

Année biologique 1997
T XXXV; 1-pp 3-22

**LA SPÉCIATION, PHÉNOMÈNE CONTINU
À VITESSE VARIABLE.
L'ESPÈCE EXISTE-T-ELLE?
L'IMPASSE PONCTUALISTE**

**II. Cladogenèse, autres types de spéciation.
Discussion du ponctualisme**

PAR M. DELSOL (*), J.-P. PARENT, R. MOUTERDE,
Ch. RUGET, J.-M. EXBRAYAT, J. FLATIN, Ph. SENTIS
avec la collaboration de L. BOUDCHICHE et J.-P. NICOLLIN (**)

SOMMAIRE

	Pages
II. — LA SPÉCIATION APRÈS CLADOGENÈSE ISOLANT UNE PETITE POPULATION. EFFET DE FONDATION DES GÉNÉTICIENS (DISPERSAL DU GÉOGRAPHE). THÉORIE DE CARSON. RÉALITÉ ET RÔLE DE CES FAITS ?	3
III. — MUTATIONS GÉANTES. « HOPEFUL MONSTERS » ET SALTATIONS ÉVOLUTIVES. PHÉNOMÈNES RECHERCHÉS PAR LES PONCTUALISTES POUR APPUYER LEUR THÈSE. LEURS DIFFICULTÉS	10
IV. — LES CAS PARTICULIERS DES SALTATIONS OU SPÉCIATIONS RAPIDES POSSIBLES.....	11
V. — ESSAI D'ANALYSE DE L'IMPASSE PONCTUALISTE.....	13
CONCLUSION	16
RÉFÉRENCES	18

**II. — LA SPÉCIATION APRÈS CLADOGENÈSE
ISOLANT UNE PETITE POPULATION.
EFFET DE FONDATION**

Si la cladogenèse isole une petite population de quelques individus seulement, voire au maximum quelques dizaines, la génétique des populations suggère qu'il y a là un effet de fondation, car, à ce moment, le

(*) M. Delsol, 25, rue du Plat, 69000 Lyon.

(**) École pratique des Hautes Études (Paris), Facultés catholiques de Lyon et de Lille.

pool de gènes de la petite population isolée sera différent de celui de la grande population originelle. Cet effet de fondation sera alors suivi par toute une série de transformations génétiques : le pool de gènes se rééquilibrera suivant un phénomène que l'on appellera la *dérive génétique*. On a parlé aussi à titre d'hypothèse de *révolution génétique*. On rassemble parfois tout ceci sous le nom d'*effet Bottleneck*, terme fréquemment utilisé mais, semble-t-il, peu précis.

La séparation apportera donc quelque chose de nouveau dans le génome de la petite population isolée. Il n'y aura pas seulement une nouvelle anagenèse, mais, en outre, des rééquilibrations génétiques. Comme ce phénomène porte sur des populations très petites, le paléontologiste n'a aucune chance de pouvoir le rencontrer. Le problème de la réalité de l'effet de fondation appartient au zoologiste de terrain ou de laboratoire.

1. DÉMONSTRATION DE LA RÉALITÉ DES TRANSFORMATIONS DUES À L'EFFET DE FONDATION ET À LA DÉRIVE GÉNÉTIQUE

Le concept de dérive génétique fut d'abord une théorie génétique élaborée par le mathématicien-généticien WRIGHT. C'était très difficile à démontrer car il fallait trouver dans la nature de petites populations d'une même espèce vivant isolées les unes des autres et dont on devait supposer qu'elles s'étaient constituées à partir d'un très petit nombre de sujets et étaient longtemps restées petites.

On rêvait de trouver un archipel composé de milliers de petites îles sur chacune desquelles étaient venues vivre en s'isolant des petites populations d'une même espèce qui peu à peu aurait envahi l'archipel. Le biologiste français LAMOTTE (1951), le premier, eut l'idée d'examiner les populations d'un petit escargot qui vit sous des haies isolées les unes des autres par des dizaines de mètres, le *Cepaea*. C'était un modèle idéal. Il examina environ 2.000 populations d'escargots vivant ainsi chacune dans sa haie et, comme les escargots ne se déplacent guère, il pouvait être assuré qu'il y aurait peu d'échanges d'une haie à l'autre. Évidemment, il précisa le statut génétique des caractères qu'il étudiait : les raies de couleur notamment. Grâce à ce travail, il démontra, pour la première fois, la réalité de la théorie génétique, de la dérive (et de ses suites) sur l'espèce *Cepaea nemoralis*, mais aussi sur d'autres. Dans un article célèbre publié au colloque sur les îles de la Méditerranée, il suggéra (1959) que plusieurs races insulaires de ces régions présentaient des différences dues aux effets de fondation. Ce phénomène a été parfaitement confirmé par de nombreux travaux et l'on peut considérer que c'est un phénomène non discutable (LAMOTTE, 1974, 1988; GENERMONT, 1991). Toutefois le concept de révolution génétique est discuté. Certaines positions différentes sur l'importance de ce phénomène ont été enregistrées et l'une d'elles, celle de CARSON (1975) mérite une longue discussion, d'autant plus qu'elle sera utilisée longuement par les ponctualistes.

2. DISCUSSION SUR LES CAPACITÉS DE L'EFFET DE FONDATION. LA THÉORIE DE CARSON

Presque tous les auteurs qui ont étudié l'effet de fondation et ses suites (dérive génétique ou révolution génétique) ont admis que ceci ne pouvait pas constituer d'emblée, mais seulement graduellement, une nouvelle espèce. Ce phénomène pouvait constituer ce que LAMOTTE appelle au colloque de la Méditerranée une « race » et cette « race » sera le point de départ d'une espèce nouvelle qui se constituera lentement par la suite. MAYR en 1974 dans ses analyses insiste sur le fait que de toute façon, « la spéciation est un processus historique lent et, à l'exception des cas de polyplôidie, elle ne peut jamais être observée directement par le même chercheur » (ouvrage anglais p. 488, ouvrage français p. 308).

Au cours de ces dernières décennies, tous les faits connus ont confirmé ce texte. Les spéciations les plus rapides que l'on connaisse sont relatives à des parasites d'arbres fruitiers, le diptère *Rhagoletis*. Ici, la spéciation aurait pu se réaliser en 150 générations (BUSH, 1969, 1975). Actuellement, les recherches sur l'endosymbiose montrent l'existence d'isolements sexuels réels plus rapides encore mais il faut attendre pour en savoir plus sur cette question (NARDON et GRENIER, 1993).

Il apparaît qu'aux Hawaii il y a beaucoup d'espèces de drosophiles (autant que dans le reste du monde). Ceci n'est pas en contradiction avec ce que nous venons d'écrire. Les effets de fondation multiplient et accélèrent les spéciations, peut-être parce que c'est un archipel (conversation personnelle avec J. GÉNERMONT), mais il faut préciser alors que les travaux de BOCK (1984) déjà cités ont montré qu'il y avait de très nombreuses hybridations chez les drosophiles des Hawaii et que beaucoup de celles-ci ne sont pas encore sexuellement isolées.

En 1975, CARSON a publié une courte note qui a fait beaucoup de bruit. Il y décrivait un système théorique de révolution génétique proche de celui de MAYR, mais un peu plus complexe avec un jeu de *flush* et de *crash*, qui devait aboutir, d'après l'auteur, très vite à une espèce nouvelle, voire à un genre nouveau (fig. 7). Surtout, CARSON a bien précisé que, pour lui, ce phénomène était le plus important de tous les types de spéciation.

Il écrit un texte qui vaut d'être cité entre autres pour clarifier sa position.

« Special events. The classical view of speciation holds that it is a gradual micro-evolutionary process. Thus, the genetic events which lead toward speciation are considered to be individually trivial or simple. Changes, such as a shift in gene frequency, may accumulate slowly in a population. This view does not invoke any unusual or quantum set of changes for the origin of interspecific differences. Whether, arguing for the allopatric or sympatric view of speciation, or some combination of the two, most theories of speciation are thus wedded to gradualism, using the mode or origin of intraspecific adaptations as a model.

