

## LA VICARIANCE EN SYSTEMATIQUE \*

J. PIERRE \*\*

ABSTRACT. - The author shows the importance of the notion of "vicariance" (geographical) during the process of speciation, especially at the stage of subspecies and prospecies. He emphasizes that this meaning, the same in phylogenetic systematic and in biogeography, has primacy and priority over other acceptations.

RESUME. - L'auteur montre l'importance de la notion de "vicariance" (géographique) au cours du processus de spéciation, particulièrement au stade de sous-espèce et de proespèces. Il souligne que ce sens, le même qu'en systématique phylogénétique et en biogéographie, a la primauté ainsi que la priorité sur les autres acceptations de ce terme.

*Spéciation par vicariance*

La notion de vicariance est fondamentale en *Systématique évolutive*, systématique qui s'intéresse essentiellement aux taxons infraspécifiques, spécifiques et immédiatement supraspécifiques, c'est-à-dire à tous les taxons qui marquent une étape de la spéciation.

Or le mécanisme de spéciation qui semble actuellement le plus fréquent et le plus fréquemment reconnu - du moins en zoologie, il n'en est peut-être pas de même en botanique - est la *spéciation allopatrique* que l'on peut aussi appeler plus précisément *spéciation par vicariance* afin d'insister sur le caractère obligatoire de l'allopatrie.

C'est en effet à la suite d'un isolement, par des barrières *extrinsèques* à l'espèce, que peut apparaître avec le temps une divergence génétique entre deux (ou plusieurs) isolats ainsi constitués. Cette divergence est procréatrice, par la suite, de mécanismes d'isolement *intrinsèques*

\* séance n° 506 du 22 janvier 1981.

\*\* J. PIERRE, CNRS (RCP 317), Laboratoire d'Entomologie, 45 rue Buffon, 75005, Paris.

La vicariance envisagée ici est une *vicariance géographique primaire* entre des entités évidemment soeurs puisque a priori conspécifiques au départ.

Au cours du processus de spéciation, deux étapes sont donc caractérisées et même définies par cet état vicariant : ce sont les *sous-espèces*, résultat de la divergence génétique faisant suite à l'isolement extrinsèque, puis les *pro-species* (éléments d'une super-espèce), lorsqu'est apparu l'isolement intrinsèque.

N.B. : 1) Par définition les pro-species sont des bonnes espèces, donc interstériles, alors que les sous-espèces sont potentiellement interfertiles. Entre ces deux étapes définies, il existe tous les états intermédiaires d'une évolution progressive.

2) Sous le terme pro-species sont confondus deux phénomènes : d'une part les espèces soeurs allopatriques et d'autre part les espèces soeurs obligatoirement allopatriques du fait de causes, inhérentes à ces deux entités, qui s'opposent à leur cohabitation. C'est cette deuxième catégorie que je considère ici comme étant des pro-species.

Pour ces différents problèmes de catégories taxonomiques, on peut se reporter à BERNARDI, 1980.

Si le processus de spéciation est continu dans le temps, c'est-à-dire si les barrières d'isolement extrinsèques subsistent suffisamment longtemps, les sous-espèces évoluent en pro-species.

Quelles sont, maintenant, les conséquences de l'*effacement de la barrière d'isolement*, c'est-à-dire d'une parapatrie ou mise en contact des deux "pools" géniques précédemment isolés?

*Stades sub-spécifiques.*

1) On peut alors observer un métissage à la zone de contact ou zone d'*intergradation secondaire* (soit une zone où existent tous les intermédiaires à l'exclusion des formes parentales). Cette zone peut s'élargir, gagner sur l'aire d'habitation de chaque entité, créant un cline génétique avec maintien des caractères particuliers aux extrémités de l'aire de répartition de l'espèce. Théoriquement si la divergence génétique est aléatoire et ne porte pas sur des caractères à valence écologique, il peut y avoir rediffusion totale des caractères sub-spécifiques.

