Document téléchargeable sur le site
https://www.svt-tanguy-jean.com/

Lycée Valentine LABBÉ
41 rue Paul DOUMER – BP 20226
59563 LA MADELEINE CEDEX
CLASSE PRÉPARATOIRE TB
(Technologie & Biologie)

ENSEIGNEMENT DE SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE (SVT)
°° SCIENCES DE LA VIE °°

Partie 5. Biologie évolutive
>> Cours <<

Chapitre 21 : proposition de fiche à compléter

Mécanismes de l'évolution

Objectifs : extraits du programme

Connaissances clefs à construire	Commentaires, capacités exigibles
5.1 Mécanismes de l'évolution	La diversité du vivant, constatée dans plusieurs parties du programme, varie au cours du temps et est le résultat d'une histoire passée : c'est l'évolution. Il s'agit ici de dégager les principaux mécanismes d'évolution en montrant le devenir de la diversité génétique et du flux de gènes interindividuel décrits dans les paragraphes précédents. Les processus produisant la diversité ayant déjà été abordés, on analyse ici les mécanismes de maintien ou de réduction de la diversité produite, soit par des tris sélectifs, soit par des processus aléatoires. Les études réalisées, notamment basées sur l'évolution expérimentale, permettent d'argumenter le fait que l'évolution ne peut pas être présentée en termes de « progrès », qu'elle peut être « simplificatrice », qu'elle n'a ni direction, ni but. De même, tous les organismes évoluent : en ce sens, il n'y a ni fossile vivant, ni organisme primitif, ni pérennité de l'espèce.
Les mutations sont des modifications de séquence transmissibles à la descendance.	- montrer le lien entre altération de la séquence et apparition d'une mutation en cas d'absence de réparation - montrer la diversité des mutations et leurs conséquences aux différentes échelles. **Liens** : 1.5 [chapitre 5. Cycle cellulaire], 1.3.2 [chapitre 4. Expression génétique]
Les mécanismes de l'évolution peuvent être approchés par l'évolution expérimentale.	- montrer le caractère aléatoire des mutations (expérience de Luria & Delbrück) ; - définir les notions de sélection et d'adaptation (mélanisme de la Phalène du bouleau) et de dérive (expérience de Buri).
La sélection est un processus de reproduction différentielle, où la valeur sélective (« fitness ») se mesure au nombre de descendants produits. Elle exerce un tri orienté de la diversité génétique, mais peut aussi entretenir un polymorphisme.	- montrer que la valeur sélective d'un trait génétique dépend de l'environnement - différencier les notions de sélection directionnelle (cas de la Phalène du Bouleau) et de sélection balancée (cas des proportions de mâles et de femelles). **Liens**: cette partie doit s'appuyer sur les notions de compétition vue au 4.2 [chapitre 20. Écosystèmes] et de brassage vu au 3.2 [chapitre 16. Génétique de la reproduction] producteur de diversité génétique.
La dérive exerce un tri aléatoire dépendant de la taille des populations, et est la seule à agir sur les traits neutres.	- expliquer l'action de la dérive sur les traits neutres et sélectionnés - définir l'effectif efficace. **Limite** : aucun calcul n'est requis. - présenter deux exemples de dérive, à deux échelles d'étude : - dérive génétique au sein d'une population : cas de l'effet fondateur sur les fréquences alléliques ; - perte de diversité des Dinosaures lors de la crise KT remplacés par des Mammifères dans des niches écologiques comparables (constat à réaliser sur la niche des grands herbivores) - dérive phylogénétique. **Lien** : 4.1 [chapitre 19. Populations]
Chez les eucaryotes, les isolements génétiques liés à la reproduction sexués permettent de définir des espèces biologiques. Néanmoins, les transferts horizontaux et les hybridations sont des limites à ces isolements. Les espèces ne sont pas pérennes.	- manipuler deux exemples de spéciation (un exemple sympatrique, cf. les Spartina européennes et un exemple allopatrique) ; - discuter, pour les Eucaryotes, la notion d'hybridation dans le contexte de l'espèce biologique. - discuter la notion d'espèce chez les procaryotes en lien avec les transferts génétiques horizontaux ; - présenter la notion d'évolution réticulée (à l'aide des deux points précédents : hybridation et transferts horizontaux).
D'autres définitions de l'espèce sont utilisées.	- présenter les différents critères susceptibles de définir l'espèce (phénotypique, écologique, phylogénétique)

Introduction

"Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution"
« Rien n'a de sens en Biologie, si ce n'est à la lumière de l'évolution »

Theodosius G. DOBZHANSKY (1900-1975) [1973]
Généticien ukrainien, naturalisé américain

Évolution biologique :

Charles Darwin (1809-1882) → *L'Origine des Espèces* (1859)

Comment est générée et triée la diversité des êtres vivants allant jusqu'à l'apparition de nouveaux taxons ?

Figure de synthèse. Les grandes étapes historiques de la biologie évolutive
Les dates sont celles des publications.

FIGURE 1. Quelques repères historiques en biologie évolutive.
D'après BRONNER *et al.* (2017). *Voir mon cours de Capes pour une vision détaillée.*

I. L'évolution, une évidence scientifique : quelques preuves de l'évolution

A. L'unité et la diversité du vivant

On rappelle ici de **nombreuses notions déjà abordées** dans le Complément BIO1 en **tout début de prépa** et détaillées par **l'ensemble du programme** !

1. L'unité du vivant

a. L'unité constitutive : une même composition chimique

b. L'unité structurale de base : la cellule

c. L'unité thermodynamique et métabolique

α. Activité, variabilité et stabilité des systèmes biologiques

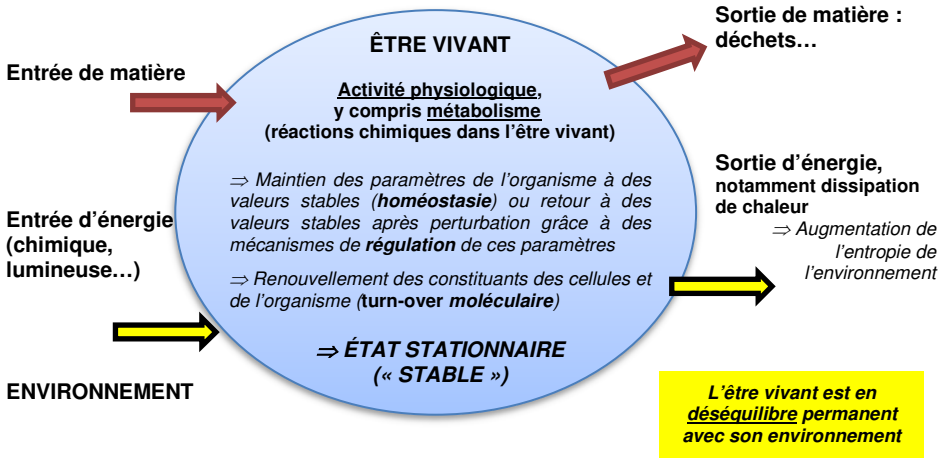


FIGURE 3. Les êtres vivants, des systèmes thermodynamiques ouverts (= qui échangent de la matière et de l'énergie avec leur environnement). *Voir le texte.*

Notons que l'énergie dont il est question peut parfois être sous forme d'**énergie chimique** contenue dans la **matière** : *l'entrée et la sortie de matière et d'énergie sont alors confondues.* Les **quantités de matière et d'énergie** dans un organisme sont **globalement stables** à court et moyen terme (on exclut ici les phénomènes de croissance), de même que **l'organisation de l'être vivant**… alors que cette matière est sans cesse **transformée** et que le maintien de cette organisation et les activités physiologiques demandent une **grande quantité d'énergie**. Cela suppose **l'acquisition régulière de matière et d'énergie de l'environnement**, leur **transformation** (notamment *via* les **réactions métaboliques**) et l'expulsion de **déchets**. *Le maintien de « l'ordre » dans l'organisme et son fonctionnement imposent une dissipation d'énergie sous forme principalement de **chaleur**, laquelle augmente le « désordre » (entropie) de l'environnement.*

β. Le métabolisme

d. L'unité physiologique : les grandes fonctions du vivant

α. Les fonctions de relation

β. Les fonctions de nutrition

γ. Les fonctions de reproduction

e. L'unité génétique

α. L'ADN, support universel de l'information génétique

β. Des mécanismes d'expression et de régulation semblables

γ. Une information héréditaire

δ. Une information présentant une certaine variabilité

i. Les recombinaisons (= réassociations) génétiques

ii. La production de nouveauté génétique : mutation au sens le plus large

f. L'unité reproductive et ontogénétique

α. La reproduction, un fondement de la nature du vivant

β. Une édification de l'organisme par le développement

g. L'unité de certains plans d'organisation

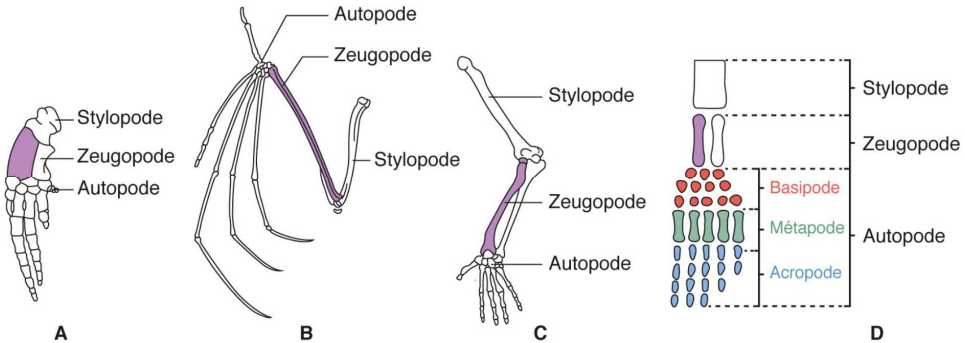


FIGURE 7. Plan d'organisation du membre antérieur de Mammifères (D) et variations du membre chez trois espèces (A. Dauphin, B. Chauve-Souris et C. Homme). Le radius est coloré en violet. D'après SEGARRA *et al.* (2015), s'inspirant de LECOINTRE & LE GUYADER (2009).

Plan d'organisation :

2. La diversité, une autre caractéristique du vivant

a. La biodiversité : une diversité biologique envisagée à trois échelles

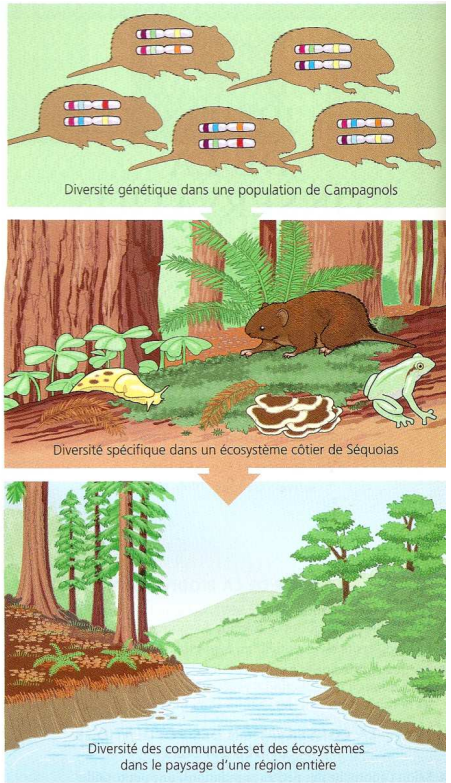


FIGURE 8. Les trois niveaux de définition de la biodiversité. Les gros chromosomes illustrés dans la silhouette des Campagnols symbolisent la diversité des génotypes dans la population. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

b. Une diversité spécifique classée par les systématiciens

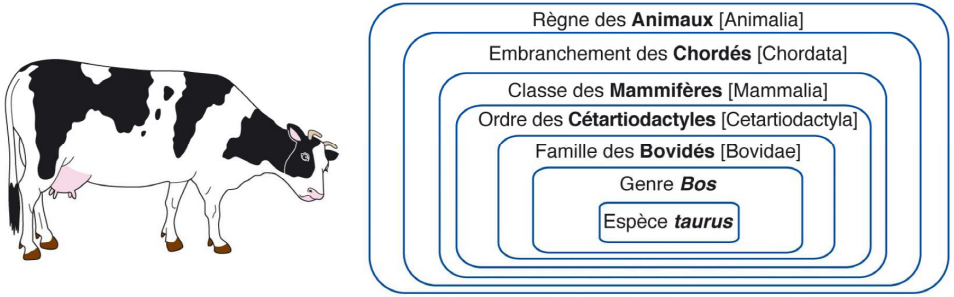


FIGURE 9. Classification phylogénétique de la Vache *Bos taurus* utilisant ici les principaux rangs taxonomiques. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

B. Des données issues de la géologie et de la paléontologie

1. Le temps long

Âge de l'Univers : **13,6 Ga**
Âge du Système solaire et de la Terre : **4,6 Ga**

2. Les données paléontologiques

a. La succession des formes vivantes au cours des temps géologiques

b. L'existence de caractères intermédiaires et d'intermédiaires structuraux

c. « L'observation » de spéciations dans les séries sédimentaires très continues

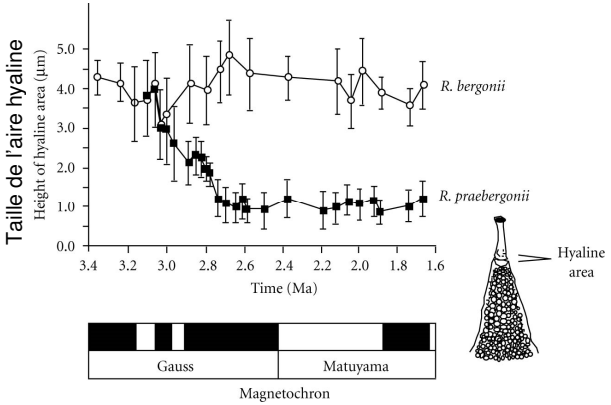


FIGURE 11. Un exemple de spéciation chez des Diatomées planctoniques *Rhizosolenia* visible dans une série sédimentaire continue.
D'après BENTON & HARPER (2009).

C. Des données de l'observation et des données expérimentales : l'évolution en action

1. La sélectionnabilité du vivant : mise en évidence par la sélection artificielle

FIGURE 12. Quelques races bovines représentées dans les élevages français montrant le caractère sélectionnable du vivant.
http://www.web-agri.fr/conduite-elevage/genetique-race/article/le-comparatif-des-performances-des-races-allaitantes-1175-122558.html (consultation avril 2019)

2. L'action de la sélection naturelle dans la microévolution

On parle de **microévolution** pour désigner les ***variations de fréquences alléliques et génotypiques au sein d'une population, c'est-à-dire d'un ensemble d'individus d'une même espèce***.

a. L'exemple historique du mélanisme industriel chez la Phalène du Bouleau

Voir II

b. Les phénomènes de résistance : cas des Bactéries (résistance aux antibiotiques) ou des ravageurs (résistance aux pesticides)

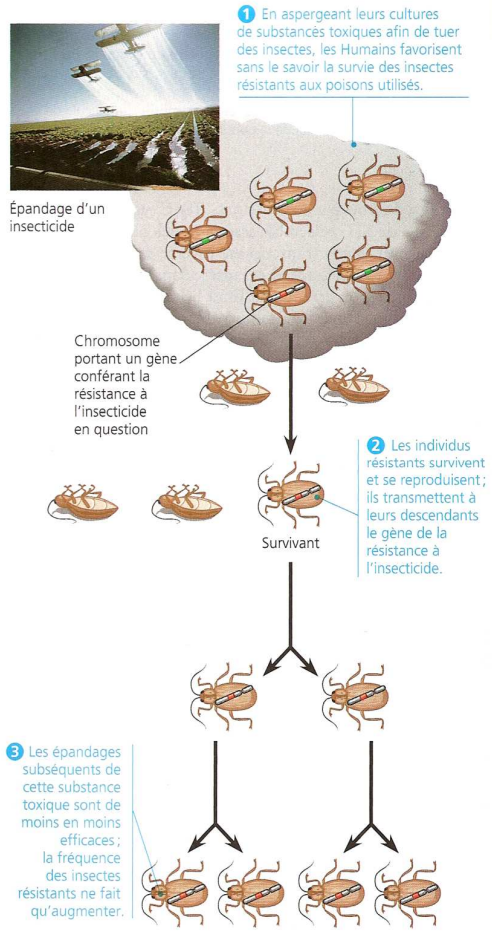
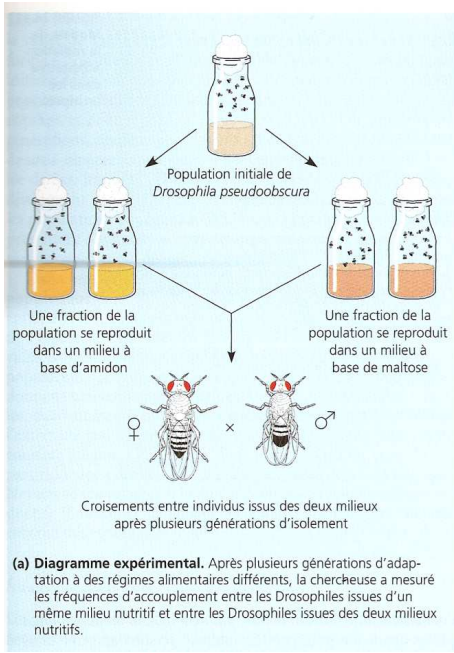


FIGURE 14. Principes de l'acquisition de la résistance aux insecticides par une population d'Insectes. D'après CAMPBELL & REECE (2004)

3. Des spéciations récentes ou en cours

a. Une mise en évidence d'isolement reproducteur au sein d'une population : exemple des Drosophiles (DODD, 1989)



(a) Diagramme expérimental. Après plusieurs générations d'adaptation à des régimes alimentaires différents, la chercheuse a mesuré les fréquences d'accouplement entre les Drosophiles issues d'un même milieu nutritif et entre les Drosophiles issues des deux milieux nutritifs.

		Femelles	
		Amidon	Maltose
Mâles	Amidon	22	9
	Maltose	8	20

Fréquences d'accouplement dans le groupe expérimental

		Femelles	
		Même population	Populations différentes
Mâles	Même population	18	15
	Populations différentes	12	15

Fréquences d'accouplement dans le groupe de contrôle

(b) Résultats. Dans le groupe expérimental, une population de Drosophiles élevées dans un milieu nutritif à base d'amidon a été mêlée à une population de Drosophiles élevées dans un milieu nutritif à base de maltose. Vous pouvez constater que les Drosophiles ont tendance à s'accoupler avec des partenaires issus du même milieu qu'elles. Le groupe de contrôle, lui, est constitué de Drosophiles adaptées à un même milieu nutritif, mais issues de populations différentes. Vous pouvez remarquer que, dans ce cas, les Drosophiles ne témoignent guère de préférences en matière d'accouplement : elles se croisent sans discriminer les membres de leur propre population et ceux qui proviennent d'autres populations.