Without mounting a specific denial of the gradualism concept, I would nevertheless like to propose that the following possibility be seriously considered. Speciation

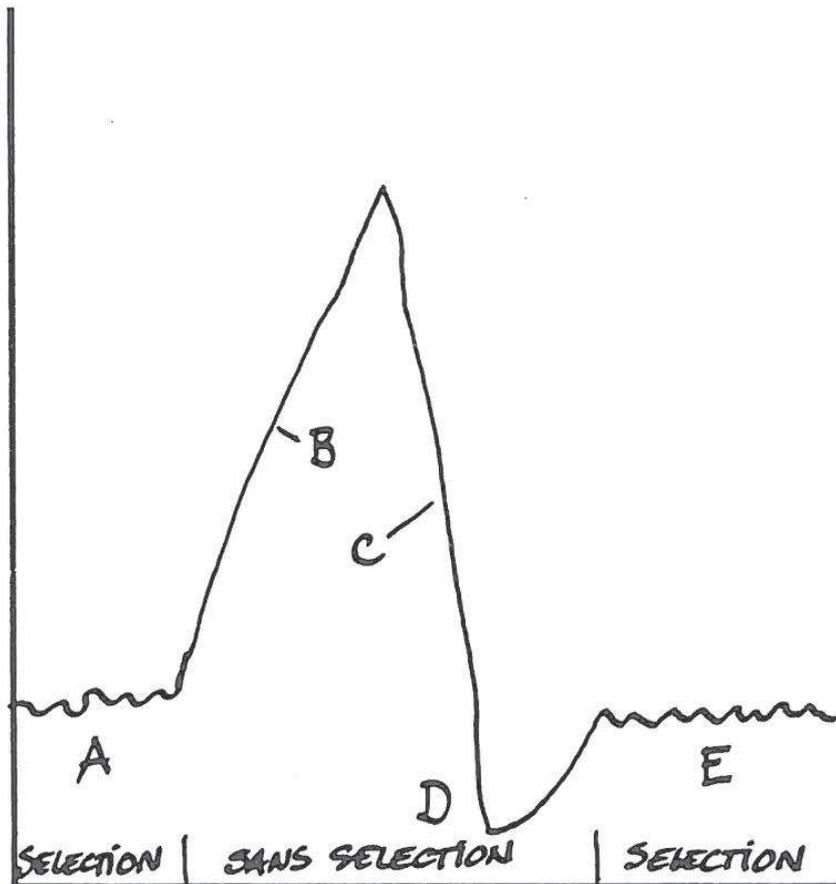


Fig. 7. — Le cycle fondateur flush-crash.

(A) Une population sans sélection naturelle jusqu'à l'origine d'un « flush » (B) qui débute en A et d'un « crash » (C). Le survivant d'un crash est un fondateur (D) qui construit une nouvelle population sans sélection naturelle (E) (repris d'après CARSON, 1975).

events may be set in motion and important genetic saltations toward species formation accomplished by a series of catastrophic, stochastic genetic events. In terms of the discussion in preceding sections of this paper, speciation is considered to be initiated when an unusual forced reorganization of the epistatic supergenes of the closed variability system occurs. This event may force the organization (by natural selection) of a new close epistatic system. I propose that this cycle of disorganization and reorganization be viewed as the essence of the speciation process. Under most circumstances, it seems unlikely that gradual microevolutionary changes could easily accomplish the drastic changes in the closed system which seem to be required. »

Toutefois CARSON nuancera ses conceptions dans un travail ultérieur (CARSON et TEMPLETON, 1984). GOULD et plusieurs auteurs ont intégré ce schéma au système ponctualiste. Un paléontologiste a même cru le reconnaître dans des séquences fossiles alors qu'il porte évidemment sur trop peu de sujets pour être observé de cette façon. POWELL, en 1989, a introduit un article dans *Genetics, Speciation and the Founder Prin-*

ciple de la façon suivante : « As the above quotation indicates, Professor CARSON clearly recognized that one aspect of speciation *via* founder events is that it likely occurs very rapidly relative to more "classical" models of speciation. »

Croyant même que le système de CARSON devait donner des espèces en peu de générations, on a essayé de le tester pensant qu'un même observateur pourrait le voir dans la nature. Aucun résultat net vraiment caractéristique n'a été enregistré sur ce sujet et la théorie de CARSON a même été discutée (LEWIN, 1987; BRYANT, 1986; CHARLESWORTH et LANDE, 1982; POWELL, 1978; CHARLESWORTH, LANDE et SLATKIN, 1982). Tout au plus, POWELL a obtenu un début d'isolement sexuel après un certain nombre de générations (POWELL, 1978 et 1989).

En fait, il semble bien s'avérer que, comme pour les effets fondateurs classiques vus plus haut, le système de CARSON peut faire apparaître assez vite quelques transformations du génome car il y a toujours dans le génome une variation génétique potentielle légère. Par contre, pour qu'il y ait de réelles nouveautés dans l'évolution d'une lignée, il faut du temps et des populations assez vastes pour constituer de nombreuses mutations. Le système de CARSON ne peut donc lui aussi que donner une « race » nouvelle. De toute façon, de telles spéciations ne peuvent pas avoir un effet évolutif important mais seulement produire au grand maximum des sous-espèces ou exceptionnellement des espèces biologiques très proches l'une de l'autre. Bien qu'il n'y ait qu'une relation très relative entre le niveau de complexité d'une lignée phylogénétique et son taux d'ADN, il est évident qu'au cours des phylogenèses, il s'est réalisé un accroissement considérable de ce taux. Or, pour que le grand phénomène de l'évolution se réalise, il fallait qu'il apparaisse des structures nouvelles et donc il fallait des mutations qui donnent aux embryogenèses de nouvelles informations créant des organes nouveaux. Plus les populations sont importantes, plus il y a de possibilités de telles mutations. Le système génétique de CARSON peut donc tout au plus créer des nouveautés par réarrangements de gènes et ce phénomène ne peut aboutir à de véritables espèces, porteuses de nouveauté. En effet, il ne faut pas oublier que la spéciation telle que nous l'avons définie, c'est-à-dire la constitution d'une espèce biologique caractérisée par un isolement sexuel, ne stipule nullement l'apparition d'une nouveauté vraie. Il se peut très bien qu'un réarrangement de gènes (même parfois une ou deux mutations) crée un isolement sexuel. De telles spéciations n'apportent que des nouveautés très peu importantes, voire des régressions, mais elles ne seront pas évolutives *stricto sensu*.

Il faut bien comprendre les limites du système de CARSON. En admettant même qu'il donne parfois une espèce biologique nouvelle, c'est-à-dire une population qui ne se croise pas avec sa population ancestrale, il ne serait pas constructeur de nouveauté profonde. Si la nature n'avait évolué que par le système de CARSON nous serions encore des Procaryotes !

RIDLEY (1989) a très bien exprimé ceci (p. 41) dans un livre publié en langue française.

« On a suggéré un autre effet possible (bien qu'incertain) de la petite taille des populations : l'évolution pourrait s'y dérouler plus rapidement. Dans ce cas, ces populations auraient moins de chances d'être conservées à l'état fossile. Lorsque l'évolution est rapide, en effet, chaque étape dure moins longtemps. Mais est-elle réellement plus rapide dans de petites populations ? Un modèle simple prévoit exactement le contraire. Si la vitesse d'évolution dépend du taux auquel les améliorations apparaissent par mutation, l'évolution sera plus rapide dans de grandes populations, parce que le nombre total de mutations par génération est plus élevé dans une grande population que dans une petite. Nous avons déjà rencontré un modèle plus complexe dans lequel l'évolution est plus rapide dans des populations subdivisées. Il s'agit du cas où la sélection naturelle s'oppose aux mutations chez les hétérozygotes, mais les favorise chez les homozygotes. Ici cependant, l'effet est dû à la subdivision de la population, non à sa taille. En théorie, rien ne permet de supposer que l'évolution est plus rapide dans les petites populations. Si les populations en cours de spéciation sont plus petites que les autres, les changements brusques relevés dans la documentation paléontologique s'expliqueront uniquement parce qu'une grande population a davantage de chances de laisser des fossiles et réciproquement. »

On avait démontré depuis longtemps la réalité et les limites de cette réserve génétique maximum dans les petites populations (DOBZHANSKY et SPASSKY, 1967; DUBININ, 1961, cité par DOBZHANSKY, 1970; nous n'avons pas pu nous procurer cet article de DUBININ).

