservação da Diversidade Biológica.
- White, M. J. D. (1978). *Modes of speciation*. San Francisco, CA: W. H. Freeman.
- White, P. J., Squirrel, D. J., Arnaud, P., Lowe, C. R., & Murray, J. A. H. (1996). Improved thermostability of the North American firefly luciferase: saturation mutagenesis at position 354. *Biochemical Journal*, 319, 343-350.
- Whien, A., Goodall, J., McGrew, W. C., Nishida, T., Reynolds, V., Sugiyama, Y., Tutin, C. E. G., Wrangham, R. W., & Boesch, C. (1999). Cultures in chimpanzees. *Nature*, 399, 682-685.
- Williamson, P. G. (1981). Palaeontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana basin. *Nature*, 293, 437-443.

Les mécanismes morphogénétiques dans les organisations sociales des macaques

Bernard Thierry

Université Louis Pasteur et CNRS, Strasbourg, France

Résumé

N'existe-t-il aucune limite aux formes des organisations sociales que les animaux peuvent produire pour s'adapter aux contraintes de l'environnement, ou bien des contraintes de structure définissent-elles l'espace des possibles, restreignant les organisations sociales à un nombre fini de formes ? L'étude du genre *Maccaca* révèle l'existence de caractères covariants dans les organisations sociales, c'est-à-dire que des groupes de traits sociaux voyagent ensemble au cours de l'évolution. La rigidité des relations de dominance, l'intensité de l'agression, le niveau d'asymétrie dans les conflits, la fréquence des conciliations, le développement de comportements de négociation, le degré de permissivité de la mère, l'importance des liens de parenté, la transmission du rang de dominance des femelles, le mode d'émigration des mâles ou le tempérament individuel varient de manière corrélée d'une espèce à l'autre. A partir de ces caractères, on peut ordonner les espèces de macaques sur une échelle à quatre degrés qui va d'espèces caractérisées par un strict népotisme et des rapports de pouvoir hautement asymétriques, à d'autres dont les sociétés sont plus ouvertes et les relations de dominance moins inégales. Cette classification permet de faire des prédictions que l'on peut mettre à l'épreuve. On n'observe pas de corrélation entre l'environnement d'origine des macaques et leur type de relations sociales : la localisation des différentes espèces sur l'échelle bipolaire ne peut s'expliquer par de simples différences écologiques. En revanche, une analyse phylogénétique