Évolution de l'isolement reproductif chez des populations de *Drosophila pseudoobscura* élevées en laboratoire.

FIGURE 15. Évolution expérimentale chez *Drosophila pseudoobscura*.
D'après CAMPBELL & REECE (2004)

b. Les polyploïdisations végétales : exemple historique des Blés

L'exemple des **Spartines** sera traité dans la partie IV.

Polyploïdisation :

- On appelle **allopolyploïdisation** une ***polyploïdisation par hybridation de deux espèces distinctes***.
- On appelle **autopolyploïdisation** ***une augmentation de la ploïdie au sein d'un même génome*** (exemple : réplications sans mitose).

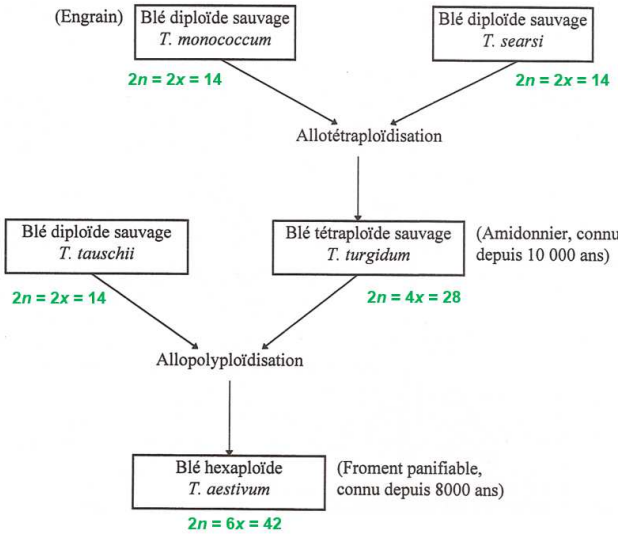


FIGURE 16. Origine allopolyploïdique du Blé tendre (= Blé d'été = Froment) *Triticum aestivum*.
D'après POULIZAC (1999)

c. Les espèces en anneaux : des continuums de populations contiguës interfécondes mais isolées reproductivement dans le cas des populations éloignées

On reviendra là-encore sur ce point dans la partie IV

Anneau de spéciation :

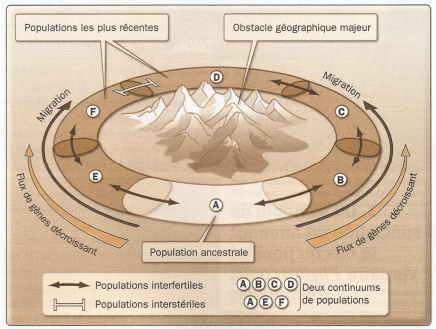
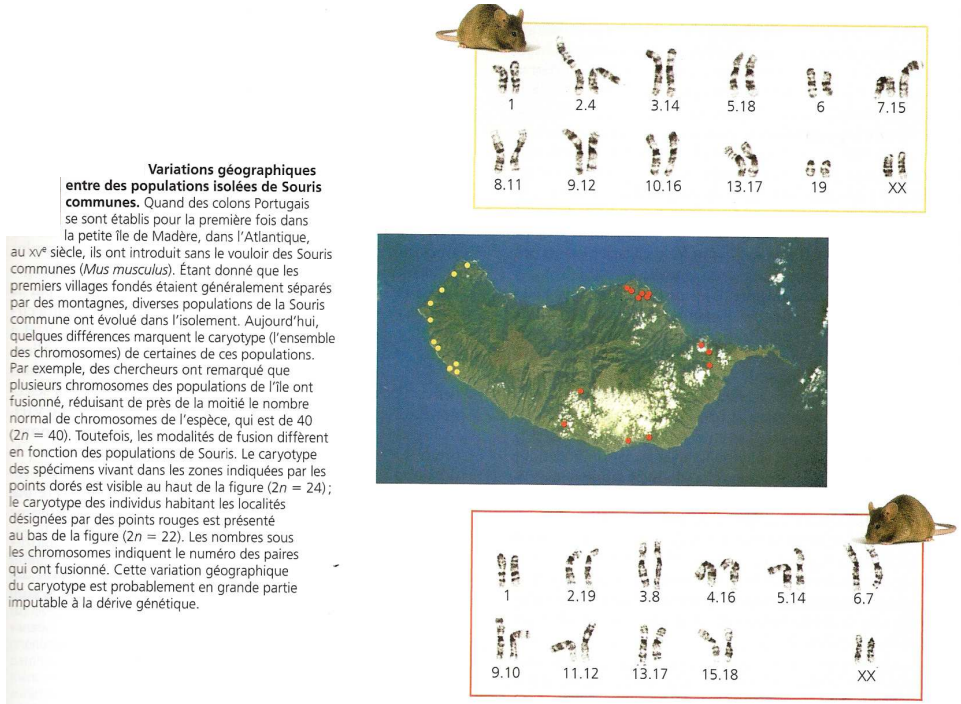


FIGURE 16. Structure théorique et interprétation évolution d'un anneau de spéciation.
D'après LECOINTRE *et al.* (2009)

d. Des spéciations récentes observées et étudiées par les scientifiques

α. Les Souris de Madère

Cet exemple prouve donc deux choses :
° La spéciation est une réalité observable à échelle humaine.
° Le hasard est bien un moteur d'évolution et les modèles aléatoires rendent parfaitement compte de faits évolutifs avérés, étudiés, quantifiés, prouvés.



Variations géographiques entre des populations isolées de Souris communes. Quand des colons Portugais se sont établis pour la première fois dans la petite île de Madère, dans l'Atlantique, au XVe siècle, ils ont introduit sans le vouloir des Souris communes (*Mus musculus*). Étant donné que les premiers villages fondés étaient généralement séparés par des montagnes, diverses populations de la Souris commune ont évolué dans l'isolement. Aujourd'hui, quelques différences marquent le caryotype (l'ensemble des chromosomes) de certaines de ces populations. Par exemple, des chercheurs ont remarqué que plusieurs chromosomes des populations de l'île ont fusionné, réduisant de près de la moitié le nombre normal de chromosomes de l'espèce, qui est de 40 ($2n = 40$). Toutefois, les modalités de fusion diffèrent en fonction des populations de Souris. Le caryotype des spécimens vivant dans les zones indiquées par les points dorés est visible au haut de la figure ($2n = 24$) ; le caryotype des individus habitant les localités désignées par des points rouges est présenté au bas de la figure ($2n = 22$). Les nombres sous les chromosomes indiquent le numéro des paires qui ont fusionné. Cette variation géographique du caryotype est probablement en grande partie imputable à la dérive génétique.

FIGURE 17. Spéciation récente chez les Souris *Mus musculus* introduites à Madère.
D'après CAMPBELL & REECE (2004)

*On a calculé qu'il a fallu **entre 2000 et 4000 générations** (selon les populations) seulement pour obtenir **les 6 espèces de souris de Madère** (qui sont des **espèces jumelles**). Il y a donc une **radiation** des souris sur l'île, favorisée par une **dérive génétique** active au sein de populations petites et isolées par d'importants reliefs ; c'est une **radiation non adaptative** car obtenue par dérive, sans sélection.*

On appelle **espèces jumelles** des ***espèces qu'il est impossible de distinguer morpho-anatomiquement mais dont on peut prouver l'absence d'échanges génétiques entre elles***.

β. Les Drosophiles hawaïennes

γ. Les Moustiques du métro londonien

FIGURE 19. ***Culex pipiens* ssp. *molestus*, sous-espèce touchée par la spéciation dans le métro londonien**. http://aramel.free.fr/INSECTES15-3.shtml (consultation 2014)

D. L'évolution : un paradigme central et fédérateur des savoirs en sciences de la vie

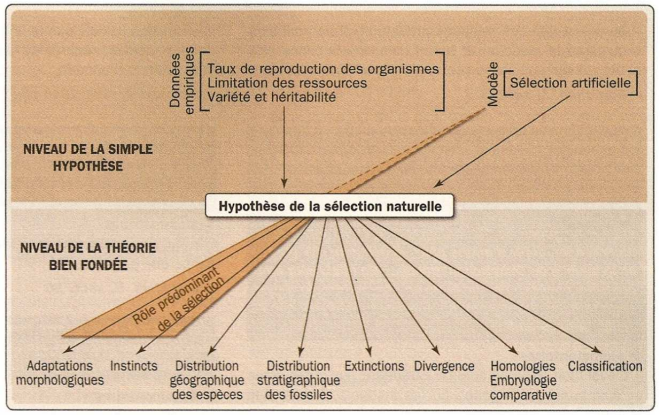


FIGURE 20. **Comment une hypothèse devient une théorie bien étayée**.
D'après LECOINTRE *et al.* (2009)

Pour utiliser les bons mots

- Une **hypothèse** est une ***explication possible mais non démontrée d'une observation***.
- Une **théorie** est un ***ensemble de faits et de lois mis en cohérence par la logique et qui constituent une explication plausible d'un phénomène naturel***.

Parler de « **théorie de l'évolution** » ne veut pas dire parler de « ~~**l'hypothèse**~~ » de l'évolution !

- Un **paradigme** est une ***théorie qui, à une époque donnée, est considérée consensuellement par la communauté scientifique comme étant une théorie sûre sur laquelle la pensée et la recherche scientifiques peuvent s'appuyer pour construire de nouveaux savoirs***

Bilan (adapté du programme)	✓ L'**unité** et la **diversité** du **Vivant**, ainsi que les **données géologiques** et **paléontologiques**, suggèrent **l'apparentement** des organismes et l'existence d'un **mécanisme diversificateur** : **l'évolution**. ✓ Les **mécanismes de l'évolution** peuvent être **approchés** par **l'évolution expérimentale**.

II. L'évolution, un processus initié par la variation génétique

Il s'agit ici de **rappels du chapitre 5** (Cycle cellulaire) et de **rappels de Biotechnologies**

Capacités exigibles	✓ **Montrer** le lien entre altération de la séquence et apparition d'une mutation en cas d'absence de réparation. ✓ **Montrer** la diversité des mutations et leurs conséquences aux différentes échelles. ✓ **Montrer** le caractère aléatoire des mutations (expérience de LURIA & DELBRÜCK).

A. Panorama de la diversité des innovations génétiques

Mutation au sens large = variation génétique :

1. Les mutations ponctuelles, des modifications génétiques aléatoires généralement corrigés mais pouvant être transmises

a. Définition d'une mutation ponctuelle

Mutation ponctuelle :

b. Typologie des mutations ponctuelles : insertions (= additions), délétions, substitutions

◆ **Substitution** = ***remplacement d'un nucléotide par un autre. 2 possibilités :***
- ◆ **Transition** = ***remplacement d'une purine par une autre, ou d'une pyrimidine par une autre.***
- ◆ **Transversion** = ***remplacement d'une purine par une pyrimidine (ou réciproquement).***

◆ **Délétion** : ***perte d'un (ou plusieurs) nucléotide.***

◆ **Insertion (= addition)** : ***ajout d'un (ou plusieurs) nucléotide.***

◆ *Remarquez que, lorsqu'on dit qu'on parle de remplacement, perte ou gain « d'un » nucléotide, on fait en fait référence à une **paire de nucléotides** (puisque le nucléotide en vis-à-vis dans la double-hélice d'ADN est nécessairement affecté).*

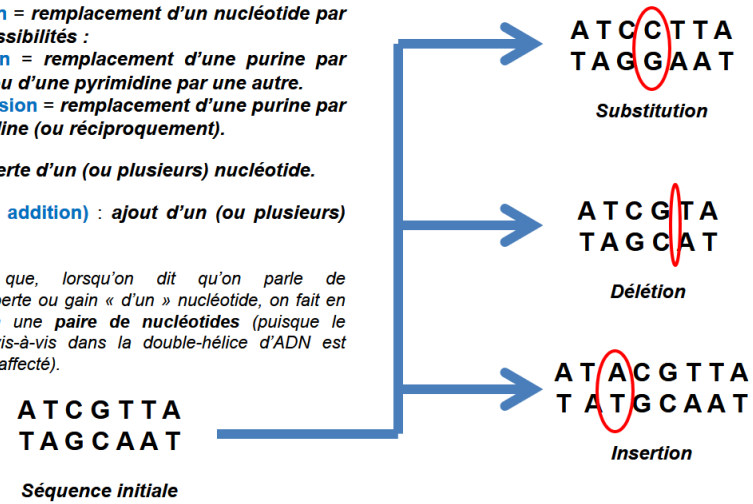


FIGURE 21. **Typologie des mutations ponctuelles**. *D'après mon cours de Capes.*

c. Des modifications locales de la séquence nucléotidique qui peuvent apparaître lors de la réplication ou du stockage de l'ADN

α. Des mutations ponctuelles qui peuvent apparaître lors de la réplication de l'ADN

i. L'exemple des mésappariements dus à la tautomérie des bases azotées

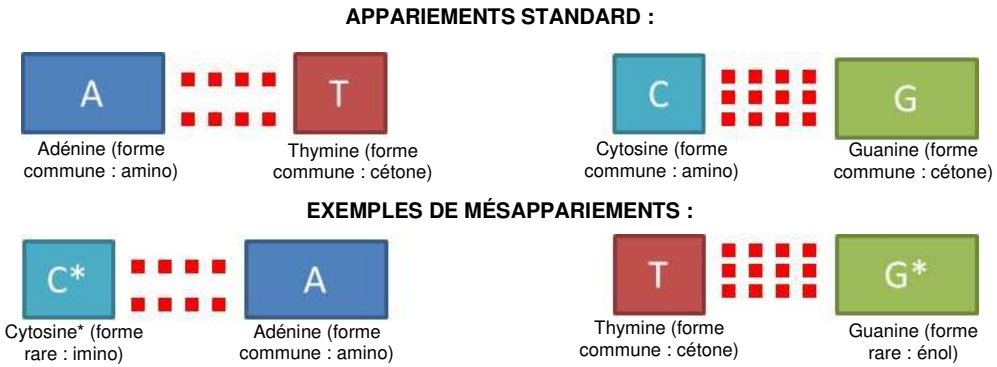


FIGURE 23. Appariements standards de bases azotées et mésappariements : une schématisation simple. *Schéma original.*
Les pointillés rouges indiquent les liaisons H entre bases azotées.

ii. Insertions ou délétions par glissement de brins

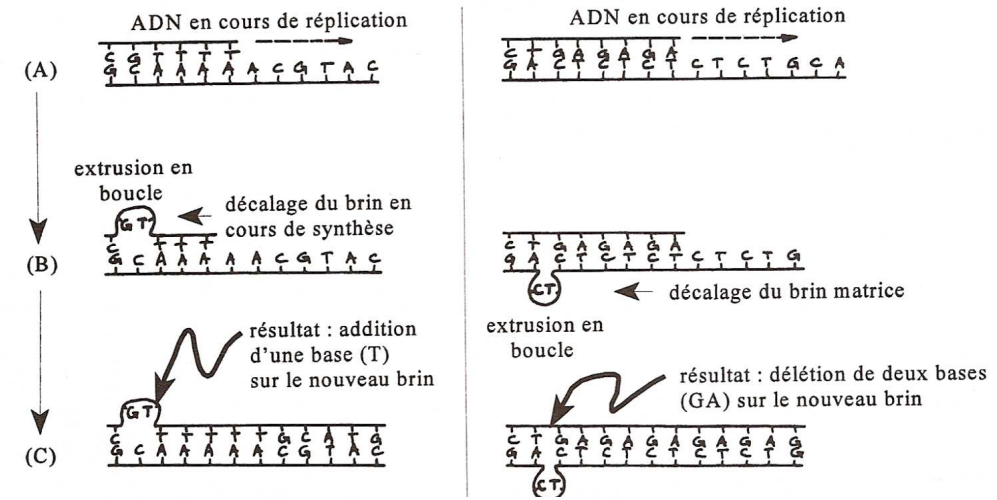


FIGURE 24. Les glissements de brin lors de la réplication et leurs conséquences [*pour information ?*]. D'après POULIZAC (1999).

β. Des mutations ponctuelles qui peuvent apparaître lors du stockage de l'ADN de manière spontanée ou induite

i. Un exemple d'altération chimique pouvant engendrer une mutation spontanée : la dépurination

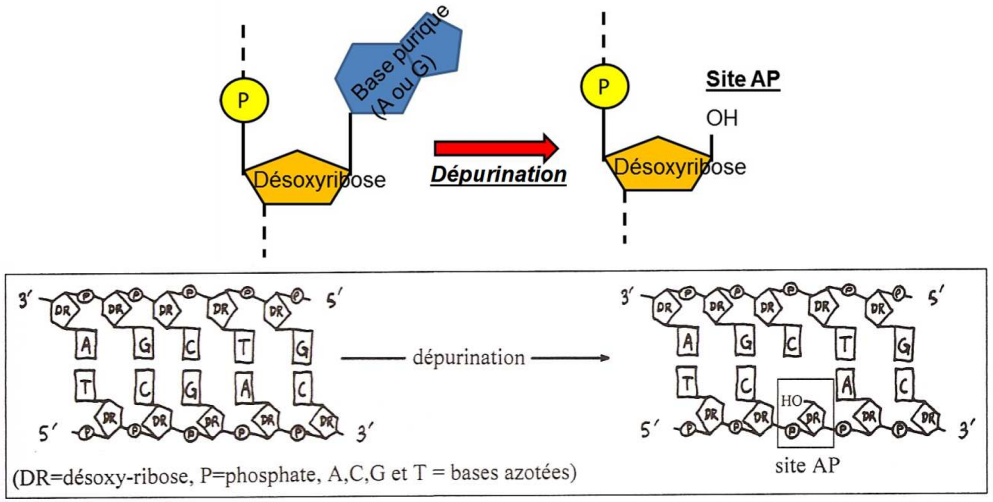
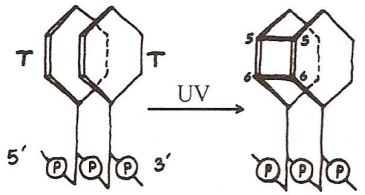


FIGURE 25. Dépurinations. *Schéma original* et d'après POULIZAC (1999).

ii. Un exemple d'altération de l'ADN engendrée par le rayonnement UV (un agent mutagène) et pouvant susciter une mutation induite : la dimérisation de thymines



Dimérisation de deux thymines adjacentes sur un brin

FIGURE 26. Dimérisation de thymines. D'après POULIZAC (1999).

d. Des modifications locales de la séquence nucléotidique qui sont souvent corrigées par des systèmes enzymatiques de réparation de l'ADN

α. Des erreurs de réplication corrigées au moment même de la réplication : l'activité auto-correctrice des ADN polymérases (activité exonucléasique)

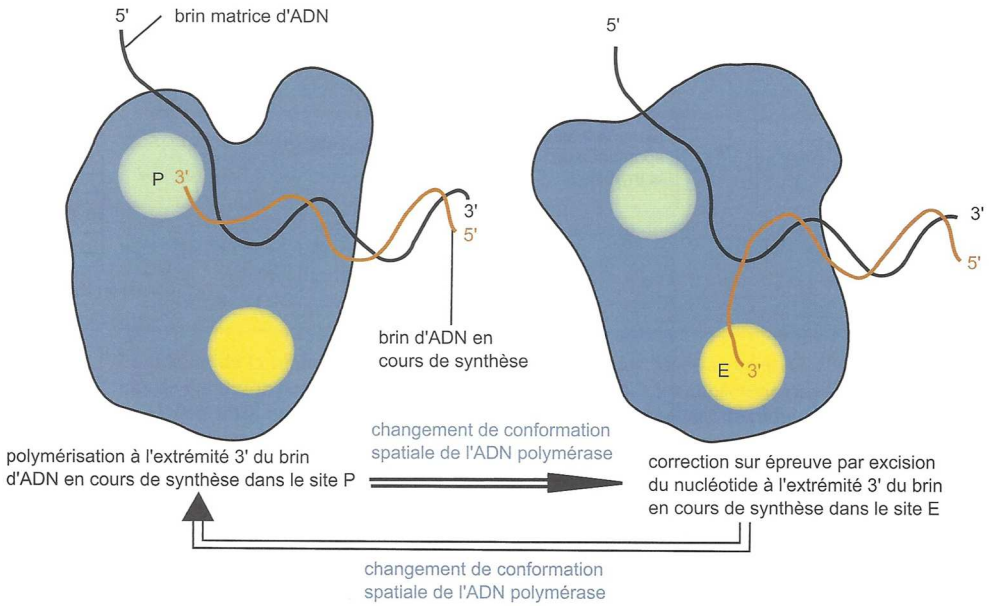


FIGURE 27. Activité auto-correctrice d'une ADN polymérase. D'après PEYCRU *et al.* (2013).
Site P : activité polymérase. Site E : activité exonucléasique.