RIDLEY dans le texte cité plus haut fait allusion à un point très important. Depuis longtemps, les théoriciens de ces questions ont pensé que l'évolution pouvait aller plus vite dans de grandes populations décomposées en nombreuses petites communiquant très facilement entre elles, particulièrement bien. Dans ce cas en effet on cumulerait les avantages des grandes populations donnant beaucoup de mutations et celles des petites populations où les mutants peuvent très vite, par jeu de l'effet de fondation, donner une race nouvelle. Ce système n'a rien à voir avec celui des ponctualistes qui, au contraire, voient leurs saltations évolutives se réaliser dans des petites populations *stricto sensu*, avec un vrai changement d'espèce et sans sélection à l'intérieur de l'espèce.

Cette conception est très théorique mais très tentante. Comme on suppose que les petites populations communiquent entre elles, la variété qui se serait constituée dans ce schéma se répandrait très vite dans la grande population et de nouvelles mutations pourraient améliorer encore la nouveauté ainsi apparue. L'évolution irait alors plus vite grâce à un système qui combinerait l'effet de fondation à l'anagenèse dans une grande population.

Nous suggérons donc que, lorsqu'après un effet de fondation se constitue une sous-espèce, celle-ci pour se transformer en espèce devra constituer d'abord une population assez importante. Dans cette dernière, il y aura encore une nouvelle anagenèse et cette anagenèse, partant d'une population légèrement modifiée, accélérera le processus de spéciation. Ainsi, dans ces grandes populations divisées en plus petites, il y aurait fréquemment des effets de fondation qui accéléreraient encore les processus de spéciation.

Cependant sur le plan épistémologique, il est intéressant de connaître l'origine intellectuelle de l'erreur de l'analyse de CARSON. C'est la définition même de la Théorie synthétique qui l'explique.

Cette définition, déjà bien explicitée par SIMPSON a été reprise par GOULD dans l'article « The return of the hopeful monsters » (1977) : « Contemporary neo-darwinism is often called the “synthetic theory of evolution” because it united the theories of population genetics with the classical observations of morphology systematics, embryology, biogeography and paleontology. »

Il s'est produit alors le phénomène suivant. Certains auteurs ont eu tendance à considérer que la génétique des populations représentait parfaitement le modèle « mathématico-génétique » des faits d'évolution et ils ont cru que cette génétique constituait une discipline propre et que l'on pouvait en accepter les modèles sans avoir recours à l'observation de la nature et à l'expérience.

On aurait dû se souvenir que, lorsque fut compris (à la suite des théories des statisticiens des années 30), que l'on pouvait mesurer la sélection et chiffrer l'avantage ou le désavantage d'une mutation, on éprouva le besoin de contrôler les thèses de ces statisticiens (cages à populations, causes de la survie des papillons gris ou noirs, effets de fondation et phénomènes de dérive chez les *Cepaea*). Les auteurs qui se sont enthousiasmés trop vite pour la théorie de la spéciation de CARSON ont tout simplement oublié qu'une théorie génétique ne peut être acceptée qu'après avoir été contrôlée directement ou indirectement par des observations ou des expériences. Ils ont cru qu'un modèle théorique avait en soi une valeur démonstrative. Toute l'erreur épistémologique est là.

Notons bien que l'absence d'observations n'infirme pas nécessairement la théorie. Le négatif ne prouve rien. Toutefois lorsque l'on a ni résultat direct, ni arguments indirects, mais des arguments conceptuels contre une théorie, celle-ci a beaucoup de chances d'être fausse.

Ce qui est amusant dans cette histoire, c'est que très souvent les auteurs qui ont accepté trop vite la théorie de CARSON pensaient y trouver un schéma qui leur permettrait de critiquer les tendances gradualistes de la théorie synthétique. Or, en admettant ce modèle de génétique des populations comme un fait réel, ils ont été sans s'en rendre compte plus synthéticiens que les synthéticiens eux-mêmes. Ils ont cru que l'on pouvait comprendre la nature en raisonnant seulement à partir de la génétique théorique.

Ainsi, nous pouvons penser que les effets de fondation jouent certainement un grand rôle dans la spéciation en créant des pools génétiques nouveaux qui soient susceptibles d'évoluer si les circonstances le permettent en poursuivant leur évolution par des anagenèses, mais ils ne peuvent constituer des espèces directement que dans des cas exceptionnels. On aurait seulement alors des espèces morphologiques très voisines des ancestrales.

Dernière remarque importante. Lorsque la théorie de CARSON a été proposée par cet auteur en 1975, les ponctualistes avaient imaginé trois ans avant, en 1972, un schéma d'évolution rapide amenant à une spéciation vraie, mais ils étaient restés vagues sur la structure de ce phéno-

mène. La théorie de CARSON avec les exagérations que nous venons de citer vint à point nommé pour compléter une importante insuffisance de leur théorie; ils l'utiliseront alors et la citeront comme l'un des schémas de leur spéciation rapide. En réalité, cette théorie de CARSON était une extrapolation trop rapide, elle ne peut donc confirmer le ponctualisme.

La théorie de CARSON est tout au plus une hypothèse : celle selon laquelle un modèle particulier de spéciation serait très fréquent. Une doctrine telle que le ponctualisme ne peut être confirmée par une hypothèse. Elle peut en revanche l'incorporer dans sa construction théorique et ainsi la rendre plus cohérente.

III. — MUTATIONS GÉANTES, « HOPEFUL MONSTERS » ET SALTATIONS ÉVOLUTIVES. PHÉNOMÈNES RECHERCHÉS PAR LES PONCTUALISTES POUR APPUYER LEUR THÈSE. LEURS DIFFICULTÉS

Dans un livre célèbre, réédité en 1982 et préfacé par GOULD, GOLDSCHMIDT propose un type de spéciation par mutation systémique qui construit alors ce qu'il appelait des « hopeful monsters ».

Les termes de mutations géantes et de saltation sont très difficiles à définir. Il nous semble que l'on ne peut en cerner le sens que par opposition aux modifications évolutives graduelles proposées depuis les années 30 par la théorie synthétique et les schémas évolutifs que nous venons de décrire. Dans ces thèses, on admet en effet que le passage d'une sous-espèce à l'autre (microévolution) est le produit de l'accumulation dans une population isolée de petites mutations analogues à celles que MORGAN a étudiées et grâce auxquelles les généticiens ont bâti la théorie chromosomique de l'hérédité. Ces mutations ne peuvent provoquer, sauf à titre absolument exceptionnel, un isolement sexuel entre le muté et le non-muté. Tout au plus, elles pourraient provoquer un début d'isolement sexuel reconnaissable seulement par des études précises. A ces mutations, il faut ajouter aujourd'hui les mutations homéotiques et les structures endosymbiotiques qui viennent d'une autre espèce ou sont une autre espèce, mais qui se sont construites elles aussi graduellement. On admet que le passage d'une espèce à une autre (macroévolution) correspond en général seulement à une accumulation de nombreuses mutations du même type qui, en différenciant davantage cette même population isolée, lui confèrera une structure si nouvelle que l'on en fera alors une espèce. Nous avons décrit tout cela plus haut. Enfin, on pense que le passage d'un haut taxon à l'autre (mégaévolution) se réalise en général aussi par une séquence d'espèces du même type que les précédentes et dont les différences en s'additionnant créent la nouveauté correspondant à cette mégaévolution. Celle-ci n'est donc qu'une somme de macroévolutions qui aboutit à un véritable changement de plan : une mégaévolution.

Au contraire, ceux qui admettent l'existence de saltations dans l'évolution pensent que c'est une seule mutation dénommée macromutation qui provoque la macroévolution ou la mégaévolution. Actuellement, certains auteurs ont essayé de décrire une sorte de système intermédiaire qui induirait des évolutions rapides, l'hétérochronie par exemple. Nous en reparlerons plus loin.

Les ponctualistes ont adopté, pour expliquer la transformation des espèces, soit certains aspects (certains seulement) du système de GOLDSCHMIDT, soit le système de CARSON et quelques autres schémas. Pour ces auteurs, il s'agit de faire apparaître très vite une structure différente, une organisation nouvelle résultant de nouvelles corrélations morphogénétiques et physiologiques. Ce qui implique :

- des modifications qui doivent réorganiser l'individu d'une façon harmonieuse de sorte que le nouveau sujet sera construit comme une nouvelle « totalité » ou, si l'on préfère, une nouvelle « unité » organique;
- l'adaptation presque immédiate du sujet muté au milieu dans lequel il vit.