2) Si lors de la disparition des barrières, la divergence est trop avancée et qu'une certaine incompatibilité génétique (isolement postcopulatoire) existe entre les deux sous-espèces, il se peut que, à la zone de contact, apparaissent des mécanismes d'isolement (précopulatoire) par sélection naturelle, donc un renforcement de l'isolement intrinsèque naissant, limitant rapidement le métissage, donnant lieu à une zone d'introgression (hybridation partielle dans la zone de cohabitation, ou intergradation plus ou moins limitée avec maintenance des formes parentales) entre les entités alors qualifiées de *quasi-species* (parapatriques, vicariantes).

*Stades spécifiques.*

Considérons maintenant que la barrière s'efface entre deux isolats ayant atteint le stade de l'espèce, donc interstériles :

1) Le cas le plus simple : les mécanismes d'*isolement précopulatoire*, apparus par divergence aléatoire, préexistent à la parapatrie et les deux espèces ont une *compatibilité écologique*. Alors la cohabitation est possible et la sympatrie s'instaurera par extension progressive des aires des deux *bonnes espèces indiscutables*.

2) Sinon, une de ces deux conditions n'étant pas satisfaite, les deux entités - *pro-spécifiques* donc - restent parapatriques sans recouvrement des aires de répartition. :

a) soit qu'il n'existe pas de "mécanisme anti-hybridation" (REMLINGTON, 1968) ou plutôt anti-copulatoire, ceux-ci ne s'instaurant progressivement qu'après la mise en contact des deux isolats, Remarquons ici que l'interstérilité peut être due à une stérilité-hybride ou une viabilité faible de la descendance hybride, on peut alors observer une "simili introgression" (les hybrides n'ayant pas d'avenir), situation apparemment identique à celle des quasi-species.

b) soit que, l'isolement reproducteur étant parfait, l'obstacle à la cohabitation, au recouvrement géographique des pro-species est dû à une incompatibilité écologique des deux entités qui s'éliminent réciproquement par concurrence. Cette dernière solution est loin d'être générale soit que le milieu est suffisamment riche et large pour héberger plusieurs hôtes, soit que très vite les espèces soeurs acquièrent une valence écologique distincte et puissent cohabiter sur le même territoire mais dans des niches écologiques différentes : on peut alors parler de *vicariance écologique*, phénomène secondaire succédant à une spéciation préalable par vicariance géographique, primaire.

Bien que cette notion soit fort utile en systématique comme en écologie, la vicariance écologique me semble moins fondamentale que la vicariance géographique (qu'elle recouvre parfois, entre l'écologie et la biogéographie, il n'y a quelque fois qu'une question d'échelle!).

*Espèces soeurs syntopiques*

Il faut bien insister sur la première alternative examinée ci-dessus : deux espèces soeurs peuvent cohabiter dans la même niche écologique, contrairement à ce qui est généralement admis. De même que *Cymothoe caenis* et *Acraea abdera*, (*Nymphalidae* & *Acraeidae*) deux papillons, vivent dans le même biotope (en Côte d'Ivoire), les chenilles partageant la même plante-hôte *Caloncola gilgiana* (Flacourtiacées) semblant subir également les contraintes du milieu ; de même *Acraea bonasia* et *A. lumini*



espèces très proches, vivent ensemble sur la même espèce de *Triumphetta* (Tiliacées) leurs chenilles en colonies intimement mélangées : de même *A. leucographa* et *A. endoscola* deux espèces-jumelles récemment reconnues (PIERRE, 1979) ont été trouvées côte à côte sur la même plante hôte (au Gabon, Belinga, sur *Rinorea* sp., Violacées).

La différenciation écologique, au même titre que la différenciation morphologique, entre deux espèces soeurs ne semble pas obligatoire. Ce n'est qu'un épiphénomène de la spéciation. Les espèces soeurs, jumelles ou non, peuvent aussi bien être allopatriques que sympatriques, alloto-piques que syntopiques.