β. Une correction des altérations de l'ADN hors réplication impliquant des endonucléases

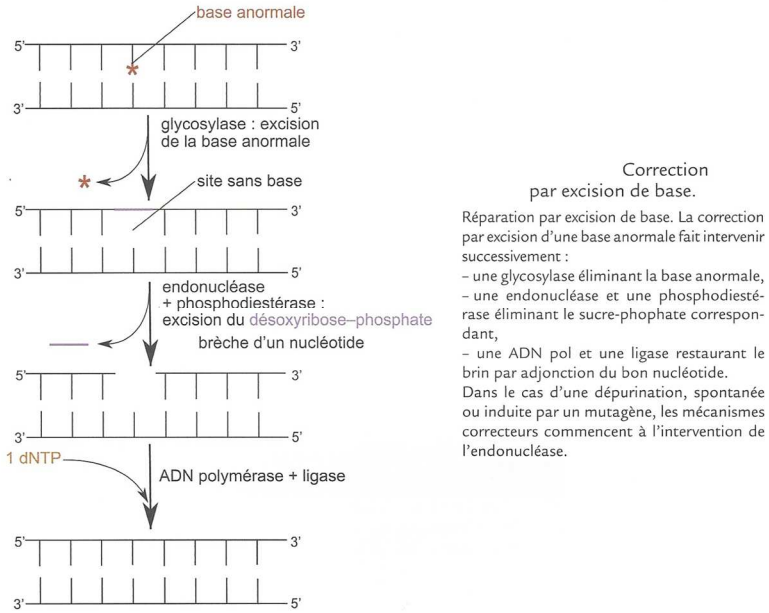


FIGURE 28. Ensemble d'étapes enzymatiques permettant d'exciser et de remplacer un nucléotide défectueux (par exemple : un site AP) : un modèle possible.
D'après PEYCRU *et al.* (2013).

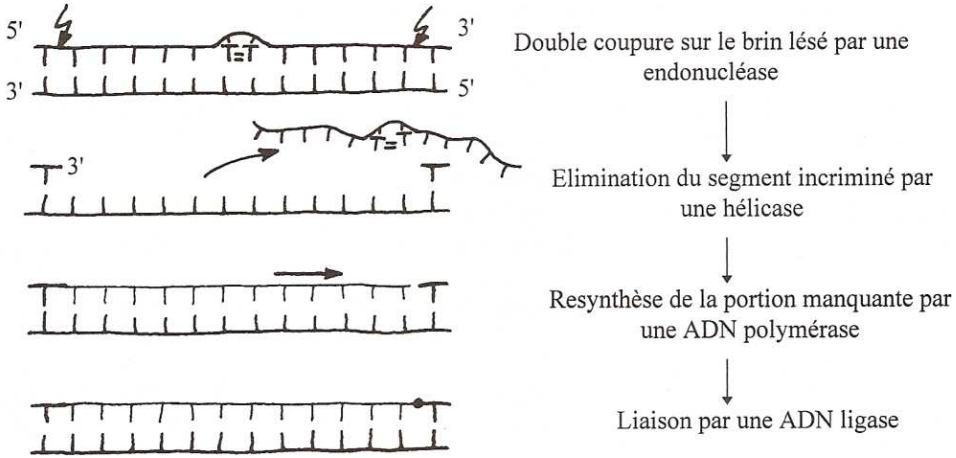


FIGURE 29. Excision-remplacement d'un oligonucléotide. D'après POULIZAC (1999).

Pour comprendre : la différence entre endonucléase et exonucléase

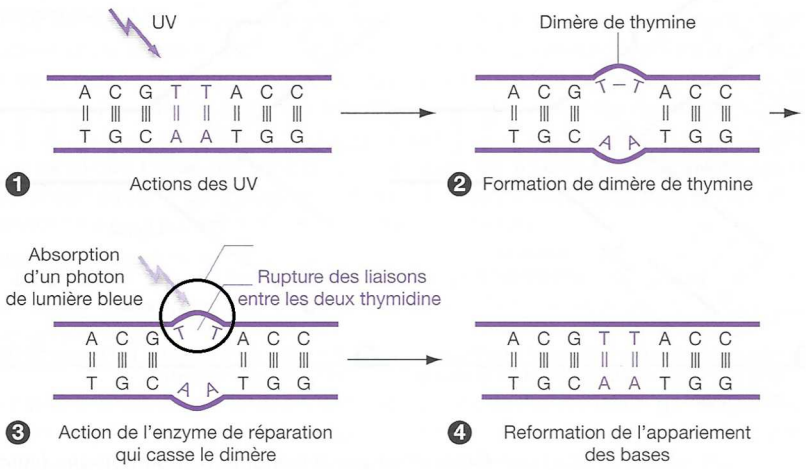
Une **enzyme** ayant une **activité exonucléasique** ***dépolymérise un acide nucléique par une extrémité***, alors qu'une **enzyme** à **activité endonucléasique** ***coupe un brin d'acide nucléique (ou deux brins) au milieu de la molécule***.

Remarque : les **enzymes de restriction** vues en Biotechnologies sont des **endonucléases** !

γ. Des corrections hors réplication pouvant recourir à des mécanismes particuliers : l'exemple de la dé-dimérisation de thymines

i. Une possibilité de réversion directe

ii. Une possibilité de réversion par la photolyase



Principe de fonctionnement de l'enzyme de photoréactivation des procaryotes

⮝ **FIGURE 30. <u>Principe de fonctionnement de la photolyase</u>.** D'après BREUIL (2007).

e. Des modifications locales de la séquence nucléotidique aléatoires et à la fréquence variable

- Taux de mutation moyen / cycle :

- Taux de mutation moyen / réplication :

(!) Indicatif ! Très variable !

Horloge moléculaire (encadré C) :

f. Des modifications locales de la séquence nucléotidique qui peuvent avoir des conséquences cellulaires et se répandre dans les populations

α. Des mutations classables selon leur effet sur l'information génétique : mutations faux-sens, non-sens, neutres…

1. Mutations efficaces :
a) Mutation faux-sens : - -
b) Mutation non-sens : Inclut les **mutations décalantes** :
2. Mutations neutres :
a)
b) Mutation silencieuse :
c) Mutation neutre avec modification d'AA :

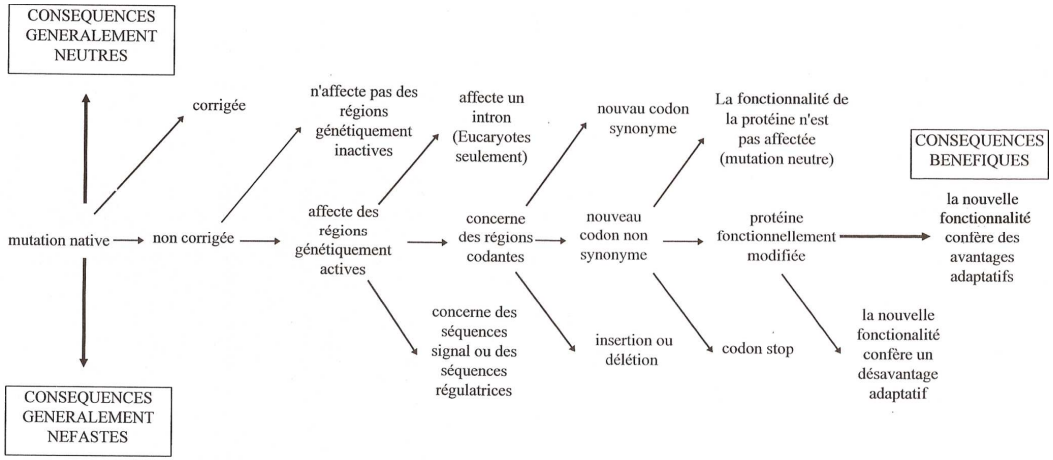


FIGURE 31. Une représentation arborescente des conséquences possibles de mutations.
D'après POULIZAC (1999).

β. Des mutations qui sont forcément transmises à la descendance chez les Bactéries (ou d'autres unicellulaires) mais pas forcément chez les pluricellulaires

γ. Des mutations qui se répandent ou non dans les populations sous l'effet de la sélection naturelle et de la dérive génétique

Notez que, **à l'échelle moléculaire, il est aujourd'hui évident et démontré que la plupart des mutations sont neutres**. Le **hasard** est donc un élément déterminant de l'**évolution** des **populations** et des **espèces**.

2. Les mutations étendues (= chromosomiques) et les modifications du caryotype

a. Rappels : notion de caryotype et caryotypes normaux

α. Notion de caryotype

β. Des caryotypes diploïdes normaux humains

b. La méiose, un processus pouvant générer des remaniements chromosomiques (= mutations chromosomiques au sens strict)

α. Les *crossing-over* inégaux, un processus permettant la duplication de gènes

Duplication :

CO inégal :

Les **duplications de gènes** sont **majeures** dans l'**évolution biologique** où elles contribuent à l'**augmentation de la taille des génomes** (encadré C).

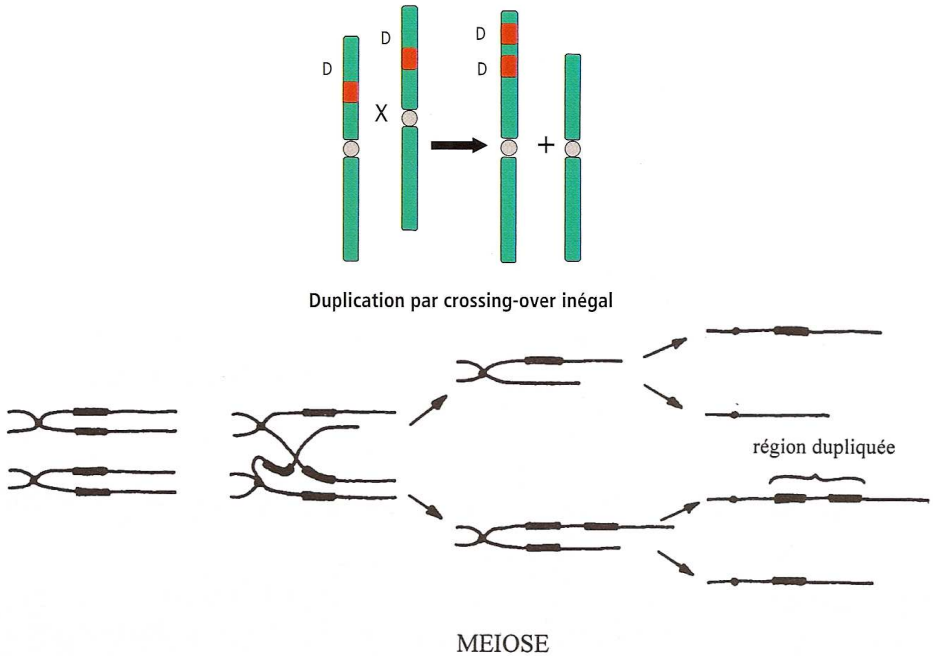


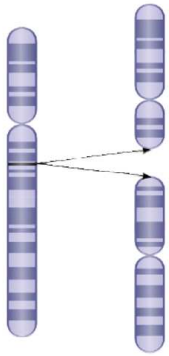
FIGURE 33. Deux schématisations d'une duplication de gènes par CO inégal.
D'après HARRY (2008) et POULIZAC (1999).

β. Les *crossing-over* inégaux ou anormaux, un processus permettant des remaniements chromosomiques d'ampleur : fissions, insertions, délétions, inversions, translocations

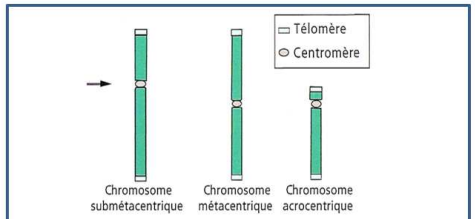
- Les **fissions** → ***un chromosome est scindé en deux***.
- Les **délétions** → ***pertes de fragments chromosomiques***.
- Les **insertions** → ***adjonctions de fragments chromosomiques***.
- Les **inversions** → ***retournements de fragments de chromosomes***.
- Les **translocations** → ***échanges de fragments entre chromosomes***.

a. Fissions

Un chromosome peut être **scindé en deux** (**fission**) suite à une cassure.



Fission chromosomique
D'après la thèse de C. LEMAÎTRE (2008)
http://people.rennes.inria.fr/Claire.Lemaitre/files/theseClaireLemaitre.pdf



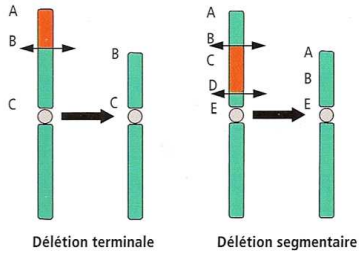
Schématisation possible des chromosomes
D'après HARRY (2008)

b. Délétions

Un **délétion** est la **perte d'un segment chromosomique**.

Délétion terminale : **une seule cassure**, le segment sans centromère est perdu.

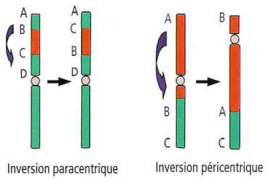
Délétion segmentaire (= interstitielle) : 2 cassures, **perte du fragment entre les cassures**.



Délétion chromosomique
D'après HARRY (2008)

c. Inversions et translocations

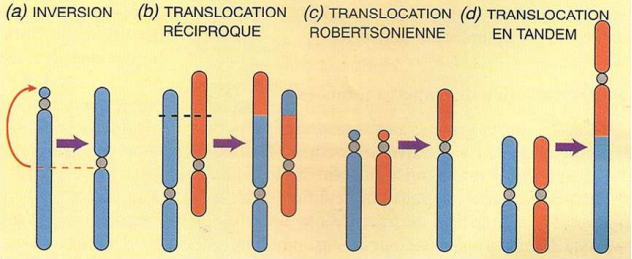
◆ Notez que les **translocations roberstsoniennes** et les **translocations en tandem** aboutissement à des **fusions** de chromosomes.



Une inversion péricentrique comprend le centromère contrairement à une inversion paracentrique.

Deux types d'inversions
D'après HARRY (2008)

(a) les inversions, retournements d'un segment du chromosome. Une inversion peut transformer un chromosome acrocentrique en chromosome métacentrique en ramenant le centromère à l'intérieur.
(b) les translocations réciproques, échanges de segments chromosomiques entre deux chromosomes.
(c) les translocations robertsoniennes, fusions de deux chromosomes acrocentriques en un chromosome métacentrique.
(d) les translocations en tandem, fusion de deux chromosomes en un seul par la jonction des télomères, ou par celle d'un télomère au centromère de l'autre chromosome, si ce dernier est acrocentrique.
La fréquence d'apparition des remaniements chromosomiques varie de $0,4 \times 10^{-4}$ à $1,3 \times 10^{-4}$ par gamète et par génération ; la fréquence exacte dépend du type de remaniement.



Inversions et translocations chromosomiques
D'après VOLOBOUEV *in* LE GUYADER (1998)

FIGURE 34. Remaniements chromosomiques.
Sources variées.

c. La méiose, un processus pouvant générer des modifications du caryotype

α. Les aneuploïdies, des caryotypes anormaux provenant souvent de non-disjonctions de chromosomes homologues ou de chromatides lors de la méiose

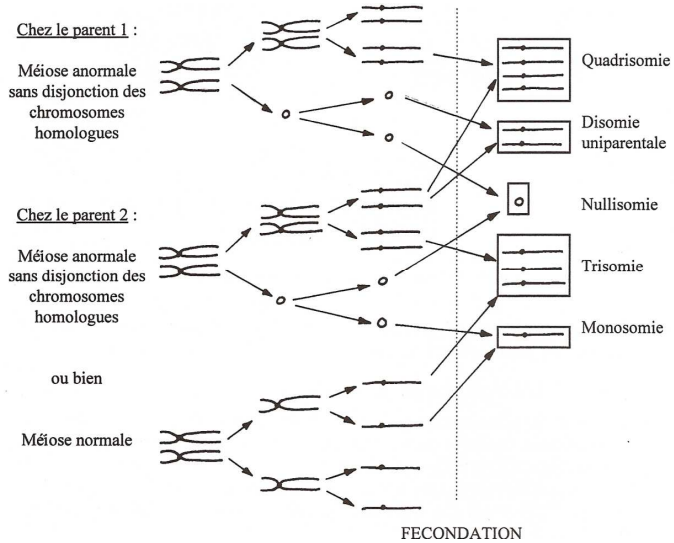


FIGURE 35. Conséquences caryotypiques d'une non-disjonction de chromosomes homologues lors de la méiose I. D'après POULIZAC (1999).