Or, il est statistiquement improbable qu'il se produise très vite un ensemble de caractères organisés l'un par rapport à l'autre. On ne peut argumenter sur cette improbabilité que par une comparaison telle que celle des jetons numérotés retombant sur un damier. Si on lance 20 jetons, en admettant que lorsque le 1 tombe à sa place, on l'y laisse comme s'il était sélectionné, puis le 2, le 3 et ainsi de suite, il suffira, statistiquement bien sûr, de 220 opérations pour que chaque jeton tombe à sa place. Si l'on admet, comme dans une mutation pléiotrope, que tous les jetons doivent, pour que l'opération réussisse, tomber à leur place dans un même lancement, il faudrait réaliser un nombre fabuleux d'opérations pour que l'on ait statistiquement une chance d'obtenir ce résultat. Comme toute comparaison, celle-ci est imparfaite car elle suggère une certaine structuration préalable (on pourrait dire un finalisme) mais on pourrait, avec des comparaisons plus complexes, montrer encore cette improbabilité.

On sait qu'à cette réponse théorique pour la mégaévolution spécialement s'ajoute la constatation que, d'années en années, les récoltes des paléontologistes apportent de nouvelles formes intermédiaires aux groupes pour lesquels on aurait pu imaginer des mutations saltatoires (récemment les Baleines et les Batraciens apodes).

Cependant, on peut penser qu'aux règles générales que nous venons de définir, relatives aux difficultés des mutations géantes, il pourrait y avoir des exceptions. Nous allons essayer de les analyser.

IV. — LES CAS PARTICULIERS DE SALTATIONS OU SPÉCIATIONS RAPIDES POSSIBLES

En science, on ne peut jamais déclarer, sauf en mathématique, sous réserve que l'on ne change pas les axiomes de base, qu'un phénomène est impossible. Nous avons du reste toujours évoqué ici seulement des improbabilités statistiques. Il se peut donc

qu'en dehors des polyploïdes et des faits de ce genre connus depuis longtemps, il y ait, dans certains cas particuliers, des saltations qui produiraient des espèces nouvelles. Essayons maintenant de voir s'il existe de tels phénomènes, c'est-à-dire des mutations géantes vraies ou du moins des systèmes évolutifs qui s'en rapprochent. On en a proposé quelques cas.

a) On appelle *hétérochronies* des allométries observables dans la lignée évolutive. On leur attribue beaucoup d'importance aujourd'hui. On semble même oublier que les allométries ont été décrites pour la première fois par HUXLEY et TEISSIER, deux des « pères fondateurs » des théories modernes de l'Évolution. En outre, ROPP et SIMPSON avaient montré, dans plusieurs publications antérieures à 1940, que presque toute l'évolution du cheval était due essentiellement à des allométries de croissance, c'est-à-dire à des hétérochronies. L'importance du rôle des hétérochronies dans l'évolution n'est donc pas une idée nouvelle. Cependant, au cours de ces dernières années, on a suggéré qu'elles pouvaient aboutir à des évolutions plus rapides que les processus correspondant à l'addition de caractères nouveaux. C'est une hypothèse. Cependant, aucun fait précis ne démontre que ces faits aboutissent à des évolutions particulièrement rapides. Les chevaux étudiés par ROPP ont évolué très lentement par hétérochronie. Dans des ouvrages de 1988 et 1991, MACKINNEY, qui a insisté sur cette rapidité de l'évolution par hétérochronie, a donné comme exemple dans ses conclusions la célèbre explosion évolutive du Précambrien. Celle-ci se serait produite grâce à des hétérochronies rapides. Il nous paraît difficile d'admettre que l'on puisse bâtir une théorie évolutive pour des périodes aussi lointaines et sur des phylogenèses aussi mal connues.

Il faut faire cependant ici une place à part aux néoténies ou aux phénomènes de ce type. Ils auraient joué un grand rôle dans certains groupes zoologiques et notamment dans des groupes de Batraciens, comme l'ont montré WAKE (1966) et WAKE *et al.* (1969). Il est bien connu que chez l'Axolotl une seule mutation suffit pour provoquer la néoténie. Cet exemple est toujours cité pour conforter la réalité des saltations évolutives. Cependant, la néoténie d'une larve vivant déjà en équilibre dans son milieu ne crée rien; elle maintient sans changement un stade embryonnaire qui était déjà capable de vivre par lui-même et l'érige en stade adulte. La néoténie n'est pas une évolution par elle-même; elle permet simplement, si l'état néoténique se stabilise, une évolution morphologique nouvelle à partir du stade embryonnaire auquel se fixe l'animal néoténique. C'est une évolution par récupération d'un stade ancestral (DELSOL, 1991).

b) On a cité aussi des *retours de caractères perdus* tels que ceux des drosophiles tétraptères observés déjà dans les années 20 et dont LEWIS a longuement repris l'étude. C'est encore une saltation mais pas une construction de nouveautés vraies, car elle fait réapparaître des caractères existants dans le stock génétique. Un tout autre problème serait d'expliquer le passage des insectes aptérygotes aux ptérygotes, c'est-à-dire l'origine de la structure des ailes.

c) Il y a aussi le cas d'évolution rapide par *régression d'organe*. DEVILLERS, par exemple, a cité (1985) la possible régression rapide de l'aile des Oiseaux. Dans les grottes, l'état aveugle doit pouvoir apparaître très vite. La régression des yeux des Anoptichthys doit être très récente puisque ces derniers se croisent encore parfaitement avec les Astyanax dont ils paraissent provenir. SIMPSON (1950) avait déjà attiré l'attention sur ces possibilités de régressions rapides. Anoptichthys n'est qu'un écotype.

d) Il se pourrait aussi qu'il y ait des saltations vraies chez des formes organisées sur le principe de la *répétitivité*, système anatomique structural très fréquent dans le monde vivant. On conçoit qu'il puisse se construire des métamères supplémentaires ou des déplacements d'organes d'un métamère à l'autre sans que ceci désorganise le sujet. Chez les Arthropodes, les naturalistes collectionneurs ont très souvent observé des formes tératologiques (BALAZUC, 1958). Il faut aussi citer les homéoses (RAFF et KAUFMAN, 1983) et des structures où le changement correspond à une simple multi-

plication (Hexacoralliaires et Octocoralliaires). Cependant, dans tous ces cas, il faudrait encore que les sujets mutés se croisent encore avec les non mutés.

e) Depuis quelques années, les phénomènes d'*endosymbioses* jusqu'ici considérés comme exceptionnels se sont avérés avoir joué sans doute un grand rôle dans l'évolution (NARDON *et al.*, 1990; NARDON et GRENIER, 1993); ils semblent bien pouvoir provoquer des isolements sexuels en un petit nombre de générations. Seulement, ici encore, il ne faut pas oublier que le bloc d'informations nouvelles permettant la constitution rapide d'une nouveauté chez un sujet, s'est construit lui-même dans une lignée antérieure et probablement encore graduellement. On ne peut donc pas ici parler de saltation au sens originel du terme, c'est une association de génomes, une association d'informations elles-mêmes construites chacune de façon graduelle.

f) Certaines *mutations homéotiques* sont sans intérêt mais il se pourrait que d'autres au contraire soient très importantes. Ainsi, il ne serait pas impossible que certains groupes commencent leur histoire par une mutation homéotique. Un article récent de *Nature* (WHITING (M. F.) et WHEELER (W. C.), 1994) suggère que la famille d'insectes dits Strepsiptères auraient eu pour origine une telle mutation. L'hypothèse est tentante. Ce serait une mini-saltation, mais évidemment celle-ci n'aurait pas été précédée d'une stase et ne démontrerait donc rien en faveur du punctualisme et c'est d'autre part une hypothèse très conjecturale.

V. — ESSAI D'ANALYSE DE L'IMPASSE PONCTUALISTE

Il serait tentant et diplomatique d'essayer d'intégrer une partie des positions punctualistes dans une synthèse gradualiste. De la même façon, à une certaine époque, certains auteurs ne voulaient pas choisir entre lamarckisme et darwinisme...