#### *Vicariance phylétique.*

Enfin, envisageons le cas où, entre des bonnes espèces vicariantes, les barrières extrinsèques subsistent, ces espèces évoluent, se diversifient et peuvent être à l'origine de genres, de familles, etc ... toujours vicariants.

Cette vicariance des grands groupes taxonomiques, fondamentalement de même nature que celle décrite ci-dessus comme condition essentielle de la spéciation allopatrique, n'en diffère que par la nature plus définitive des barrières d'isolement, d'origine tectonique par exemple (séparation continentale) ou migration aléatoire exceptionnelle.

#### *Définition de la vicariance.*

Cette même notion de vicariance est donc également fondamentale en *Systématique évolutive* comme en *Systématique phylogénétique* et de plus, toujours dans la même acception, elle désigne une tendance actuelle de la *Biogéographie* dite de la *vicariance* (cf. l'analyse de BERNARDI, 1981).

Puisque c'est un problème de terminologie qui justifie cette note, il faut bien relever que c'est dans l'acception explicitée ci-dessus que le terme "vicariant" est employé le plus fréquemment et a connu son plus grand succès.

Il me semble donc que l'on puisse, pour conclure, définir le terme "vicariance", *sensu stricto* : *allopatnie de taxa frères*.

Ce sens est certes très éloigné de celui du langage commun, tel qu'on le retrouve en médecine : suppléance, relais, (en physiologie : vicariance d'organes, suppléance d'organe malade ; en parasitologie : vicariance d'hôte, hôte suppléant l'hôte principal absent).

Le terme "vicariance" a acquis en sciences biologiques une notion de correspondance sans hiérarchie, ou suppléance réciproque, de taxa frères entre des régions distinctes. C'est dans ce sens que ce terme a tout d'abord été utilisé en systématique et en biogéographie ainsi que SASTRE l'a exposé précédemment. C'est dans ce sens que j'en préconise l'emploi.

Mais rapidement ce sens fut *déformé* soit par restriction de la région géographique à la niche écologique (vicariance écologique), soit par substitution de l'échelle temporelle à l'échelle spatiale (vicariance chronologique), soit par confusion entre parenté phylétique et convergence, il y a alors correspondance de fonction écologique (Cactacées américaines et Euphorbiacées de l'ancien monde). C'est alors une "*pseudo-vicariance*" (ROTHMALLER, 1950 ; KIRIAKOFF, 1965). Il en va de même pour la "vicariance écologique d'association végétale".

Si l'on retient comme acception principale celle définie plus haut, qui a d'ailleurs la priorité et la primauté, ces différents autres sens ne devraient plus être employés sans qualificatif ou périphrase les explicitant.

#### OUVRAGES CITES.

- BERNARDI G., 1980 - Les catégories taxonomiques de la Systématique évolutive *in* Les problèmes de l'espèce dans le règne animal, tome III. Mem. Soc. zool. Fr., 40 : 373-425.
- 1981 - Quelques aspects des tendances actuelles de la biogéographie. Mem. Soc. Biogéogr., 3<sup>e</sup> série, II : 139-162.
- KIRIAKOFF S.G., 1965 - La vicariance géographique et la taxonomie. C. R. Soc. Biogéogr. 360 : 103-115 (1964).
- PIERRE J., 1980 - Le complexe ultraspécifique d'*Acraea admatha* Hewitson, reconnaissance de six espèces jumelles, description de nouveaux taxons (*Lepidoptera Acraeidae*). Ann. Soc. ent. France, N.S., 75, n° 4, 1979: 719-737.
- REMINGTON C.L., 1968 - Suture-zones of Hybrid Interaction between recent joined Biotas. Evolutionary Biology, 2 : 321-428.
- ROTHMALER W., 1950 - Allgemeine Taxonomie und Chorologie der Pflanzen 215 pp. Iena.