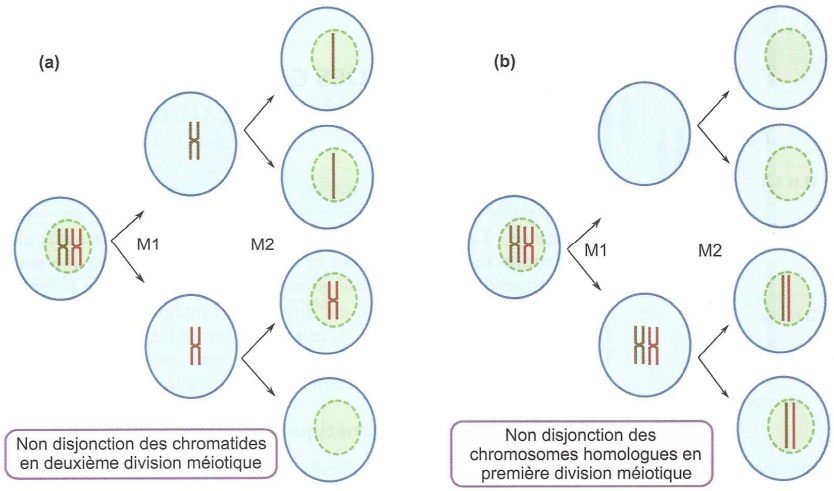


FIGURE 36. Conséquences des non-disjonctions de chromatides ou de chromosomes homologues sur le caryotype des gamètes.
La fécondation n'est pas représentée sur ce schéma. D'après PEYCRU *et al.* (2013).

β. Les euploïdies, des modifications caryotypes affectant le nombre total de paires de chromosomes

3. Méiose et fécondation, des processus générateurs de recombinaisons (= réassociations) génétiques dans le cadre de la sexualité

Rappels du chapitre 16 (**Génétique de la reproduction**)

a. La méiose, un processus où un brassage génétique permet la production d'une recombinaison génétique

α. Notions de recombinaison génétique et de brassage génétique

β. Un brassage interchromosomique lors de l'anaphase I assurant une répartition aléatoire des chromosomes paternels et maternels

γ. Un brassage intrachromosomique lors de la prophase I

i. Les *crossing-over* (CO) : des échanges habituellement réciproques de portions de chromatides entre chromosomes appariés en prophase I

ii. Un processus permis par le complexe synaptonémal et le nodule de recombinaison

iii. Un processus non aléatoire qui a lieu au niveau de zones préférentielles : les points chauds de recombinaison

δ. Bilan : les cellules issues de la méiose, des cellules haploïdes génétiquement originales porteuses de combinaisons alléliques uniques

b. Quelques aspects génétiques de la fécondation croisée

α. La fécondation, source de variabilité : la production d'une combinaison génétique diploïde nouvelle par réunion de gamètes originaux

β. La fécondation, source de stabilité : la restauration de la diploïdie

4. Des réassociations génétiques entre organismes sans lien de filiation : les transferts horizontaux de gènes

a. Définition

Transfert horizontal de gène : Au niveau cellulaire :

Cela s'oppose à un **transfert génétique vertical** qui fait référence à la ***transmission de matériel génétique par hérédité depuis un ou des organismes parentaux à la descendance*** (ou, à l'échelle cellulaire, ***depuis une cellule mère à des cellules qui en dérivent par division[s]***).

b. Chez les Bactéries : transformation, transduction, conjugaison

Revoir le cours de **Biotechnologies**

Transformation bactérienne :
Transduction bactérienne :
Conjugaison bactérienne :

c. Chez les Eucaryotes : un processus rare mais existant à l'échelle évolutive

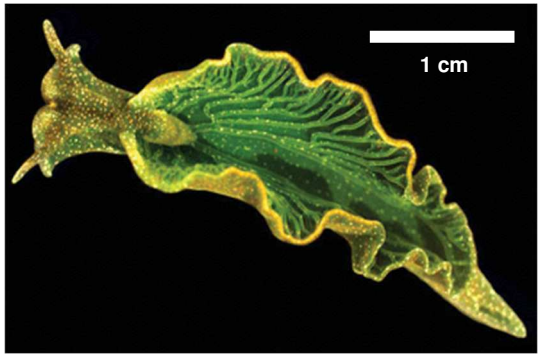


FIGURE 42. *Elysia chlorotica*.
http://www.forumfr.com/sujet417119-transfert-horizontal-de-genes.html (consultation 2012)

Elysia chlorotica (figure 42) est un **Gastéropode opistobranche** se nourrissant d'une **algue Xanthophycée nommée *Vaucheria litorea***. L'Élysie émeraude est le premier animal découvert capable de **réaliser la photosynthèse** dans des **chloroplastes « volés »** (**kleptoplastie**) à cette algue ; elle peut ainsi vivre jusqu'à dix mois grâce à la seule lumière du jour, sans autre apport nutritif. **Puisque l'ADN chloroplastique code seulement 10 % des protéines nécessaires** à une photosynthèse fonctionnelle, les scientifiques ont recherché dans le génome d'*E. chlorotica* des gènes permettant la **photosynthèse** et la **survie des chloroplastes**. Ils ont par exemple trouvé **un gène d'algue, psbO** (un gène nucléaire codant une protéine à manganèse stabilisatrice à l'intérieur du photosystème II5) **dans l'ADN de l'animal**, **identique à la version algale**. Ils en ont conclu que le gène avait été acquis par un **transfert horizontal de gènes**, puisque qu'il est déjà présent dans les œufs et dans les cellules germinales d'*E. chlorotica*. Notons que de nombreux **autres gènes transférés** ont été découverts.

5. Bilan : les processus générateurs de diversité

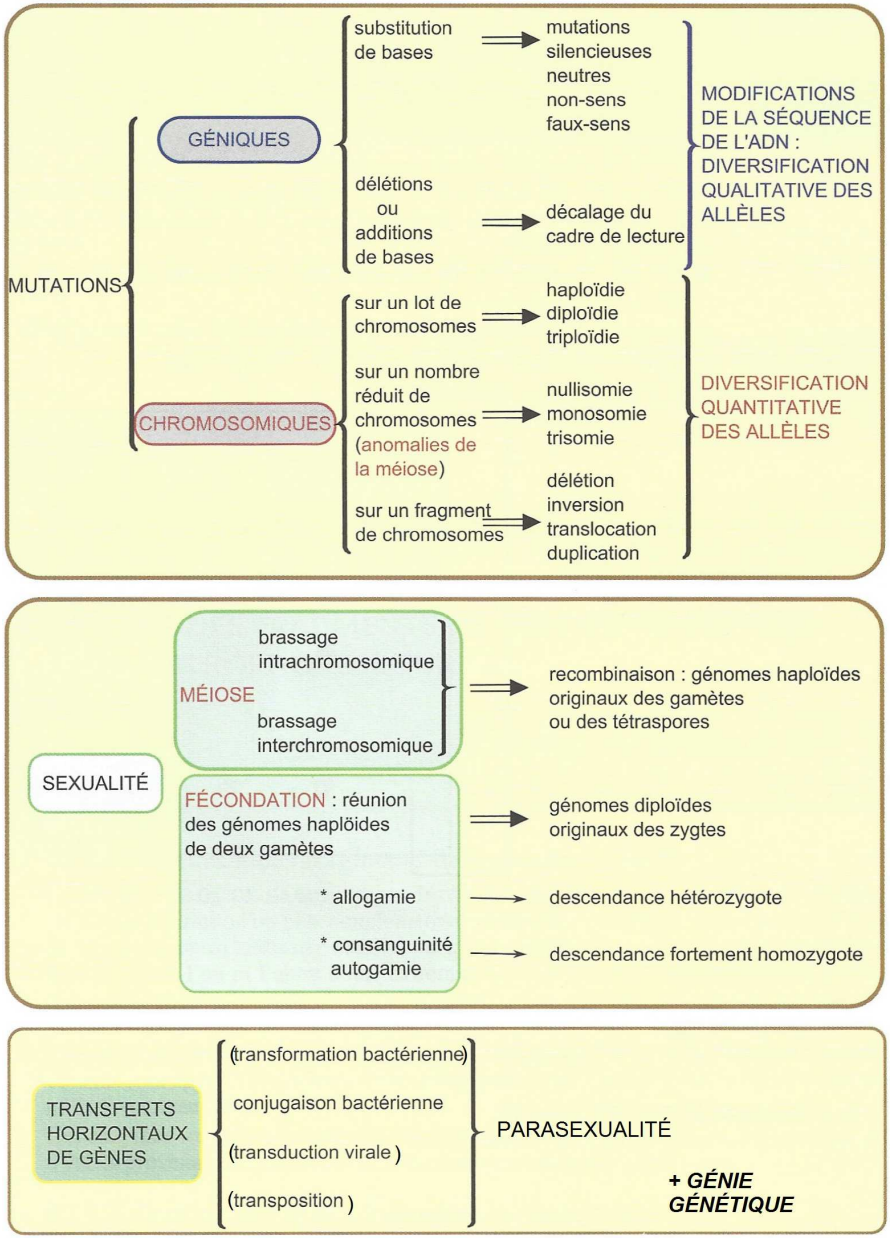
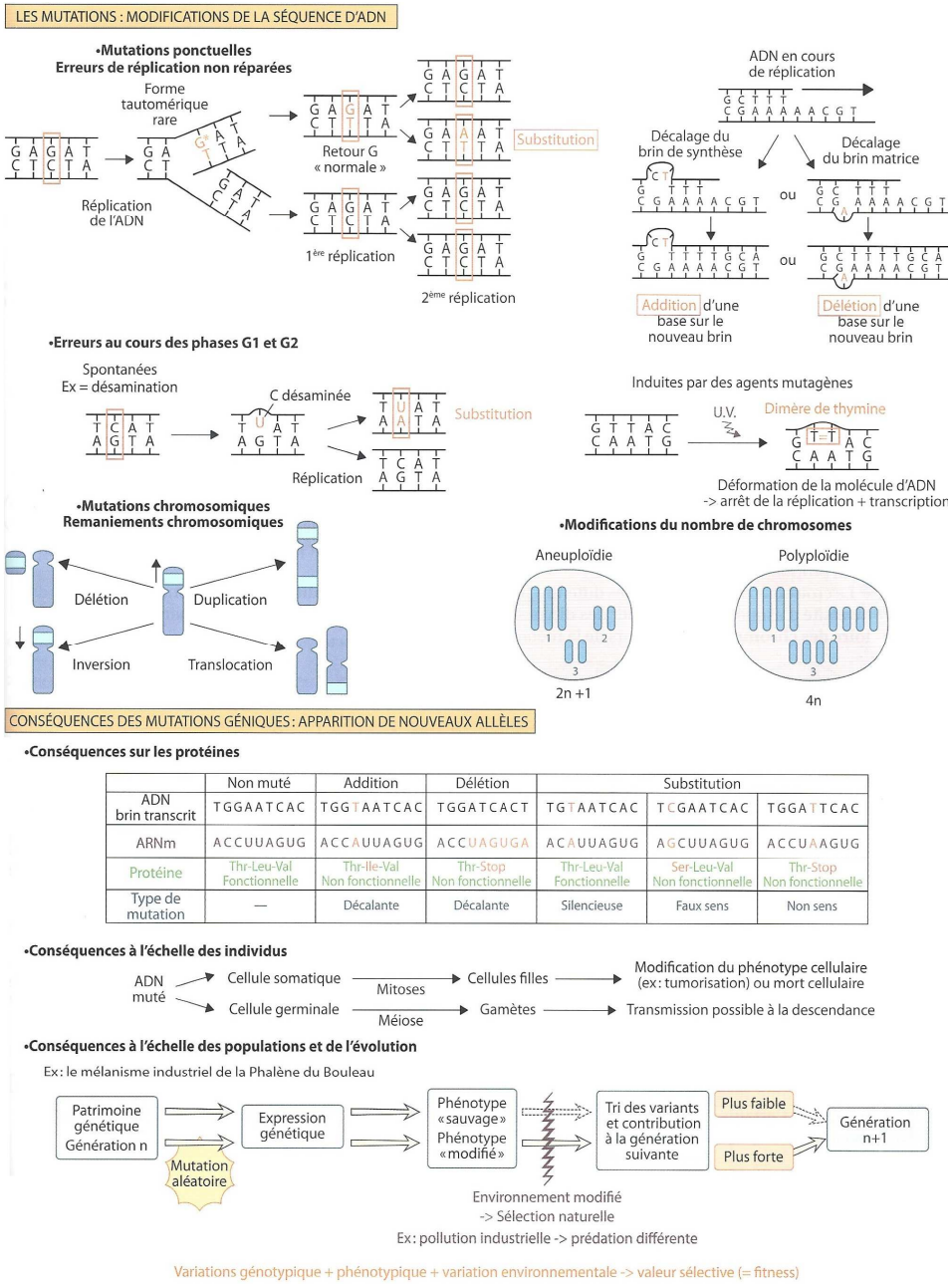


FIGURE 43. La diversification des génomes : une vision d'ensemble.
D'après PEYCRU *et al.* (2013).



	Non muté	Addition	Délétion	Substitution		
ADN brin transcrit	TGGAATCAC	TGGTAATCAC	TGGATCACT	TGTAATCAC	TCGAATCAC	TGGATTCAC
ARNm	ACCUUAGUG	ACCAUUAGUG	ACCUAGUGA	ACAUUAGUG	AGCUUAGUG	ACCUAAGUG
Protéine	Thr-Leu-Val Fonctionnelle	Thr-Ile-Val Non fonctionnelle	Thr-Stop Non fonctionnelle	Thr-Leu-Val Fonctionnelle	Ser-Leu-Val Non fonctionnelle	Thr-Stop Non fonctionnelle
Type de mutation	—	Décalante	Décalante	Silencieuse	Faux sens	Non sens

FIGURE 44. Les mutations au sens large.
D'après SAINTPIERRE *et al.* (2017).

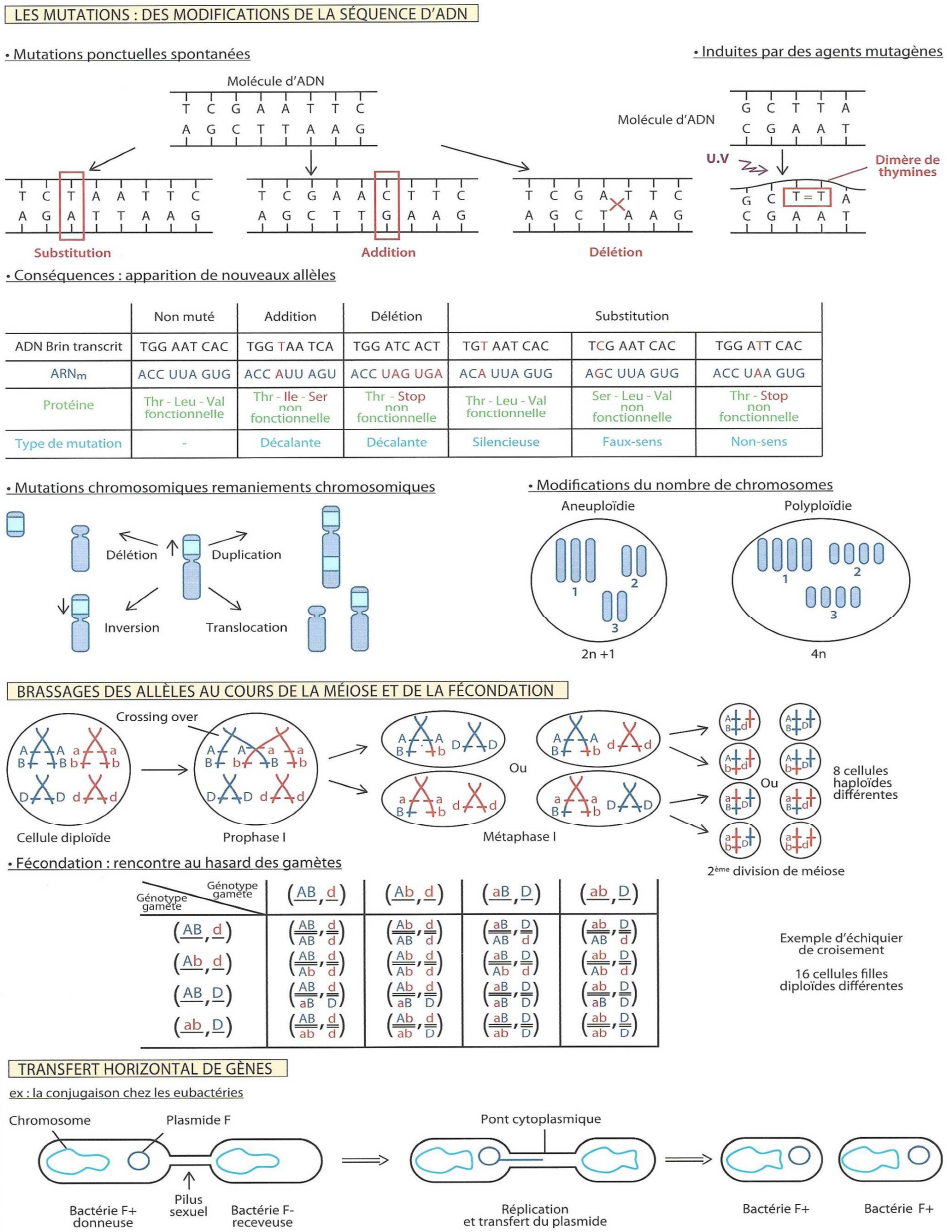


FIGURE 45. La diversification des génomes.
D'après SAINTPIERRE *et al.* (2017).

B. Les mutations ponctuelles, un processus aléatoire : mise en évidence chez les Bactéries (expérience de LURIA & DELBRÜCK, 1943)

1. Les constats de départ : l'apparition d'une résistance aux phages chez les Bactéries

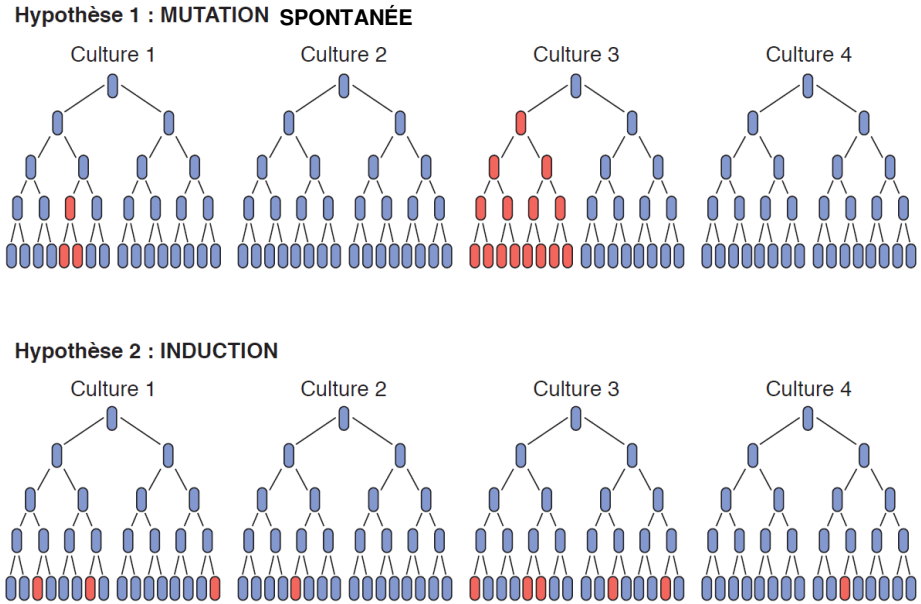
Constats :

-

-

→ Origine de la résistance ?