Certes le punctualisme nous a obligés à préciser et compléter nos modèles; il a attiré notre attention sur certains phénomènes. Malgré toute la bibliographie que nous avons pu faire depuis vingt-cinq ans nous ne pouvons pas tenir ce juste milieu, car aucun argument sérieux ne subsiste en sa faveur.

Il faut simplement reconnaître que l'on ne peut pas démontrer que le couple « stase-spéciation rapide » ne se réalise jamais. Tout au plus, on pourrait admettre que c'est une exception rare. (Précisons encore que la saltation seule n'est pas le punctualisme.)

Pourtant le punctualisme a eu son heure de gloire. A notre avis, il hérite du rêve classique des biologistes de voir apparaître les nouvelles espèces brusquement. En France en particulier, nous sommes encore imprégnés par l'enquête de l'Académie des Sciences de 1862 qui montrait que les espèces étaient bien séparées l'une de l'autre. Certes les présentations de GOULD sont toujours très séduisantes et il a un talent indéniable pour une vulgarisation de haut niveau mais ses positions sont souvent insaisissables... En effet, lorsqu'on étudie de près leurs argumentations, on est frappé de leur faiblesse.

1. D'ABORD UNE ERREUR DE FOND

Le punctualisme est proposé et défendu par des paléontologistes qui invoquaient le rôle de très petites populations. Ainsi le paléontologiste H. TINTANT écrit à Dijon (1983, p. 30) :

« Un des plus graves défauts du modèle punctualiste réside par contre dans la quasi-impossibilité de le vérifier du point de vue historique dans les documents paléontologiques. « Almost impossible to observe or fully document » (STANLEY, 1979, p. 27). En raison de son instantanéité, des petits effectifs impliqués, de l'éloignement géographique des isolats, il se place sur un plan pratiquement inaccessible aux méthodes géologiques d'investigation. »

Pratiquement tous les paléontologistes aujourd'hui reconnaissent que la Ponctuation ne peut pas être vue en paléontologie. CHALINE l'a reconnu aussi (texte cité plus haut) et TINTANT vient de rappeler que STANLEY, punctualiste notoire, le reconnaissait aussi.

Évidemment cela ne prouve pas que les ponctuations n'existent pas, mais alors pour démontrer leur réalité il faudrait des arguments indirects. Nous sommes en présence d'une théorie qui s'appuie sur l'isolement sexuel de populations nommées « espèces » qui se seraient construites dans de petites populations. Or, on ne peut pas étudier l'isolement sexuel sur des fossiles et les petites populations sont si restreintes qu'elles sont insaisissables dans l'enregistrement fossile. Que reste-t-il alors de cette argumentation punctualiste ?

2. L'ILLOGISME DES ARGUMENTS

GOULD, dans le « précolloque » de Dijon, publié en polycopie (1982), écrit page 275 :

« Les espèces de *Sericornis*, un genre de fauvette, se ressemblent tellement, qu'elles trompent souvent même les experts. Mais les Indiens Foré de la Nouvelle-Guinée peuvent distinguer, à quelque distance et sans jumelles, les deux espèces qui habitent leur région, se servant des moindres différences de comportement et de chant. En effet, sauf quelques exceptions, les cent quatre-vingts espèces de vertébrés de la région sont nommées de façon identique par les Foré et les taxonomistes occidentaux. Selon le biologiste qui a fait cette découverte, cet accord reflète la réalité objective des espèces. Le monde des organismes nous apparaît en paquets discrets. Les évolutionnistes considèrent que les organismes sont façonnés en paquets (dits espèces) tant par leur histoire que par leur action réciproque. »

ELDREDGE reprend exactement cet argument dans l'article qu'il écrit pour *La Recherche* dans la même année 1982 :

« Mais en opposition radicale à cette conception abstraite de l'espèce figure une conception naturaliste, selon laquelle les espèces sont des entités biologiques réelles. Cette conception est en fait très ancienne, bien antérieure au néo-darwinisme et même à Darwin : elle était connue des premiers naturalistes du XVIII^e siècle. Comme preuve de la réalité objective de l'espèce, on cite souvent l'observation suivante faite par les ethnologues : des indigènes de la Nouvelle-Guinée, complètement ignorants de la biologie moderne, reconnaissent dans leur île des "sortes" d'animaux et de plantes exactement identiques aux espèces reconnues par les systématiciens. »

Il est curieux que ces auteurs n'aient pas vu que ces faits ne signifiaient rien en faveur de leur théorie.

Lorsqu'une espèce est constituée, on sait bien depuis toujours qu'elle est reconnaissable par tout bon observateur, y compris par le non-

spécialiste, c'est-à-dire par celui qui ne connaît des espèces que celles que nous voyons quotidiennement autour de nous hormis celles qui sont très proches, les espèces jumelles par exemple.

La discussion entre gradualistes et ponctualistes porte sur un phénomène infiniment plus complexe que seul peut aborder celui qui a étudié longuement la nature et connaît les schémas essentiels du système de l'évolution. Il porte sur les processus grâce auxquels se construisent ces différences entre espèces qui deviennent bien reconnaissables lorsque celles-ci seront achevées. Il porte donc sur la formation des espèces et non pas sur la réalité des espèces déjà construites... On est étonné que GOULD et ELDREDGE n'aient pas vu que les faits qu'ils décrivaient dans les deux textes cités plus haut portaient sur des spéciations déjà terminées, ce qui n'apporte rien à la démonstration.

3. LES CHANGEMENTS DE POSITION DES PONCTUALISTES SONT CONSTANTS

Nous renvoyons sur ce sujet à notre ouvrage de 1995.

4. L'ALLURE DISCUTABLE DES ARGUMENTS ESSENTIELS

Le ponctualisme est parti d'une observation d'ELDREDGE (1971) relative aux ocelles des trilobites. On pourrait montrer que cela ressemble davantage à des variations qui correspondent à des mutations un peu analogues à la mutation Bar des drosophiles ou même à des plus petites mutations.

Un autre grand argument a été une observation de WILLIAMSON sur la transformation de mollusques dans le lac de Turkana (1981a, 1981b, 1982, 1983). Elle a été très discutée car il est connu que les mollusques peuvent changer de forme très vite à la suite d'une transformation écologique. Or, justement dans son ouvrage de 1985, *The Evolution of punctuated equilibria*, ELDREDGE ne cite même pas WILLIAMSON dans l'index. En 1989, il le cite brièvement en six lignes! On peut se demander s'il n'a pas lui-même des doutes sur cette affaire qui était pourtant l'un des grands arguments du ponctualisme.

5. LE PROBLÈME DES STASES

Divers faits montrent qu'il n'existe que des « quasi-stases » et ceci pour plusieurs raisons.

a) Si, comme l'a écrit ELDREDGE, chaque nouvelle espèce persiste inchangée en de longues périodes (5 à 10 millions d'années) avant de disparaître... alors il n'y aurait pas de sous-espèces. Or on sait aujourd'hui qu'elles sont, en réalité, très nombreuses.

b) Les « quasi-stases » correspondraient alors à des processus de changements très lents reconnus depuis toujours notamment par SIMPSON. Dans l'ouvrage de 1944, traduit en français en 1950, il écrit page 199 :

« L'étudiant le plus occasionnel de l'histoire animale est frappé par le fait que, à côté de l'évolution régulière de la plupart des lignées phylétiques... ici et là apparaissent certaines lignées qui semblent avoir évolué avec une extraordinaire rapidité, tandis que d'autres ont changé avec tant de lenteur qu'elles semblent à peine évoluer... »

Et plus loin : « Le problème inverse de taux exceptionnellement bas (de vitesse d'évolution) est illustré par un plus grand nombre d'observations plus directes et excite depuis longtemps l'intérêt et la discussion particulièrement parmi les paléontologistes. »

SIMPSON consacre le chapitre IV entier à décrire ces différences de vitesse. En somme, GOULD a cru découvrir ce qui avait été en réalité découvert longtemps avant lui et bien décrit par SIMPSON en 1950. On est étonné que GOULD ait laissé croire qu'avant lui on pensait que l'évolution était régulière.

c) GOULD avait écrit aussi que les mollusques étaient en général en stase (1983), or c'est dans ce groupe que l'on a décrit les plus belles anagenèses. Ainsi, TINTANT (1984) a montré dans une étude précise que des céphalopodes supposés en stase évoluaient en réalité. Évidemment on pourrait prétendre que ce sont des exceptions, mais il y aurait alors tant d'exceptions que l'on pourra se demander si les stases existent réellement. Cet argument des « exceptions » finit par faire sourire...