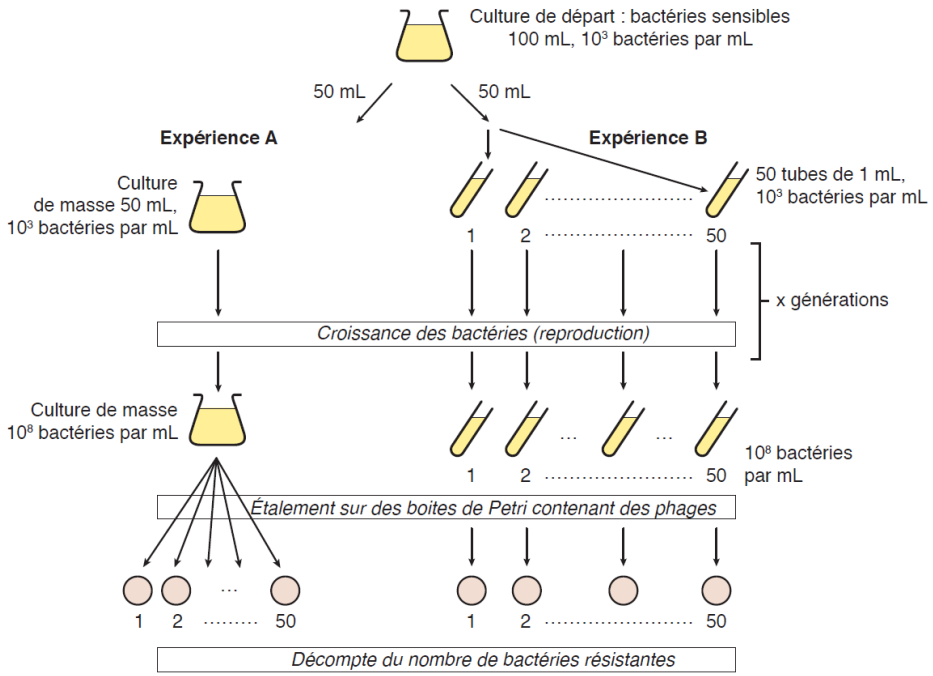
2. Les hypothèses testées : mutation induite ou spontanée



Hypothèse 1 : MUTATION. Selon le moment de l'apparition de la résistance, la culture finale contient un nombre variable de résistants.
Hypothèse 2 : INDUCTION. La présence du phage induit un certain nombre de bactéries à devenir résistantes. Le taux de conversion est semblable entre cultures, donc les cultures finales contiennent un nombre semblable de résistants.

FIGURE 46. Les hypothèses testées par LURIA & DELBRÜCK (1943).
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

3. La réalisation de l'expérience



On réalise des cultures de bactéries sensibles au bactériophage dans deux gros erlenmeyers. La concentration de départ est de 10^3 bactéries par mL par erlen. L'un des deux erlens est subdivisé en 50 tubes de cultures (expérience B) tandis que l'autre erlen reste tel quel (expérience A). Toutes les cultures sont amenées à la concentration de 10^8 bactéries par mL. Puis on étale 0,1 mL de la culture en masse (expérience A) dans 50 boîtes, et 0,1 mL de chaque tube de culture dans une boîte (on obtient donc aussi 50 boîtes, expérience B). Les boîtes contiennent des bactériophages avant étalement. On décompte ensuite le nombre de colonies résistantes, qui survivent.

FIGURE 47. Principe de la manipulation.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

Conséquences attendues :

- si **mutation aléatoire** :

- si **mutation induite** :

4. Des résultats démontrant le caractère spontané et donc aléatoire de la mutation

- On constate que la **variance de l'expérience B (tubes séparés)** est beaucoup **plus élevée** que la **variance de l'expérience A (gros erlenmeyer)** ; on en déduit que les **différences constatées** entre les boîtes de **l'expérience A** sont seulement dues à **l'étalement** alors que les **différences constatées dans l'expérience B** sont dues à un **nombre de résistants différents** : clairement, **l'hypothèse de la mutation spontanée et aléatoire** est **validée**.

Cette **expérience** valut à leurs auteurs le **Prix Nobel en 1969**

TABLEAU III. Résultats de l'expérience de LURIA & DELBRÜCK (1943).
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

Nombre de résistants dans la culture	Expérience A	Expérience B
n°1	14	10
n°2	15	18
n°3	13	125
n°4	21	10
n°5	15	14
n°6	14	27
n°7	26	3
n°8	16	17
n°9	20	17
n°10	13	-
MOYENNE	**16,7**	**26,8**
VARIANCE	**18,2**	**1 401**

Notons que si les **mutations** sont **aléatoires**, notamment dans leur **localisation**, de **nombreuses souches bactériennes** sont en revanche capables **d'augmenter leur fréquence** de **mutation** en situation de **stress**.

5. Extrapolation : la transmissibilité de la variation génétique, point de départ à l'action des forces évolutives

Bilan (adapté du programme)	✓ Les **mutations** sont des **modifications de séquence transmissibles** à la **descendance**. ✓ D'autres modalités de **variation génétique** (mutations étendues, transferts horizontaux…) existent. ✓ La genèse de **diversité génétique** est **aléatoire**.

III. L'évolution, un processus de tri des variants par la sélection naturelle et la dérive génétique

On considérera comme acquises et maîtrisées les notions sur la **structure génétique des populations** et le **polymorphisme**.

Revoir le chapitre 19 (**Populations**)

Capacités exigibles	✓ **Définir** les notions de sélection et d'adaptation (mélanisme de la Phalène du bouleau) et de dérive (expérience de BURI). ✓ **Montrer** que la valeur sélective d'un trait génétique dépend de l'environnement ✓ **Différencier** les notions de sélection directionnelle (cas de la Phalène du Bouleau) et de sélection balancée (cas des proportions de mâles et de femelles). ✓ **Expliquer** l'action de la dérive sur les traits neutres et sélectionnés ✓ **Définir** l'effectif efficace. ✓ **Présenter** deux exemples de dérive, à deux échelles d'étude : - dérive génétique au sein d'une population : cas de l'effet fondateur sur les fréquences alléliques ; - perte de diversité des Dinosaures lors de la crise KT remplacés par des Mammifères dans des niches écologiques comparables (constat à réaliser sur la niche des grands herbivores) - dérive phylogénétique.

A. L'évolution des populations, une variation du polymorphisme due à quatre forces évolutives

1. La variation génétique (mutation au sens le plus large) : un phénomène rare et générateur de diversité

La typologie des **mutations** vient d'être envisagée dans la partie II :

- **Mutations ponctuelles (= mutations géniques)**
- **Réarrangements chromosomiques**
  - **Fissions**
  - **Délétions**
  - **Inversions et translocations**
  - **Duplications**
- **Transposons et transposition [non abordés]**
- **Aneuploïdies (rarement bénéfiques)**
- **Euploïdies**

Il s'agit d'un **facteur qui augmente le polymorphisme**.

2. Les migrations : des déplacements d'individus entre populations qui génèrent des flux alléliques

Migrations :
Flux alléliques :

> À une **échelle locale**, l'accueil de **nouveaux allèles** pourra être un **apport de variabilité**.
> À une **échelle globale**, les migrations ont tendance à **homogénéiser les fréquences alléliques des populations en contact**, *limitant les effets locaux de la dérive ou de la sélection*. Dans ce cas, il y a plutôt **uniformisation du polymorphisme** (figure 48).

FIGURE 48. Effet homogénéisant des migrations sur le polymorphisme: vision théorique.
[Peut être simplifié avec des boules]
D'après HARRY (2008).

3. La sélection naturelle : un tri des variants selon leur adaptation au milieu

La **sélection** a tendance à **conserver l'allèle le plus intéressant en termes de survie** de ses détenteurs et à éliminer les autres (figure 49).
(!) à nuancer → voir plus loin (B)

FIGURE 49. Effet réducteur de la sélection naturelle sur le polymorphisme : vision théorique.
[Peut être simplifié avec des boules… ou remplacé avec l'exemple des Phalènes]
D'après HARRY (2008).

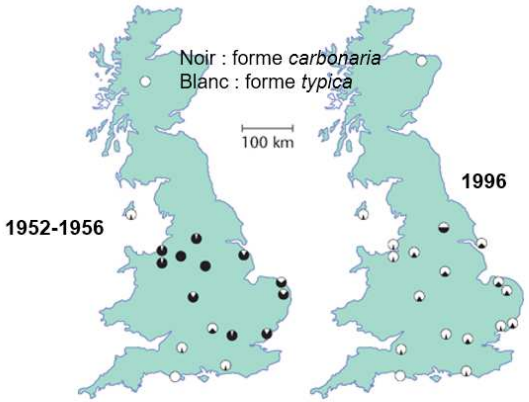
4. La dérive génétique : une fixation des allèles au hasard

La **dérive génétique** a un **effet variable sur le polymorphisme**. Ce modèle rend compte de très nombreuses observations.

B. La sélection naturelle, un tri orienté parmi des variants en fonction de leur adaptation au milieu

Sélection naturelle :

Formes *carbonaria* et *typica* de *Biston betularia* sur un tronc sombre
http://www.jpboseret.eu/index.php?page=theories-evolution



Le retour de *typica* aujourd'hui…
http://www.jpboseret.eu/index.php?page=theories-evolution

FIGURE [13]. *Biston betularia* et les fluctuations de fréquence des formes typica et carbonaria en lien avec la couleur des troncs d'arbres.

1. Mise en évidence : le mélanisme industriel de la Phalène du Bouleau

a. Un constat ancien : la prévalence de la forme sombre dans les régions industrielles au tronc noirci

b. Confirmation du phénomène et du rôle de la prédation : expériences de KETTLEWELL (1953, 1955)

c. Une disparition de la forme mélanique en lien avec la dépollution industrielle à partir des années 1960

Remarque : **d'autres études** ont montré l'impact des **migrations** sur les **fréquences alléliques** chez la Phalène du Bouleau.

2. La sélection, une force évolutive quantifiable par la valeur sélective (= *fitness*)

a. La *fitness* individuelle, un différentiel de succès reproducteur entre les individus

***Fitness* (= valeur sélective = valeur adaptative) individuelle :**

Survie : ***nombre de descendants survivants après un temps donné***
Fécondité : ***nombre de descendants par unité de temps (souvent année)***

b. La *fitness* génotypique, une quantification de l'écart à l'équilibre de HARDY-WEINBERG

***Fitness* (= valeur sélective = valeur adaptative) génotypique :**

- ***Fitness* absolue** :

- ***Fitness* relative** :

TABLEAU IV. Modification des fréquences de la génération n+1 dans le cas d'un gène existant sous deux allèles par les *fitness* absolues.
D'après PEYCRU *et al.* (2014)

Génotypes	AA	Aa	aa
Fréquences génotypiques sans sélection			
Fitness absolue			
Fréquences génotypiques avec sélection			

c. Les *fitness*, des grandeurs qui dépendent des conditions du milieu à un moment donné

3. Les types de sélection et leur action sur le polymorphisme

a. La sélection directionnelle : une réduction du polymorphisme

Sélection directionnelle :

→ **homogénéisation** des **populations** / **réduction** du **polymorphisme**

Ex. Phalènes

b. La sélection balancée : un maintien du polymorphisme

Sélection balancée :

α. La favorisation de l'hétérozygotie : la superdominance (exemple de la drépanocytose et du paludisme chez l'Homme)

Superdominance :

Exemple :

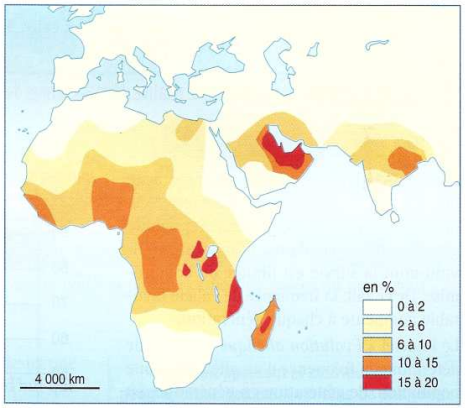
- La **drépanocytose** (= **anémie falciforme**) est une **pathologie humaine** due à un **allèle autosomique récessif** codant pour une **hémoglobine défectueuse HbS**. Les **individus HbS//HbS** sont **drépanocytaires** ; les **individus HbA//HS** et **HbA//HbA** sont **sains**.
- On constate pourtant que ***l'allèle S est très répandu dans les zones où est répandue la malaria en Afrique et au Proche-Orient*** (figure 50). En fait, les **individus hétérozygotes HbA//HbS** ont une **hémoglobine à peu près normale** mais dont les propriétés **empêchent le *Plasmodium* de se développer** normalement. **Les hétérozygotes donc avantagés par rapport aux homozygotes HbA//HbA par rapport vis-à-vis du paludisme**, d'où la forte permanence de **l'allèle S** dans ces régions.

- La **drépanocytose** est une maladie génétique récessive. L'allèle à l'origine de cette maladie est l'allèle βs du gène codant pour la chaîne β de l'hémoglobine. La maladie se traduit par une déformation des globules rouges en faucille accompagnée d'une anémie* sévère.

Diverses infections et des occlusions vasculaires sont les complications les plus fréquentes : l'espérance de vie des malades est diminuée (beaucoup meurent jeunes).

Les personnes hétérozygotes (βs//βA) produisent à la fois de l'hémoglobine S et de l'hémoglobine A (normale), mais ne sont pas malades.

- Dans certains pays, la fréquence de l'allèle βs dépasse 15 %, la proportion d'hétérozygotes pouvant représenter plus de 25 % de la population (et même jusqu'à 40 % dans certaines régions d'Afrique).

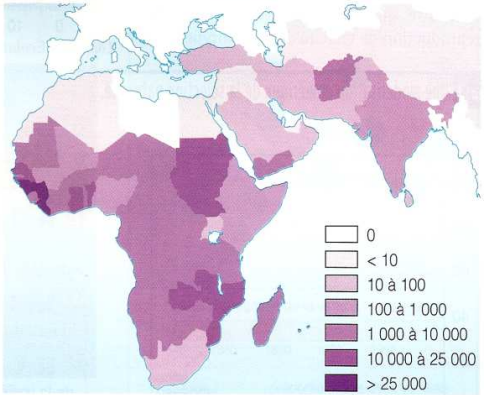


Fréquence de l'allèle βs.

Doc. 1 La drépanocytose est une maladie génétique plus fréquente dans certaines régions.

Le **paludisme** est une maladie due à un parasite intracellulaire (le *Plasmodium*) qui se développe dans les globules rouges du sang. Ce parasite unicellulaire accomplit une partie de son cycle de vie dans certaines espèces de moustiques (les anophèles) qui vivent dans les régions intertropicales, chaudes et humides. C'est par une piqûre d'anophèle que le parasite peut être introduit dans le sang humain.

Le paludisme est l'un des principaux fléaux mondiaux, tuant chaque année entre 1,5 et 2,5 millions de personnes, dont un million d'enfants de moins de 5 ans.



Nombre de cas de paludisme pour 100 000 habitants (source : OMS).

Doc. 2 Le paludisme, une maladie parasitaire répandue dans les régions intertropicales.

FIGURE 50. Avantage à l'hétérozygotie dans la résistance au paludisme.
D'après LIZEAUX, BAUDE *et al.* (2008).

β. L'avantage du rare ou du fréquent : la sélection fréquence-dépendante (cas du *sex-ratio*)

Sélection fréquence-dépendante :

- Avantage du rare (sélection FD négative) :
- Avantage du fréquent (sélection FD positive) :

Exemple de fréquence-dépendance négative : le maintien de la *sex-ratio* :

- La ***sex ratio*** (***nombre de mâles*** / ***nombre de femelles***) est égale à 1 chez la **plupart des espèces**.
- Cela s'explique par le fait que, si le **sex-ratio** est **biaisé**, le **sexe minoritaire** a plus de chances de **se reproduire** que le **sexe majoritaire** et aura donc **plus de descendants**, ce qui implique que **toute déviation du sex-ratio** tend à être **corrigée** par ce biais.

c. L'action de la sélection sur les traits quantitatifs : sélections directionnelle, stabilisante (= purifiante) ou disruptive (= divergente)

Sélection directionnelle : **Déplacement** de la **moyenne**
Sélection diversifiante = disruptive : **Augmentation** de la **variance**
Sélection stabilisante = purifiante : **Diminution** de la **variance**

Sélection directionnelle **Sélection diversifiante (= disruptive)** **Sélection stabilisante**

FIGURE 51. Typologies de sélection naturelle appliquées à un caractère quantitatif.
D'après CAMPBELL & REECE (2004), modifié.

4. Les niveaux de sélection

a. Au niveau de l'individu

b. Au niveau du gène (théorie du gène égoïste)

Théorie du gène égoïste :

c. Au niveau du groupe ?

Comportements altruistes :

➢ ***les individus entre lesquels s'exercent des comportements altruistes sont généralement apparentés*** :

Sélection de parentèle :
***Fitness* inclusive :**

➢ ***Même entre individus non ou peu apparentés, la coopération peut parfois favoriser la fitness propre des individus la pratiquant***.

Exemple : **modèle *tit-fot-tat*** des **Chauve-Souris vampires** (encadré D – page 38 du cours complet).

5. Discussion du caractère adaptatif de l'évolution

a. La notion d'adaptation : une structure ou mécanisme conférant un avantage et conservé par la sélection naturelle

Adaptation (évolutive) : Car

b. Un exemple d'adaptation célèbre : le bec des Géospizes des Galápagos (« Pinsons de DARWIN »)

c. L'adaptationnisme, un piège intellectuel : la notion d'exaptation

Programme adaptationniste :
Exaptation :

Exemple de la plume des Oiseaux :

- La plume a été initialement **sélectionnée parce qu'elle permettait l'homéothermie** ; c'est une **adaptation à l'homéothermie**.
- La plume a **secondairement permis le vol** : c'est une **exaptation au vol**.

d. Les convergences évolutives, résultat de l'évolution adaptative en lien avec la théorie de la niche écologique

α. Les convergences évolutives, une acquisition indépendante de caractères semblables

Convergence évolutive :

β. Une explication souvent avancée : la théorie de la niche écologique

Théorie de la niche écologique :

Attention à cette idée de **niche** : les niches ne sont **pas des éléments immuables** ; les **contraintes** (**abiotiques** ou **biologiques**) **évoluant**, **les niches évoluent avec les espèces et les écosystèmes** et ne sont pas donc des entités figées que les espèces n'auraient qu'à occuper en se diversifiant.

C. La dérive génétique, un tri aléatoire des variants

Dérive génétique :

1. Mise en évidence chez les Drosophiles par l'expérience de BURI (1956)

a. Une étude mené sur un caractère non soumis à la sélection : la couleur des yeux des Drosophiles

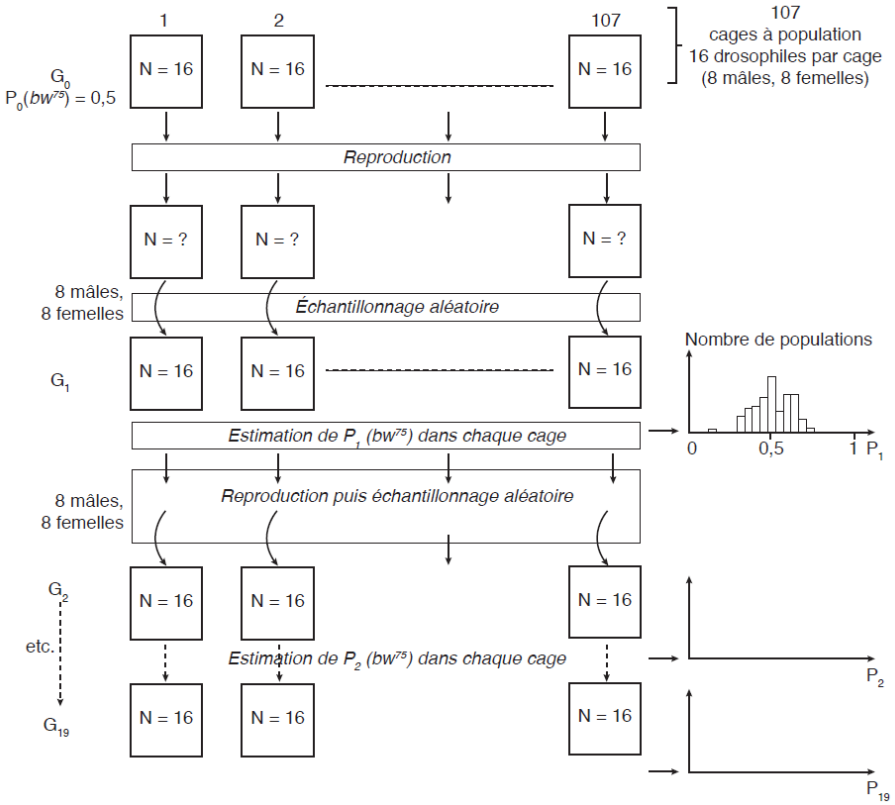


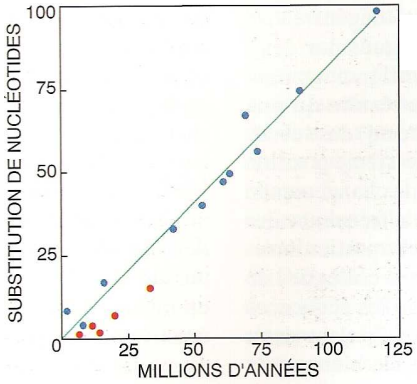
FIGURE 54. Expérience de BURI (1956) : principe.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

b. Des résultats montrant une transmission au hasard des allèles par dérive génétique

- Les **résultats** obtenus montrent que :
  - Les **fréquences initiales** ne sont **pas maintenues** ⇒ **l'équilibre de HARDY-WEINBERG** n'est **pas vérifié**.
  - Les **fréquences obtenues** dans **chaque population** et **entre les générations** sont extrêmement variables avec *in fine* :
    - Un **maintien des deux allèles** dans 49 populations (sur 107 finales) ;
    - Une **fixation du seul allèle *bw*^{75}** dans 28 populations ;
    - Une **fixation du seul allèle *bw*** dans 30 populations.
- BURI en a donc conclu que **les allèles** étaient **fixés** ou **éliminés au hasard** sans être soumis à la sélection : il a **démontré la dérive génétique**.

2. Un processus qui serait majeur à l'échelle moléculaire : la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire (KIMURA, 1968)

Théorie neutraliste de l'évolution moléculaire :



LE NOMBRE DE SUBSTITUTIONS de nucléotides, estimé à partir du nombre total d'acides aminés différents dans sept protéines de 16 paires de mammifères, est représenté en fonction du temps écoulé depuis la divergence des espèces de chaque paire. À l'exception des comparaisons incluant des primates (cercles rouges), les points sont presque alignés, ce qui suggère de nouveau une approximative constance du taux d'évolution moléculaire. Ces données ont été calculées par Walter Fitch, de l'École de médecine du Wisconsin.

FIGURE 55. Une horloge moléculaire (sur les acides aminés ici).
D'après KIMURA *in* LE GUYADER (1998).

3. Un processus qui agit notamment et plus rapidement sur les populations à faible effectif

a. L'impact de la taille des populations et la notion d'effectif efficace (ensemble des individus reproductivement actifs)

Taille de **population** : *cf.* figure 56

Effectif efficace (*Ne*) :

Formule :

Dans de **nombreux cas documentés**, on peut montrer que (figure 57) :

- Lorsque l'allèle se fixe, le ***nombre moyen de générations qui se succèdent avant fixation de l'allèle*** est égal à **4 *Ne***.
- Le ***nombre de générations entre deux fixations d'allèle*** est égal à **1/*v*** où *v* est le **taux de mutation** (***nombre de mutations / génération***).

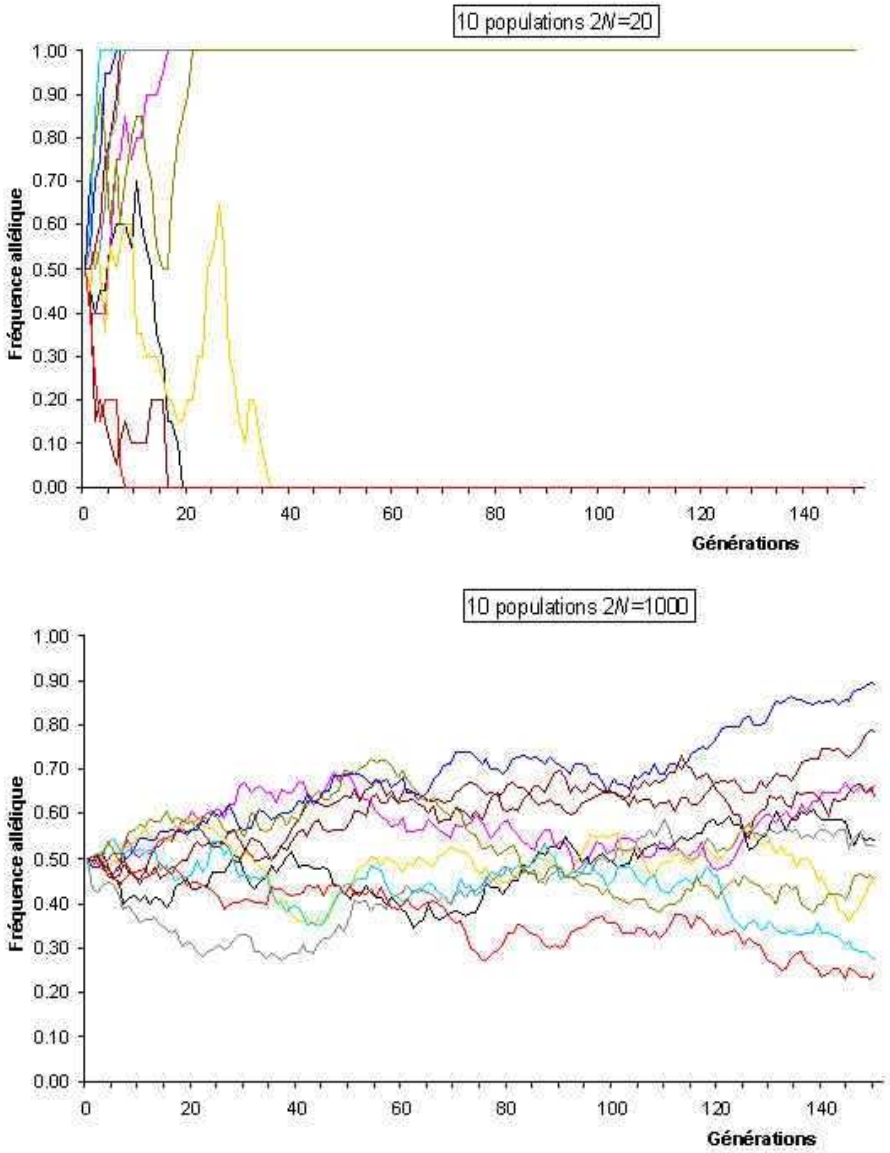
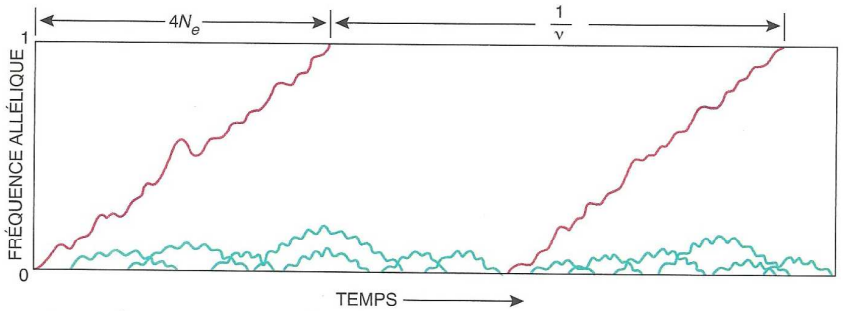


FIGURE 56. Mise en évidence par modélisation informatique de l'impact de la dérive génétique sur les fréquences alléliques au fil des générations en fonction de la taille des populations (10 essais pour 1 allèle de fréquence initiale 0,5).
2N est le nombre d'allèles pour un locus (puisque l'espèce est diploïde)
http://www.snv.jussieu.fr/vie/dossiers/derive_genetique/derive_genetique.html (2013)



DES ALLÈLES MUTANTS (GÈNES VARIANTS) apparaissent au hasard dans une population. Leur fréquence fluctue dans le temps ; la plupart sont éliminés *(courbes vertes)*, mais certains se répandent dans la population et se fixent : leur fréquence atteint alors 100 pour cent *(courbes rouges)*. Les études de génétique des populations montrent que, pour un allèle neutre qui va effectivement se fixer, le nombre moyen de générations qui se succèdent jusqu'à la fixation est égal à quatre fois l'effectif efficace de la population, soit $4N_e$. Le nombre de générations entre deux fixations est égal à l'inverse du taux de mutation v.

FIGURE 57. Fixation d'un allèle par dérive dans une population.
D'après KIMURA *in* LE GUYADER (1998).

b. Deux situations de réduction de taille de population et de réduction du *pool* allélique où la dérive est ensuite très active

Les ronds figurent des copies de gènes à un locus, les couleurs différentes symbolisant les allèles.
Goulot d'étranglement et effet de fondation ont les mêmes conséquences génétiques : réduction de la diversité et modification des fréquences alléliques entre la population « mère » et la population en résultant, à cause de l'accélération de la dérive dans les deux cas.
Notez les fréquences alléliques différentes entre population de départ et population résultante.

FIGURE 58. Goulot d'étranglement et effet de fondation ainsi que leurs conséquences génétiques. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

α. Un événement de réduction drastique de la taille (et ainsi du pool génétique) de la population : le goulot d'étranglement (effet *bottleneck*)

Effet goulot d'étranglement (*bottleneck effect*) :

β. La fondation d'une nouvelle population après conquête par un petit nombre d'individus d'un nouveau territoire : l'effet fondateur (= effet de fondation)

Effet fondateur (= de fondation) :

4. Dérive et sélection : un équilibre ?

Dans la **génétique des populations classique**, on dit qu'un **caractère** (*on ne parle pas de gène !*) sera **soumis à la sélection naturelle** si :
- Il est **héritable**, c'est-à-dire ***transmissible au fil des générations (donc déterminé génétiquement)*** ;
- Il est **variable**, c'est-à-dire ***présentant de multiples états (au moins deux) dans une population*** ;
- Il est soumis à une **pression du milieu**.

(!) Redisons-le, cela n'empêche pas, à l'échelle des gènes, une **part de dérive**.

Dans la **génétique des populations classique**, on dit qu'un **caractère** (*on ne parle pas de gène !*) sera **soumis à la dérive génétique** si :
- Il est **héritable**, c'est-à-dire ***transmissible au fil des générations (donc déterminé génétiquement)*** ;
- Il est **variable**, c'est-à-dire ***présentant de multiples états (au moins deux) dans une population*** ;
- Il n'est **pas** soumis à une **pression du milieu**.

(!) **Coexistence** des **deux processus** avec **prépondérance variable** selon la **séquence concernée**
À **l'échelle moléculaire** : action prépondérante de la **dérive** (**mutations** surtout **neutres**)
À **l'échelle phénotypique** : action prépondérante de la **sélection** → **évolution adaptative**

5. Une dérive de la biodiversité à l'échelle des temps géologiques ? la dérive phylogénétique (l'exemple de la crise Crétacé-Tertiaire)

a. L'exemple de la crise Crétacé-Tertiaire : extinction des 'dinosaures' et radiation des Mammifères (et des Oiseaux) occupant des niches écologiques semblables

Crises biologiques :
Stases évolutives :

Pour information : pourquoi y a-t-il des crises biologiques ?

Les **causes** des **crises** sont **multiples** et souvent **connectées** :

- **Activité volcanique exceptionnelle** agissant sur la **composition de l'atmosphère** et donc **l'arrivée des rayons solaires** (les particules en trop grand nombre nuisant à l'arrivée des rayons solaires, ce qui impacte le climat),
- **Impact météoritique** majeur,
- **Modification du champ magnétique terrestre**,
- **Variation importante du niveau marin**,
- **Variations climatiques**,
- …

Encadré E Le « comportement » des espèces lors des crises biologiques

Pour information

➢ En fonction de **l'effet d'une crise biologique** sur les **espèces**, on peut proposer ces quelques catégories (figure a) :

- Les **exterminés** sont les ***espèces ou groupes qui disparaissent lors de la crise***.
- Les **profiteurs** sont les ***espèces ou groupes qui prolifèrent, voire apparaissent, lors de la crise puis disparaissent à la fin***. Ce sont donc souvent des ***espèces capables d'occuper des niches écologiques laissées vacantes par les exterminés mais qui ne sont seront plus compétitives après la crise face aux espèces à venir***.
- Les **survivants** sont les ***espèces ou groupes présents avant et après la crise***.

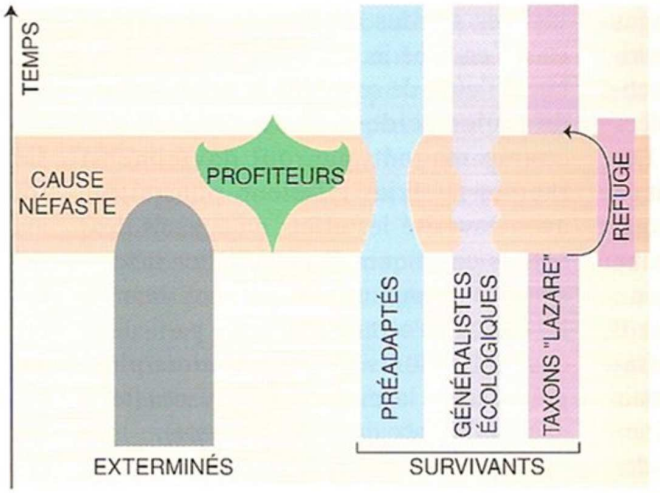


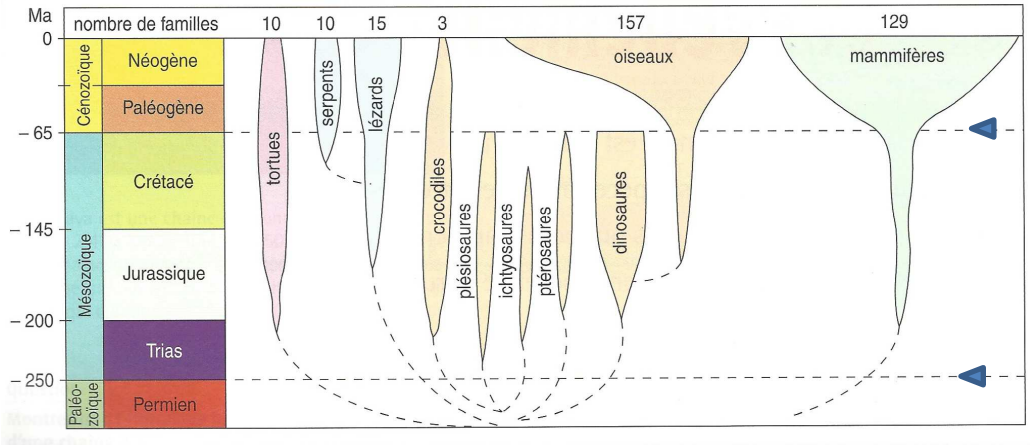
FIGURE a. Typologie du « comportement » des espèces lors d'une crise biologique.
Source exacte inconnue. Inspiré de LETHIERS (1998)

➢ Au sein des **survivants**, trois catégories sont reconnues :

- Les **préadaptés** : ce sont les ***espèces ou groupes préexistants dont les caractéristiques leur permettent d'occuper les nouvelles niches écologiques générées par la crise***.
- Les **généralistes écologiques** : ce sont les ***espèces ou groupes préexistants aptes à occuper des niches écologiques variées et donc, par nature, peu exigeants***.
- Les **taxons Lazare** : ce sont des ***organismes présents avant et après la crise mais qui disparaissent du registre fossile lors de la crise***. L'explication avancée est que ***leurs populations sont considérablement réduites lors de la crise, cantonnées à des zones refuges de petite taille (ce qui diminue la chance d'être fossilisés), et qu'ils recolonisent les milieux une fois la crise passée***.

Ils sont nommés facétieusement en référence au personnage de **Lazare ressuscité** par Jésus dans le ***Nouveau Testament***

➢ Bien évidemment, les **radiations évolutives** ne peuvent s'opérer qu'à partir de **groupes survivants**.



(a) Quelques groupes de Vertébrés Amniotes

FIGURE 61. Histoire évolutive de quelques groupes taxonomiques montrant des radiations évolutives après la crise K-T (Oiseaux, Mammifères, Angiospermes).
D'après LIZEAUX, BAUDE *et al.* (2008).

La largeur de chaque « bulle » est proportionnelle à la biodiversité spécifique.