CONCLUSION

Les données que nous venons de résumer amènent de façon logique aux conclusions suivantes :

1. Nous possédons maintenant un nombre d'observations suffisamment nombreuses pour qu'elles aient une valeur statistique en paléontologie et surtout pour les hybridismes. Ceci démontre, soit directement, soit par des raisonnements hypothético-déductifs, que les espèces se construisent souvent par la transformation lente d'une population importante, c'est-à-dire par anagenèse et cladogenèse. Il n'y a pas de « crise de spéciation ».

2. D'autres observations parfaitement démontrées aussi montrent que les effets de fondation par divers processus accélèrent la spéciation, mais il n'apparaît pas qu'ils puissent, hormis exception, produire d'autre chose qu'une sous-espèce. En outre ces processus ne peuvent pas constituer le « corpus » principal de l'évolution car ils n'apportent que peu ou pas de nouveautés évolutives réelles, mais seulement des réarrangements. Pour être à la base d'une nouvelle espèce ils doivent être liés à des anagenèses.

3. Ces positions sont résumées dans les figures 2 A et B et 6. Elles représentent, nous semble-t-il, le paradigme probable des principaux

schémas de la spéciation. Elles correspondent à ce que nous proposons d'appeler la spéciation continue ou hypergraduelle à vitesse variable.

4. Les autres types de spéciations, les polyploïdies, les remaniements chromosomiques divers, hybridation, endosymbiose, malgré leur intérêt n'ont pas été décrits ici. Ils mériteraient une autre étude. Les endosymbioses apporteront certainement dans l'avenir d'intéressantes nouveautés. Il en est de même de l'action évolutive des gènes homéotiques.

5. L'apport de ces processus très différents permet de conclure que les lignées vivantes bricolent des espèces par les procédés les plus divers.

6. Le schéma proposé par les ponctualistes est tout à fait théorique et rien n'en démontre la réalité. Étant donné l'importance attribuable aux autres phénomènes bien établis il n'est pas douteux que, si le modèle du ponctualisme se réalise, ce ne peut être qu'un cas d'exception. Il ne paraît donc pas pensable d'écrire, comme on peut le lire parfois, que la spéciation se réalise tantôt graduellement et tantôt ponctuellement. Le deuxième phénomène n'est pas prouvé et ne peut être que fort rare. Il est en outre sans intérêt évolutif car il ne peut créer de nouveautés, hormis exception, car il ne se réalise que par réarrangement de gènes existants.

7. L'espèce apparaît donc dans la nature comme une portion de phylogénèse que l'on découpe en fonction de critères commodes mais arbitraires. Hormis exceptions tels que les polyploïdes, il n'y a pas d'espèce en soi, pas d'entité déterminées que l'on puisse nommer espèce. Une population que nous appelons aujourd'hui espèce A se transformera peu à peu au cours des âges en espèce B et cette transformation ne sera pas un « événement ». C'est pour cette raison que nous avons placé un sous-titre paradoxal dans ce texte. L'espèce existe-t-elle? Ceci évidemment ne veut pas dire qu'il n'existe pas aujourd'hui des loups et des moutons, mais ici leur spéciation est terminée depuis longtemps.

8. Certes, beaucoup des conclusions que nous venons de résumer viennent du laboratoire, pas toutes bien sûr, mais il faut répéter que dans les problèmes difficiles c'est le laboratoire qui clarifie souvent la décision. La nature ne nous donne que de premières informations. Toute la science moderne vient du laboratoire. Sans lui, nous ne connaîtrions même pas les cellules et les chromosomes...

9. Malgré cela, il est capital de continuer à classer et de préciser le système classificatoire en particulier pour les catégories inférieures à l'espèce. Aucune recherche sérieuse ne peut s'effectuer sans classification préalable des éléments sur lesquels on travaille, sans savoir à quel niveau et en quelles zones de la phylogénèse se situent les populations que l'on étudie.

RÉFÉRENCES

- BALAZUC (J.), 1958. — La tératologie des Hyménoptéroïdes. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, **127**, 167-203.
- BLAIR (W. F.), 1950. — Ecological factors in speciation of *Peromyscus*. *Evolution*, **IV**, n° 3, 253-275.
- BLAIR (W. F.), 1972. — *Evolution in the genus « Bufo »*. Univ. Texas, Austin, London, 459 p.
- BOCK (I. R.), 1984. — Interspecific hybridization in the genus *Drosophila*. In: *Evolutionary biology*, vol. 18, 41-70, Plenum Press, New York.
- BOCQUET (C.), GÉNÉRMONT (J.), LAMOTTE (M.), 1976, 1977, 1980. — Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. *Mém. Soc. Zool. Fr. Paris*, **1**, 407 p., **2**, 381 p., **3**, 452 p.
- BOUDCHICHE (L.), RUGET (Ch.), 1993. — Une réponse morphologique à un problème écologique : l'exemple des foraminifères du Toarcien inférieur des Beni-Snassen (Maroc nord-oriental). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **316**, série II, 815-821, 2 fig.
- Bryant (E. H.), McCommas (S. A.), Combs (L. M.), 1986. — The effect of an experimental Bottleneck upon quantitative genetic variation in the house-fly. *Genetics*, **114**, 1191-1211.
- BUSH (G. L.), 1969. — Sympatric host races formation and speciations in frugivorous flies of the genus *Rhagoletis*. *Evolution*, **23**, 237-251.
- BUSH (G. L.), 1975. — Modes of animal speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **6**, 339-364.
- CALOO (B.), 1971. — Caractères morphologiques mesurables chez les Graphoceratines (*Ammonitina*) (Aaléien au nord de Digne, Basses-Alpes, France). *Docum. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon*, **45**, 1-18.
- CARSON (H. L.), 1975. — The genetics of speciation at the diploid level. *Amer. Natur.*, **109**, n° 965, 83-92.
- CARSON (H. L.), TEMPLETON (A. R.), 1984. — Genetic revolutions in relation to speciation phenomena: the founding of new populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **15**, 97-131.
- CHALINE (J.), MEIN (P.), 1979. — *Les rongeurs et l'Évolution*. Doin, Paris, 235 p.
- CHALINE (J.), BRUNET-LECOMTE (P.), 1990. — Modélisation des modalités de l'Évolution. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **311**, sér. II, 1031-1036.
- CHALINE (J.), BRUNET-LECOMTE (P.), 1992. — Anatomie de la radiation européenne des Arnicolidés (*Rodentia*) : un test quantifié du modèle équilibres/déséquilibres. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **314**, sér. II, 251-256.
- CHARLESWORTH (B.), LANDE (R.), 1982. — Morphological stasis and developmental constraint: no problem for neo-darwinism. *Nature*, **296**, 610.
- CHARLESWORTH (B.), LANDE (R.), SLATKIN (M.), 1982. — A neo-darwinian commentary on macroevolution. *Evolution*, **36**, 474-498.
- CHEVASSUS (B.), 1983. — Hybridization in fish. *Aquaculture*, **33**, 245-262.
- COUSIN (G.), 1967. — Quelques points de vue sur l'hybridation chez les animaux. *Bull. Soc. Biol. Fr.*, **92**, n° 2, 442-485.
- COUSIN (G.), 1968. — Considérations sur l'isolement géographique de quelques espèces de gryllidés, sur leur identification biotypologique, l'ancienneté probable de leur spéciation et le maintien de leurs affinités génétiques. *C. R. Soc. Biogéogr.*, **389**, 5-21.
- CUÉNOT (L.), 1932. — *La genèse des espèces animales*. Alcan, Paris, 822 p.
- DELSOL (M.) avec la collaboration de SENTIS (Ph.) et FLATIN (J.), 1991. — *L'évolution biologique en vingt propositions*. Vrin, Paris et IIEE, Lyon, 849 p.
- DELSOL (M.), PARENT (J. P.), MOUTERDE (R.), RUGET (C.), EXBRAYAT (J. M.), SENTIS (Ph.), avec la collaboration de BOUDCHICHE (L.) et NICOLLIN (J. P.), 1995. — *L'origine des espèces aujourd'hui. L'espèce existe-t-elle? L'impasse ponctualiste*. Éditions Boubée, Paris et AAA, Lyon, 361 p.

- DEVILLERS (C.), 1985. — Quelques remises en cause de la théorie synthétique de l'Évolution. *Année Biol.*, **24**, n° 2, 153-177.
- DOBZHANSKY (T. H.), 1970. — *Genetics of the evolutionary process*. Columbia University Press, New York, London, 505 p.
- DOBZHANSKY (T. H.), 1977. — *Génétique du processus évolutif*. Trad. Y. Guy. Flammarion, Paris, 561 p.
- DOBZHANSKY (Th.), SPASSKY (B.), 1967. — Effects of selection and migration on geotactic and phototactic behaviour of *Drosophila*. *Proc. Roy. Soc. B*, **168**, 27-47.
- DOMMERGUES (J. L.), 1987. — L'évolution chez les Ammonites du Lias moyen (*Carixien, Domerien Basal*) en Europe occidentale. *Doc. Lab. Géol. Lyon*, n° 98, 297 p.
- DOWLING (T. E.), DE MARAIS (B. D.), 1993. — Evolutionary significance of introgressive hybridization in cyprinid fishes. *Nature*, **362**, 444-446.
- DUBOIS (A.), 1988. — *Le genre en zoologie : essai de systématique théorique*. Éd. Muséum, série A, Zoologie, **139**, 130 p.
- ELDREDGE (N.), 1971. — The allopatric model and phylogeny in paleozoic invertebrates. *Evolution*, **25**, 156-167.
- ELDREDGE (N.), 1982. — La macroévolution. *La Recherche*, **13**, 616-626.
- ELDREDGE (N.), 1985. — *The evolution of punctuated equilibria*. Princeton University Press, 240 p.
- ELDREDGE (N.), 1989. — *Macro-evolutionary dynamics*. McGraw-Hill Publ. Comp., 226 p.
- ELDREDGE (N.), GOULD (S. J.), 1972. — Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: SCHOPF (Th. J. M., ed.), *Models in Paleobiology*. Freeman, Cooper and Co., San Francisco.
- ELDREDGE (N.), GOULD (S. J.), 1974. — Morphological transformation, the fossil record and the mechanisms of Evolution. A debate. Part II: The reply. *Evolutionary biology*, **7**, 295-308.
- GABILLY (J.), 1976. — *Le Toarcien à Thouars et dans le centre-ouest de la France*. Éd. CNRS, Paris, 217 p.
- GÉNERMONT (J.), 1976. — Les problèmes de l'espèce chez les Protozoaires. In : *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*, t. I, *Mém. Soc. Zool. Fr.*, **38**, 375-403.
- GÉNERMONT (J.), 1991. — Les mécanismes de la spéciation. *Médecine/Sciences*, n° 6, vol. 7, I-VI.
- GINGERICH (P. D.), 1974. — Stratigraphic record of early Eocene Hyopsodus and the geometry of mammalian phylogeny. *Nature*, **248**, 107-109.
- GINGERICH (P. D.), 1979. — The stratophenetic approach to phylogeny. Reconstruction in Vertebrate paleontology. In: CRACRAFT and ELDREDGE, ed., *Phylogenetic analysis and paleontology*. Columbia Univ. Press, New York, 41-77.
- GINGERICH (P. D.), 1983. — Origin and evolution of species: evidence from the fossil record. In: *Modalités, rythmes, mécanismes de l'évolution biologique*. Coll. Intern. CNRS Dijon, **330**, 125-130.
- GODINOT (M.), 1985. — Evolutionary implications of morphological changes in the palaeogene primates. *Special papers in Paleontology*, **33**, 39-47.
- GOLDSCHMIDT (R.), 1982. — *The material basis of Evolution*. Yale University Press, New Haven, London, 436 p.
- GOULD (S. J.), 1982. — The uses of heresy. Introduction à *The material basis of Evolution*. Yale University Press, New Haven, London, 436 p.
- GOULD (S. J.), 1983. — Dix-huit points au sujet des équilibres ponctués. In: *Modalités, rythmes, mécanismes de l'Évolution*. Coll. Intern. CNRS Dijon, **330**, 39-41.
- GOULD (S. J.), ELDREDGE (N.), 1993. — Punctuated equilibrium comes of age. *Nature*, **366**, n° 6452, 223-227.
- GRAY (A. P.), 1972. — *Mammals hybrids. A check list with bibliography*, 2nd ed. CAB, England, 262 p.
- HIGHTON (R.), 1970. — Evolutionary interactions between species of north american Salamanders of the genus *Plethodon*. I. Genetic and ecological relationships of *Ple-*

- thodon jordani* and *P. glutinosus* in the southern appalachian mountains. In: DOBZHANSKY (T. H.), HECHT (M. K.), STEERE (W. M. C.), ed., *Evolutionary biology*, New York, 4, 211-241.
- HIGHTON (R.), HENRY (S. A.), 1970. — Evolutionary interactions between species of north american Salamanders of the genus *Plethodon*. II. Variation in the electrophoretic migration of plasma proteins of *Plethodon jordani*, *P. glutinosus* and their natural hybrids. In: *Evolutionary biology*, New York, 4, 241-256.
- JORDAN (D. S.), 1908. — The law of germinate species. *The American Naturalist*, **XLII**, n° 494, 73-80.
- JORDAN (D. S.), 1926. — Isolation with segregation as a factor in organic evolution. *Annual Report board of regents of the Smithsonian Institution*, Washington, 321-326.
- LAMOTTE (M.), 1951. — Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis*. Thèse. Paris. *Bull. Biol. Fr. Belg.* Supplément n° 35, 235 p.
- LAMOTTE (M.), 1959. — Les mécanismes génétiques à l'origine de la formation des races insulaires. In: *Le peuplement des îles méditerranéennes et le problème de l'insularité*. Coll. Intern. CNRS Banyuls-sur-Mer, **XCIV**, 299-311.
- LAMOTTE (M.) (SOUS LA DIRECTION DE), 1974. — Le polymorphisme dans le règne animal. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, 37, 561.
- LAMOTTE (M.), 1988. — Phénomènes fortuits et évolution. In: *L'évolution dans sa réalité et dans ses diverses modalités*. Fondation Singer-Polignac, Masson, Paris, 241-268.
- LAMOTTE (M.), 1995. — *Théorie actuelle de l'Évolution*. Hachette, Paris, 444 p.
- LE MASNE (G.), 1983. — Le rôle du comportement dans l'évolution biologique. L'évolution des systèmes de communications intra- et interspécifiques. In: *Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique*, sous la direction de J. Chaline. Coll. Intern CNRS, 330, 303-311.
- LESSIOS (H. A.), CUNNINGHAM (C. W.), 1990. — Gametic incompatibility between species of the sea urchin *Echinometra* on the two sides of the isthme of Panama. *Evolution*, 44, n° 4, 933-941.
- LEWIN (R.), 1987. — The surprising genetic of Bottlenecked flies. *Res. News*, 325-327.
- LOURENÇO (W. R.), 1986. — La vicariance biogéographique chez les scorpions néotropicaux. *Bull. Ecology*. Coll. *Vicariance*, 17, 161-172.
- MAHÉ (J.), DEVILLERS (C.), 1981. — Stabilité de l'espèce et évolution. La théorie de l'équilibre intermittent (Punctuated equilibrium). *Geobios*, 4, fasc. 4, 477-491.
- MAYR (E.), 1963. — *Animal species and evolution*. Belknap Press of Harvard Univ. Press, London, Oxford, 797 p.
- MAYR (E.), 1974. — *Population, espèces et évolution*. Hermann, Paris, 480 p.
- MEISE (W.), 1936. — Zur Systematic und Verbreitungsgeschichte der Hans une Weiden Sperlinge, *Passer domesticum* L. und *P. hispaniolensis* P. *J. Ornithol.*, 84.
- MOUTERDE (R.), 1953. — Étude sur le Lias et le Bajocien des bordures nord et nord-est du Massif Central français. *Bull. Carte Géol. France, Paris*, t. L, n° 236, 63-521.
- MULLERIS (M.), GAUTIER (J. P.), LOMBARD (M.), DUTRILLAUX (B.), 1985. — *Ann. Génétique*, 28, n° 2, 75-80.
- NAGEL (U.), 1970. — Social organization in a Baboon Hybrid Zone. *Proc., 3rd Int. Congr. Primat.*, Zurich, 3, 48-57.
- NAGEL (U.), 1973. — A comparison of Anabis Baboons, Hamadryas Baboons and their hybrids at a species border in Ethiopia. *Folia. Primat.*, 19, 104-165.
- NARDON (P.), GIANINAZZI-PEARSON (V.), GRENIER (A. M.), MARGULIS (L.), SMITH (D. C.), 1989. — *Endocytobiology IV*, INRA, Paris, 620 p.
- NARDON (P.), GRENIER (A. M.), 1993. — Symbiose et Évolution. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N. S.)*, 29, 113-140.
- ORR (H. A.), COYNE (J. A.), 1992. — The genetic adaptation: a reassessment. *The American Naturalist*, 140, 5, 725-742.
- OSGOOD (W. H.), 1909. — Revision of the mice of the American genus *Peromyscus*. *North America Fauna*, 28, 1-285.