Extinction de masse :
Radiations évolutives :

Explication généralement avancée (en lien avec la théorie de la niche écologique) :
Les **groupes survivants se diversifient** et **occupent** les **niches écologiques laissées vacantes** par les **organismes éteints**.

À retenir de la crise K-T :
-

-

b. La notion de dérive phylogénétique

Dans le cas de la **crise K-T** :

-

-

-

Dérive phylogénétique :

Bilan (adapté du programme)	✓ La **sélection** est un processus de **reproduction différentielle**, où la **valeur sélective (« *fitness* »)** se mesure au nombre de **descendants (viables)** produits. ✓ Elle exerce un **tri orienté** de la **diversité génétique**, tendant à **réduire** le **polymorphisme**, mais peut aussi **entretenir un polymorphisme**, notamment dans le cas où **l'hétérozygotie** est un **avantage**. ✓ La **dérive** exerce un **tri aléatoire** dépendant de la **taille des populations**, et est la seule à agir sur les **traits neutres**.

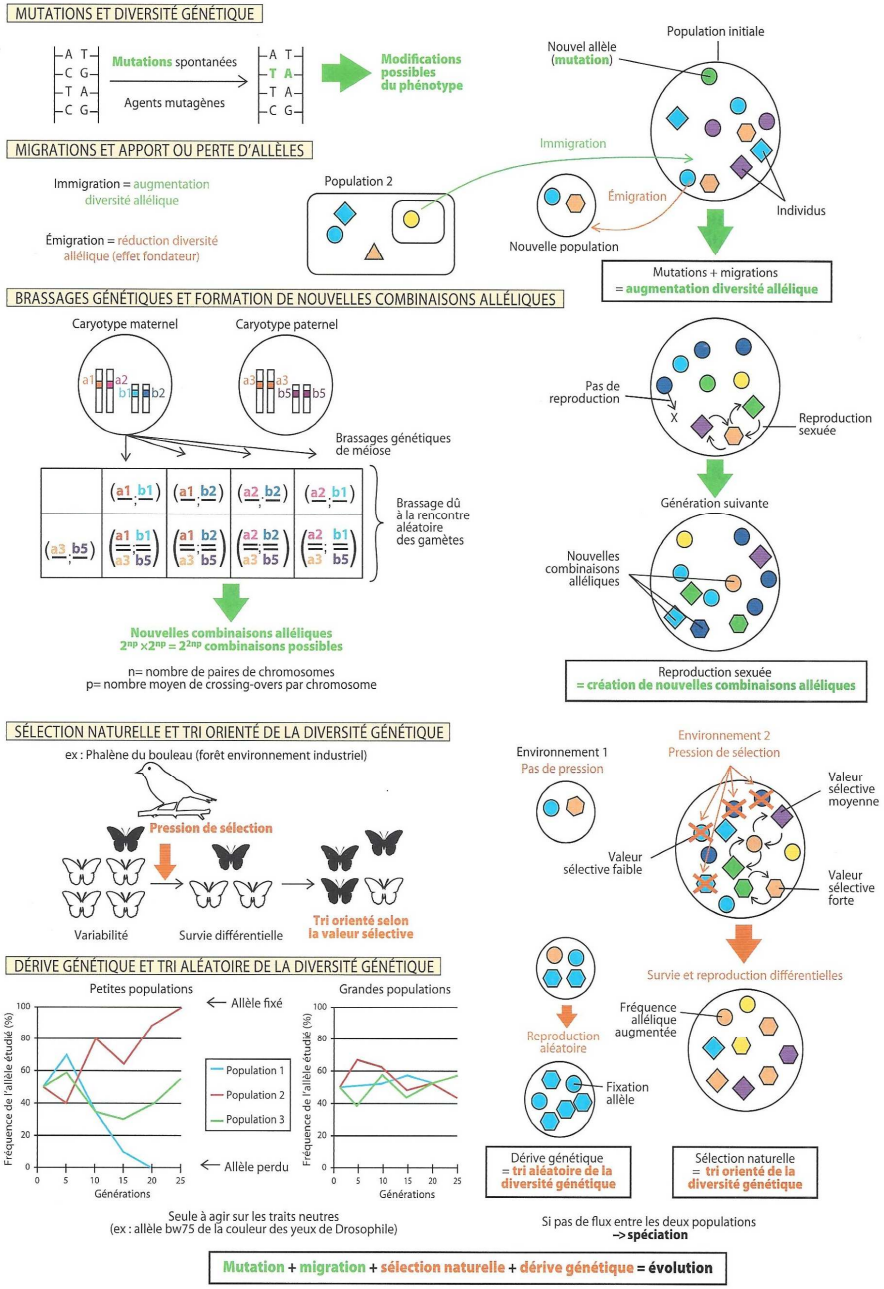


FIGURE 62. L'évolution, produit des forces évolutives. D'après SAINTPIERRE *et al.* (2018).

IV. L'évolution, un processus qui conduit à la genèse de nouveaux taxons

Capacités exigibles	✓ **Manipuler** deux exemples de spéciation (un exemple sympatrique, *cf.* les *Spartina* européennes et un exemple allopatrique) ; ✓ **Discuter**, pour les Eucaryotes, la notion d'hybridation dans le contexte de l'espèce biologique. ✓ **Discuter** la notion d'espèce chez les procaryotes en lien avec les transferts génétiques horizontaux ; ✓ **Présenter** la notion d'évolution réticulée (à l'aide des deux points précédents : hybridation et transferts horizontaux). ✓ **Présenter** les différents critères susceptibles de définir l'espèce (phénotypique, écologique, phylogénétique)

A. L'espèce, un concept objectif ?

1. Une discussion ancienne… et insoluble

2. Le concept biologique, une définition fréquemment avancée

a. Un concept basé sur l'interfécondité des individus conspécifiques et l'isolement reproducteur des autres populations

Espèce (déf. biologique) :

Critères :
-
-

b. Un concept pas toujours applicable : les limites

α. La difficulté de vérifier expérimentalement l'isolement reproducteur

β. L'inapplicabilité aux espèces à reproduction asexuée prédominante ainsi qu'aux procaryotes

γ. L'inapplicabilité aux fossiles

δ. L'existence d'hybrides interspécifiques fertiles

(Ex. Chien × Loup)

ε. La possibilité de transferts horizontaux, parfois entre espèces éloignées

c. La parasexualité bactérienne (transferts génétiques horizontaux), un outil d'approche d'une définition de l'espèce procaryote ?

Parasexualité :

→ **Brassage génétique**

Espèce bactérienne (proposition de définition) =

Difficultés :
-
-
-

3. Le concept morphologique (= phénotypique), définition la plus utilisée dans la pratique

a. Un concept basé sur la ressemblance morpho-anatomique

Espèce (déf. morphologique = phénotypique) :

Le plus **courant** dans la pratique !

b. Un concept qui présente des difficultés : les limites

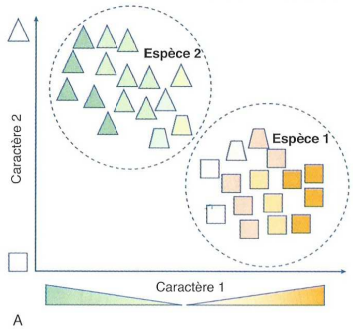
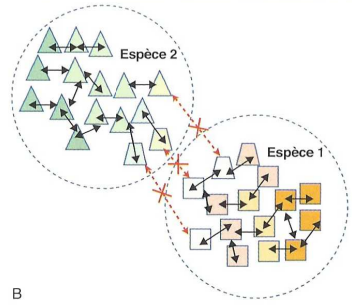
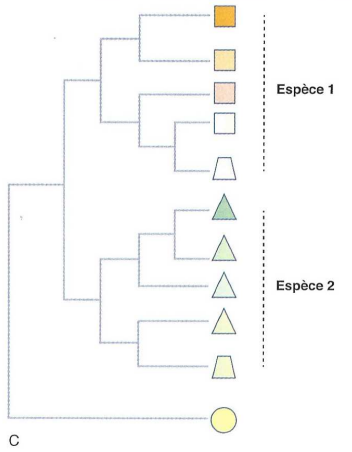
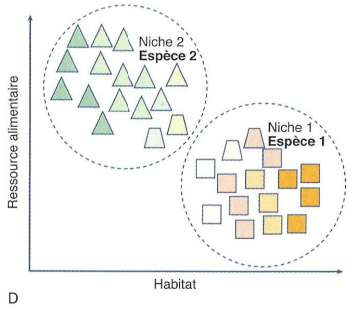
α. Un concept qui ne permet pas de distinguer les espèces jumelles

Espèces jumelles :

β. Un concept qui peut conduire à séparer artificiellement des espèces à forte variation intraspécifique

γ. Un concept qui contient une subjectivité d'appréciation intrinsèque, malgré l'existence aujourd'hui d'approches biométriques rigoureuses

TABLEAU VI. Les principaux concepts d'espèces. D'après SEGARRA *et al.* (2015). *Il s'agit d'un tableau que j'avais produit dans mes cours de Capes. Les schémas ont été ajoutés par C. MEUNIER.*

Concept	Définition et critères retenus	Intérêts de la définition	Quelques limites et difficultés	Schéma explicatif
morphologique = phénotypique	Une espèce rassemble **tous les individus qui partagent un ensemble stable de caractéristiques morpho-anatomiques permettant leur identification et suffisamment distincts des caractères morpho-anatomiques des autres espèces de manière à permettre leur distinction**. On applique ce qu'on appelle le **critère de ressemblance**.	Concept **très opérationnel** dans la pratique taxonomique, en particulier pour les espèces fossiles (malgré ses limites, c'est concrètement le concept le plus utilisé dans le quotidien d'un systématicien).	• **Existence d'espèces jumelles** : espèces distinctes qui n'échangent pas de matériel génétique bien que tout à fait semblables morphologiquement. Ces espèces ne peuvent être distinguées par ce concept. • **Variations intraspécifiques** : des variations très importantes au sein d'une même espèce (variations géographiques, dimorphisme sexuel…) peuvent conduire à séparer deux espèces là où il n'y en a qu'une. • **Subjectivité d'appréciation** de la ressemblance : la mise en œuvre de concept peut reposer sur une appréciation subjective du systématicien (où s'arrête la ressemblance ?). Dans la pratique, les systématiciens peuvent recourir à des **approches biométriques rigoureuses** pour vérifier que les critères retenus sont biens distincts entre espèces et ne se chevauchent pas.	
biologique	Une espèce rassemble **tous les individus qui sont interféconds (= peuvent se reproduire entre eux et donner une descendance viable et fertile)** (**critère d'interfécondité**) **et qui sont séparés reproductivement des représentants des autres espèces** (**critère d'isolement reproductif**). Il s'ensuit un troisième critère, le **critère de descendance** : **les représentants d'une même espèce procèdent les uns des autres par reproduction sexuée**.	Concept basé sur une réalité biologique appréhendable et testable : la reproduction et sa capacité à produire des descendants viables et fertiles. Concept sous-jacent à l'étude des processus évolutifs de la spéciation.	• **Difficulté de vérification de l'isolement reproducteur** : appliquer strictement ce concept reviendrait à conduire de patientes observations sur toutes les espèces décrites ou à décrire pour démontrer leur isolement reproducteur… il ne s'agit pas d'un concept permettant de reconnaître des espèces. • **Reproduction asexuée** : le concept est inapplicable pour les espèces à seule reproduction asexuée (ou à reproduction asexuée prédominante) et pour les 'procaryotes'. • **Fossiles** : l'isolement reproducteur est évidemment impossible à vérifier. • **Hybridation** interspécifique : on peut observer un certain pourcentage d'hybridation entre « espèces ». La limite où arrêter une définition est conc subjective.	
phylogénétique	Une espèce est le **plus petit groupe monophylétique d'individus et de populations dont les membres sont uniquement constitués de descendants d'un même ancêtre commun récent**. Le principal critère retenu (sinon le seul) est le **critère de descendance**.	Concept intellectuel qui s'intègre bien dans la pensée phylogénétique moderne.	• **Difficulté d'application de la notion de descendance ici exprimée** : sur quels critères se base-t-on pour dire qu'un ensemble de populations est issu d'un ancêtre commun suffisamment proche pour qu'on considère qu'il y ait une espèce ? Et à l'inverse, comment ne pas multiplier le nombre d'espèces en considérant toutes les petites populations isolées qui dès lors rentrent dans la définition ?	
écologique	Une espèce est un **ensemble d'organismes occupant une niche écologique donnée, c'est-à-dire occupant une place particulière dans les écosystèmes et exploitant un ensemble précis de ressources**. On parle parfois de **critère de niche écologique**.	Concept intellectuel plaçant les organismes dans un contexte de relations définies et précises avec leur environnement abiotique et biotique qu'on nomme niche écologique.	• **Concept de niche écologique complexe** : malgré un intérêt intellectuel en écologie (et en biologie évolutive), la définition précise d'une niche écologique est difficile, et donc la définition précise d'une espèce par ce concept devient impossible. • **Variation de niches occupées** : des espèces peuvent parfois occuper des niches différentes selon la localisation de leurs populations (car la niche est liée à l'écosystème où évoluent les populations).	

Les quatre concepts développés offrent une vision « simplifiée » : il est possible de distinguer davantage de définitions et de nuances conceptuelles.
Les symboles utilisés dans les figures représentent les caractéristiques des individus ; deux caractères différents sont symbolisés, formes (carré ou triangle) et couleurs (vert ou orange).
Les formes et couleurs intermédiaires soulignent la part de variabilité intraspécifique qui rend difficile la délimitation des espèces.
Les flèches symbolisent des croisements possibles entre individus, des croix, un isolement reproducteur.
Synthèse réalisée à partir de l'article de P. Lherminier *in* Prat *et al.* (2008).

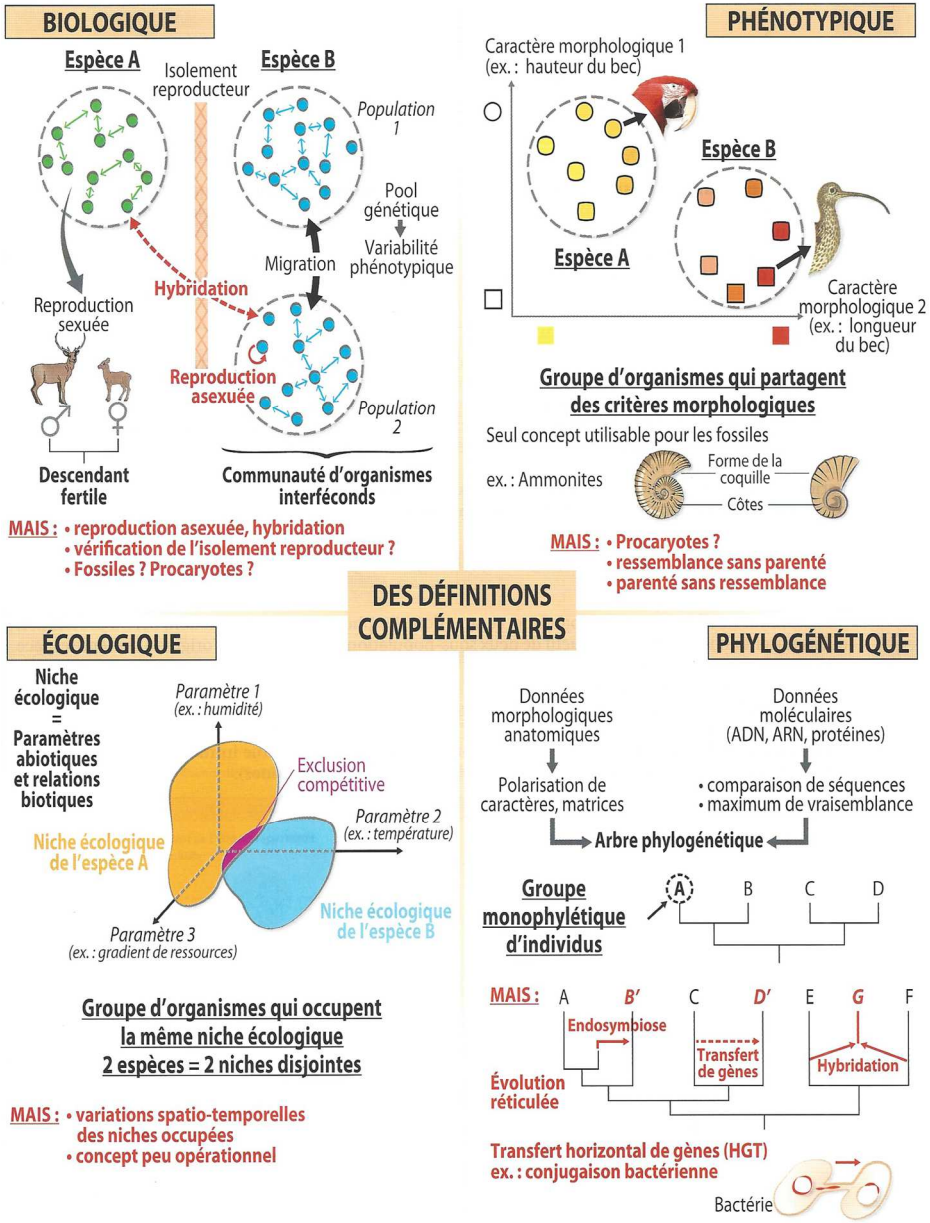


FIGURE 63. La notion d'espèce. D'après SAINTPIERRE *et al.* (2017).