- PLATEAUX (L.), 1981. — Critère mixiologique et notion de genre. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **106**, 4, 513-520.
- PLATEAUX (L.), 1988. — *L'espèce et l'évolution principalement chez les métazoaires* (COURS de DEUG). Lab. Evol. Êtres Org., Bd Raspail, Paris, 121 p.
- POWELL (J. R.), 1978. — The Founder Flush speciation theory. An experimental approach. *Evolution*, **32**, 465-474.
- POWELL (J. R.), 1989. — The effects of Founder Flush cycles on ethological isolation in laboratory population of *Drosophila*. In: GIDDINGS (L. V.), KANISHIRO (K. Y.), ANDERSON (W. W.), eds. *Genetics, speciation and the Founder principle*. Oxford University Press, 373 p.
- RAFF (R. A.), KAUFMANN (T. C.), 1983. — *Embryos, genes and Evolution*. Mac-Millan Publishing, New York, 395 p.
- RAUD (A. L.), 1948. — Glaciation: an isolating factor in speciation. *Evolution*, **II**, n° 4, 314-321.
- RIDLEY (M.), 1989. — *L'Évolution* (trad. Marc Buffetaut), Belin, Paris, 173 p.
- RUGET (Ch.), 1985. — Les foraminifères (Nodosariidés) du Lias de l'Europe occidentale. *Docum. Lab. Géol. Lyon*, **94**, 273 p., 9 tabl., 48 pl.
- SCHOPF (T. J. M.), 1983. — Summary of critical assesement of punctuated equilibria. In: *Modalités et rythmes de l'Évolution* (sous la direction de J. Chaline), CNRS, Paris, p. 51-56.
- SIMPSON (G. G.), 1950. — Rythme et modalités de l'Évolution (trad. P. de Saint-Senne). In: *Paléontologie et transformisme*. Albin Michel, Paris, 351 p.
- SMITH (N. G.), 1967. — Visual isolation in gulls. *Scientific American*, **217**, 94-102.
- SOLIGNAC (M.), 1978. — Nature, déterminisme et origine des mécanismes d'isolement dans le complexe *Jaera albifrons* (Isopodes, Asellotes). Thèse, Paris VI, 232 p.
- TINTANT (H.), 1983. — Cent ans après Darwin, continuité ou discontinuité dans l'Évolution. In: *Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique*. Coll. Intern, CNRS Dijon, **330**, 25-37.
- TINTANT (H.), 1984. — La stase des espèces est-elle un fait général? Le cas des Céphalodes fossiles. 109^e Congrès des Sociétés savantes, Dijon. *Sciences*, fasc., **1**, 135-141.
- TRUEB (L.), 1968. — Variation in the Tree Frog *Hyla lancasteri*. *Copeia*, **2**, 285-299.
- VANDEL (A.), 1958. — Les Porcellions catalans et l'origine des Porcellions français. *Rev. Fr. Entomol.*, **25**, 129-148.
- VANDEL (A.), 1969. — *Pages choisies*. Jubilé, Toulouse, 292 p.
- VAN GELDER (R. G.), 1977. — Mammalian hybrids and generic limits. *Amer. Mus. Novit.*, **2635**, 1-25.
- VUILLEUMIER (F.), 1976. — La notion d'espèce en ornithologie. In: *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*, t. I. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, **38**, 29-65.
- VUILLEUMIER (F.), 1977. — Barrières éco-géographiques permettant la spéciation des Oiseaux des Hautes Andes. *Lab. Zool. EMS*, **9**, 29-51.
- WAKE (D. B.), 1966. — Comparative osteology and evolution of the lungless salamanders. Family Plethodontidae. *Mem. S. Calif. Acad. Sci.*, **4**, 1-111.
- WAKE (D. B.), OZETT (N.), 1969. — Evolutionary relationships in the family Salamandridae. *Copeia*, **1**, 124-137.
- WHITING (M. F.), WHEELER (W. C.), 1994. — Insect homeotic transformation. *Nature*, **368**, 696.
- WILLIAMS (L.), 1983. — Sociality among captive hybrid macaques. *Behavioural Processes*, **8**, n° 2, 177-187.
- WILLIAMSON (P. G.), 1981a. — Paleontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana Basin. *Nature*, **293**, 437-443.
- WILLIAMSON (P. G.), 1981b. — Morphological stasis and developmental constraint: real problems for neo-darwinism. *Nature*, **294**, 214-215.
- WILLIAMSON (P. G.), 1982. — Punctuatonism and darwinism reconciled? The lake Turkana sequence. Replies. *Nature*, **296**, 611-612.
- WILLIAMSON (P. G.), 1983. — Speciation in molluscs from Turkana basin. Replies. *Nature*, **304**, 661-663.

YANG (H. Y.), WHEELER (M. R.), 1969. — Studies on interspecific hybridization within the picture-winged group of endemic Hawaiian *Drosophila*. *Tex. Univ. Publ.*, **6918**, 133-170.

RÉSUMÉ. — Ce texte est la deuxième partie d'un essai sur la spéciation et d'une discussion des thèses gradualistes et ponctualistes. Ici on étudie le rôle de l'effet fondateur et du système proposé par CARSON qui a été particulièrement prôné par les ponctualistes. Or on montre que le schéma de CARSON ne peut provoquer que de petites variations de l'espèce. Les auteurs discutent d'autre part des cas rares pouvant aboutir à des constitutions d'espèces par évolution rapide ou saltations évolutives. Ils analysent les caractères de ce qu'ils appellent l'impasse ponctualiste. Ils suggèrent en conclusion que la spéciation est un phénomène continu hypergraduel à vitesse variable et que l'espèce, hormis exception, est un découpage artificiel des phylogénèses par les naturalistes et ne représente donc pas une Entité. Les « bonnes » espèces seules sont bien caractérisées aujourd'hui. En somme, l'espèce se construit en général par des anagenèses ou cladogenèses accélérées par des effets de fondation. Elle peut se constituer par divers processus seulement évoqués ici, soit parce qu'ils sont déjà connus (polyploïdie), soit parce que leur étude doit attendre de nouvelles recherches (endosymbioses).

SUMMARY. — This text is the second part of an essay about the speciation and a debate about the gradualist and punctualist theses. Here the founder effect role and the CARSON's system role which have been largely supported by the punctualists are studied. Then, we show that CARSON's system can only provoke little species variations. The authors debate on another hand, about these rare cases which can result in a very speed speciation or in saltations. They analyse the characteristics of what they call punctualist deadlock. To conclude, they suggested that the speciation is a continuous hypergradual phenomenon which has a variable velocity and that species, with exceptions, is an artificial division of phylogenetic trees by the naturalists and so aren't an Entity. They are, however, some typical species which aren't hybridized. At last, species is generally formed by anagenesis or cladogenesis accelerated by founder effects. It can also be formed by various process only evoked either because they are already known (polyploidy) or because their study have to wait other research (endocytobiology).