4. D'autres conceptions

a. Le concept phylogénétique (= évolutif), un concept basé sur le critère de descendance assez peu opérationnel dans la pratique

Espèce (déf. phylogénétique = évolutive) :

b. Le concept écologique, un concept basé sur la niche écologique qui est elle-même une notion difficile à circonscrire

Espèce (déf. écologique) :

B. La genèse de nouvelles espèces : la spéciation

Spéciation :

1. La nécessité d'un isolement reproducteur

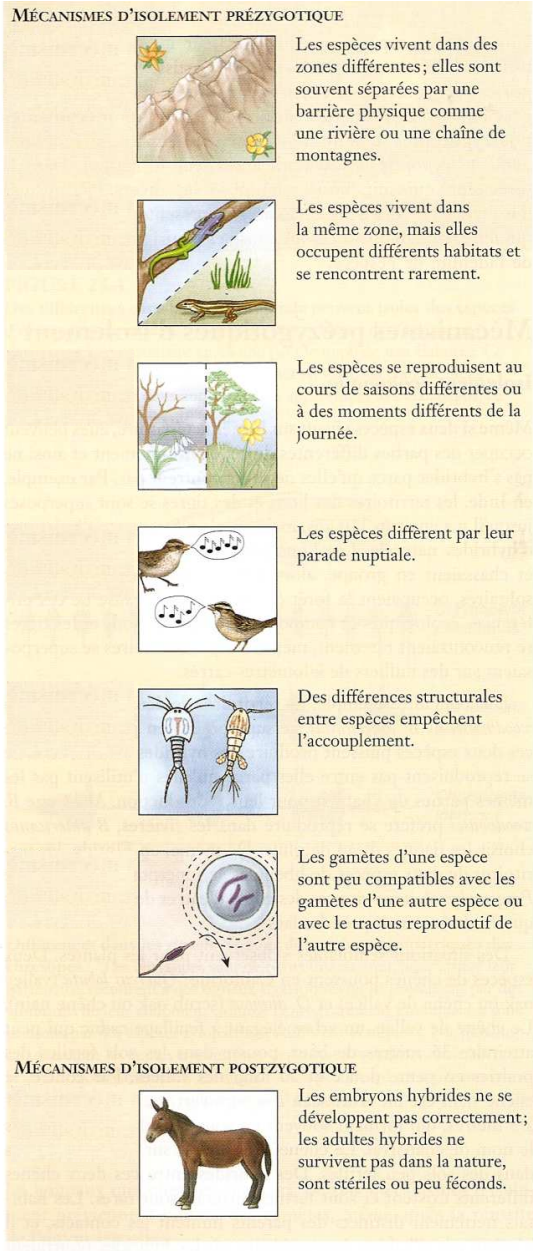
a. Un isolement entraînant généralement l'impossibilité de produire un zygote : l'isolement prézygotique

Isolement prézygotique :

α. Une impossibilité de rencontre des partenaires sexuels : l'isolement précopulatoire

Isolement précopulatoire :

⮛ **TABLEAU VII. Les principales modalités d'isolement reproducteur.**
D'après RAVEN *et al.* (2007).



MÉCANISMES D'ISOLEMENT PRÉZYGOTIQUE

	Les espèces vivent dans des zones différentes ; elles sont souvent séparées par une barrière physique comme une rivière ou une chaîne de montagnes.
	Les espèces vivent dans la même zone, mais elles occupent différents habitats et se rencontrent rarement.
	Les espèces se reproduisent au cours de saisons différentes ou à des moments différents de la journée.
	Les espèces diffèrent par leur parade nuptiale.
	Des différences structurales entre espèces empêchent l'accouplement.
	Les gamètes d'une espèce sont peu compatibles avec les gamètes d'une autre espèce ou avec le tractus reproductif de l'autre espèce.

MÉCANISMES D'ISOLEMENT POSTZYGOTIQUE

	Les embryons hybrides ne se développent pas correctement ; les adultes hybrides ne survivent pas dans la nature, sont stériles ou peu féconds.

i. L'isolement géographique : la vicariance

Vicariance :

ii. L'isolement écologique

iii. L'isolement temporel

iv. L'isolement comportemental

v. L'isolement mécanique

β. Une possibilité de copulation mais sans possibilité de fécondation : l'isolement post-copulatoire

b. L'impossibilité de produire des hybrides fertiles et/ou viables : l'isolement postzygotique

Isolement postzygotique :

Ex. Mulet (hybride Âne × Jument) très souvent stérile

Remarque : **certains hybrides entre espèces différentes** sont **fertiles** mais **ne se rencontrent pas** dans la nature à cause d'un **isolement prézygotique**.
Ex. hydride Chien × Loup

2. Les modalités de spéciation

a. La spéciation par séparation géographique : la spéciation allopatrique (au sens large)

Spéciation allopatrique s. l. :

α. La spéciation par séparation géographique prolongée de deux grands ensembles de populations : la spéciation par vicariance ou spéciation allopatrique au sens strict (exemple : Écureuils américains)

Spéciation par vicariance (spéciation allopatrique au sens strict) :

Grandes populations : forte action de la **sélection**

Exemple : les sous-espèces *kaibabensis* et *aberti* d'**Écureuils américains** *Sciurus aberti* (Sud des États-Unis, Mexique) séparées par un long et profond **canyon** (figure 64).

FIGURE 64. La spéciation par vicariance.
© M. BAILLY-BECHET, Univ. Claude Bernard, Lyon 1
http://pbil.univ-lyon1.fr/members/mbailly/Intro_Bio/1-diversite_vivant.PDF (consultation avril 2019)

La **vicariance** est le fait, pour deux taxons, de posséder une ***aire de répartition disjointe sans échanges génétiques possibles entre eux à cause de cette séparation***. Cela mène à une **subspéciation** puis une **spéciation** si les deux entités sont **séparées suffisamment longtemps**

NB ***Si les entités se regroupent avant que l'isolement reproducteur ne soit achevé, il y a alors remélange des deux ensembles de populations et retour possible à un ensemble génétiquement homogène*** : on parle alors d'**introgression**.

β. La spéciation par effet fondateur : la spéciation péripatrique (exemples : Moustiques du métro londonien, Drosophiles hawaïennes, Souris de Madère…)

Spéciation péripatrique = par effet fondateur :

Rôle fort de la **dérive** (**petites populations**)

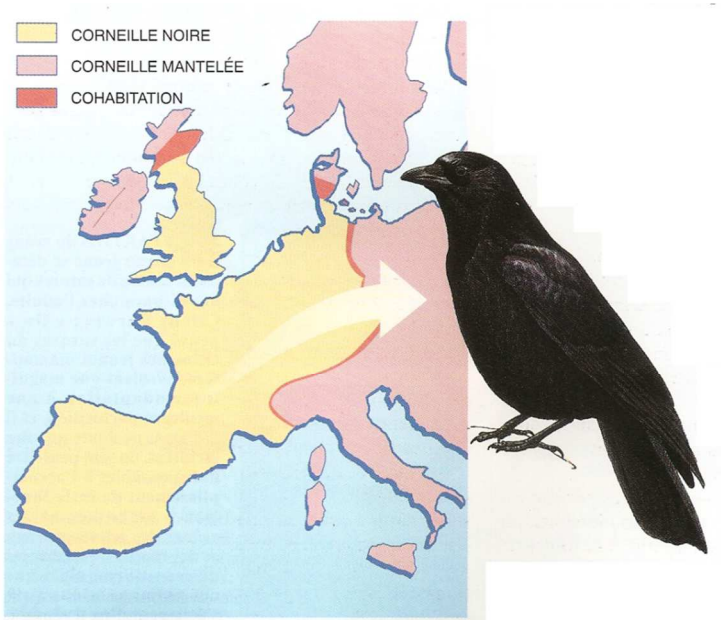
FIGURE 65. La spéciation péripatrique (= par effet fondateur).
© M. BAILLY-BECHET, Univ. Claude Bernard, Lyon 1
http://pbil.univ-lyon1.fr/members/mbailly/Intro_Bio/1-diversite_vivant.PDF (consultation avril 2019)

γ. La spéciation avec zone étroite de cohabitation et d'hybridation entre les entités : la spéciation parapatrique (exemple des Corneilles européennes)

Spéciation parapatrique :

Rôle fort de la **sélection** (**grandes populations**)

FIGURE 67. Spéciation parapatrique.
D'après CAMPBELL & REECE (2004)



RÉPARTITION DE LA CORNEILLE NOIRE *(dessin)* et de la corneille mantelée. Ces deux formes, qui ne diffèrent que par le plumage, sont considérées comme des sous-espèces, car elles occupent des territoires distincts, à l'exception d'une étroite bande où elles s'hybrident *(en rouge)*.

FIGURE 68. Spéciation parapatrique chez les Corneilles européennes.
D'après GÉNERMONT *in* LE GUYADER (1998)

δ. Un cas particulier (inclassable ?) de spéciation allopatrique partielle et en cours : les espèces en anneaux (= anneaux de spéciation) (exemple : Pouillot verdâtre)

Les **espèces en anneaux** sont parfois présentées comme un cas d'école de **spéciation parapatrique**. D'autres auteurs présentent néanmoins les **espèces en anneaux** comme des **spéciations sympatriques**….

⮝ **FIGURE [16].** **Structure théorique et interprétation évolution d'un anneau de spéciation.**
D'après LECOINTRE *et al.* (2009)

b. La spéciation sans séparation géographique : la spéciation sympatrique

α. Une modalité de spéciation qui repose souvent sur un isolement pré-zygotique

Spéciation sympatrique :

Exemple : une espèce d'Insecte devient **bivoltine** (deux générations par an) en gardant un **cycle annuel** : les individus s'apparieront donc avec les congénères qui éclosent au même qu'eux, d'où une spéciation possible.

β. Une possibilité de spéciation sympatrique par modification du caryotype

i. La possibilité d'une variation du nombre de chromosomes par fissions ou fusion de chromosomes (exemple des Souris de Madère)

ii. La possibilité de polyploïdisations : autopolyploïdisations et polyploïdisations par hybridation (allopolyploïdisations) (exemple des Spartines européennes)

Polyploïdisations :
- Autopolyploïdisations :
- Allopolyploïdisations :

L'histoire des Spartines (figure 72)

Les **Spartines** sont des ***Poacées vivant dans les vases littorales***.

Il en existe **initialement deux espèces** :
- L'espèce **européenne *Spartina maritima***
- L'espèce **américaine *Spartina alterniflora***

En 1870, l'introduction en **Grande-Bretagne** de **l'espèce américaine** aboutit à une **hybridation** avec **l'espèce européenne** produisant un **hybride stérile *Spartina* x *townsendii*** qui, depuis, se reproduit de **manière asexuée** dans la région. En 1892, une **nouvelle hybridation** intervient en **France** (entre les mêmes espèces) et aboutit à un **autre hydride**, morphologiquement différent, nommé ***Spartina* x *neyrautii***.

En 1890, une **espèce allopolyploïde** se forme par **doublement du génome de *S.* x *townsendii*** : c'est ***Spartina anglica*** (dont le nombre de chromosomes peut légèrement et spontanément varier). Cette **nouvelle espèce** est **fertile** et ne **se reproduit pas avec les espèces parentales** : il y a eu **spéciation**.

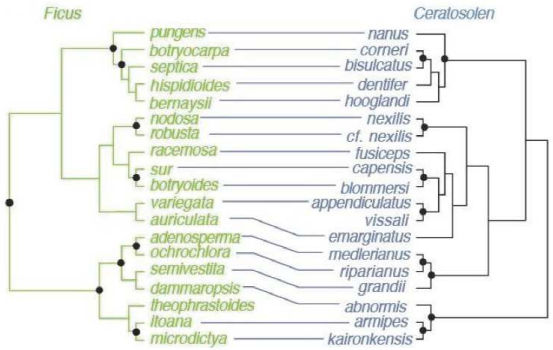
Les hybrides *S. x townsendii* et *S. x neyrautii* ont le même génome chloroplastique, à transmission maternelle, que *S. alterniflora*. Bien qu'issus du même type d'hybridation, ils sont cependant morphologiquement différents. Ils sont confinés à des localités précises aux environs de Southampton et Hendaye, respectivement. Ces hybrides ont 62 chromosomes et non pas 61 comme on pourrait s'y attendre ; les chromosomes homologues d'une des deux espèces parentales ont dû se transmettre en bloc. Enfin, un nombre variable de chromosomes a été noté chez *S. anglica*, selon les individus. Chez les polyploïdes, des changements du nombre de chromosomes peuvent en effet avoir lieu spontanément.

FIGURE 72. Hybridation et polyploïdisation chez les Spartines : un exemple de spéciation sympatrique. D'après SEGARRA *et al.* (2015) / cliché *Wikipédia*

c. L'action des relations interspécifiques (notamment les relations étroites) sur l'évolution et la notion de coévolution

α. Mise en évidence de cospéciations par les phylogénies en miroir (= cophylogénies)

Cospéciation :



Phylogénie en miroir montrant la cospéciation entre les Figuiers (genre *Ficus*) et les Insectes Hyménoptères les pollinisant (genre *Ceratosolen*).

FIGURE 73. Phylogénie en miroir dans le cadre d'une symbiose. D'après SEGARRA *et al.* (2015)

β. La coévolution, résultat d'une pression de sélection mutuelle entre organismes en interaction

Coévolution = coadaptation :

- La **coévolution** ou **coadaptation** (***cospéciation où l'on peut démontrer que les espèces en question ont exercé une pression de sélection mutuelle qui est à l'origine de la spéciation***) est souvent **plus difficile à prouver**, nécessitant de rechercher des **gènes** et/ou des **adaptations** particulières.

γ. Course aux armements et théorie de la Reine rouge

Théorie de la Reine rouge :

(ex. pour le **parasitisme** : les parasites les plus efficaces, les hôtes les plus résistants).

*NB **Bilan** sur la **spéciation allopatrique** et **sympatrique** → voir figure 75.*

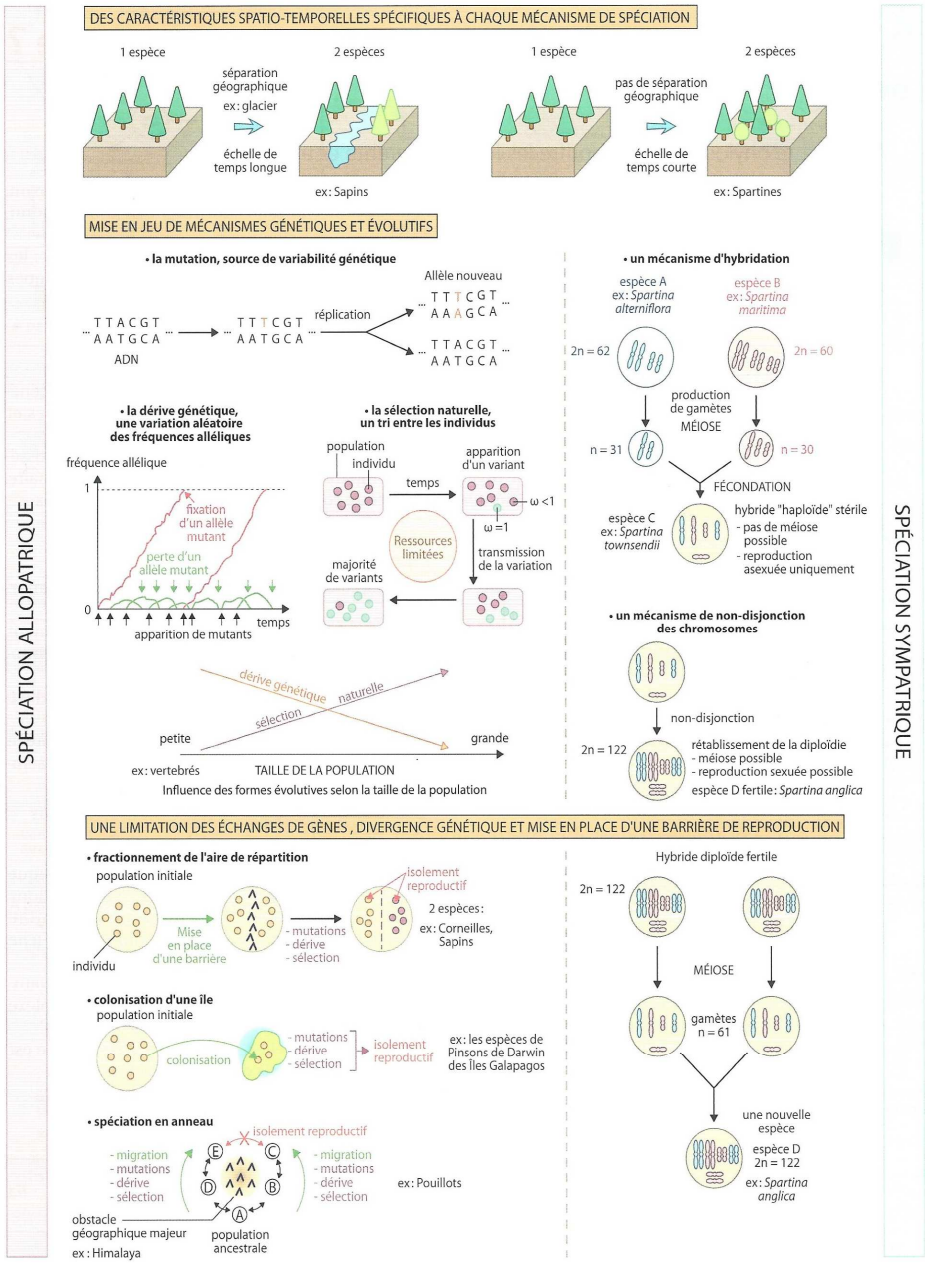


FIGURE 75. Les modalités de spéciation : vue d'ensemble. D'après SAINTPIERRE *et al.* (2018).

C. La notion d'évolution « réticulée » (= en réseau) : participation de l'hybridation, des transferts horizontaux et de l'endosymbiose à l'évolution (+ notion de « chimérisation des génomes »)

Les flèches partant des branches indiquent différents évènements de « fusion » ayant impliqué des individus des différents taxons dans le passé. Les traits pointillés verts matérialisent l'évolution conjointe des deux génomes mis en présence par l'endosymbiose. Les traits pointillés oranges matérialisent l'insertion des gènes dans le génome de l'espèce hôte.
D'après Selosse M.-A. (2011) *Pour la Science* **400**, 50-56

FIGURE 76. Arbre phylogénétique théorique montrant le caractère réticulé de l'évolution. D'après SEGARRA *et al.* (2015)

Transferts entre branches verticales :
-
-
-

Chimère :
« Chimérisation » des génomes :

Évolution « réticulée » :

Bilan (adapté du programme)	✓ Chez les **Eucaryotes**, les **isolements génétiques** liés à la **reproduction sexuée** permettent de **définir** des **espèces biologiques**. ✓ **D'autres définitions** de **l'espèce** sont utilisées. ✓ Les **transferts horizontaux** et les **hybridations** sont des **limites** à ces **isolements**. ✓ Les **espèces** ne sont **pas pérennes**.

D. L'évolution au long terme et les grands changements de plan d'organisation : quelques éclairages sur la macroévolution [*limite programme*]

1. Les apports de la paléontologie évolutive

a. Une évolution au rythme variable au cours de temps géologiques : crises biologiques et stases évolutives

α. Une évolution marquée par des crises biologiques entrecoupées de stases évolutives

β. Une évolution par à-coups ? La théorie des équilibres intermittents (équilibres « ponctués ») (Eldrege & Gould, 1972)

Théorie des équilibres « ponctués » = équilibres intermittents :

Les **discussions entre gradualistes** et **ponctualistes** continuent **aujourd'hui**. Des **faits bien documentés accréditent** les **deux théories** qui ne sont sans doute que deux **aspects d'une évolution** qui peut se dérouler selon des **modalités variables** en fonction des **situations**.

Remarque : ne pas confondre…

- **GRADISME** : ***positionnement qui utilise et reconnaît les grades (« paliers d'évolution ») en systématique et évolution.***
- **GRADUALISME** : ***positionnement sur les rythmes de l'évolution postulant que l'évolution est un processus lent et graduel.***

b. L'absence d'orientation de l'évolution et son caractère buissonnant

Tendance évolutive (concept périmé) :

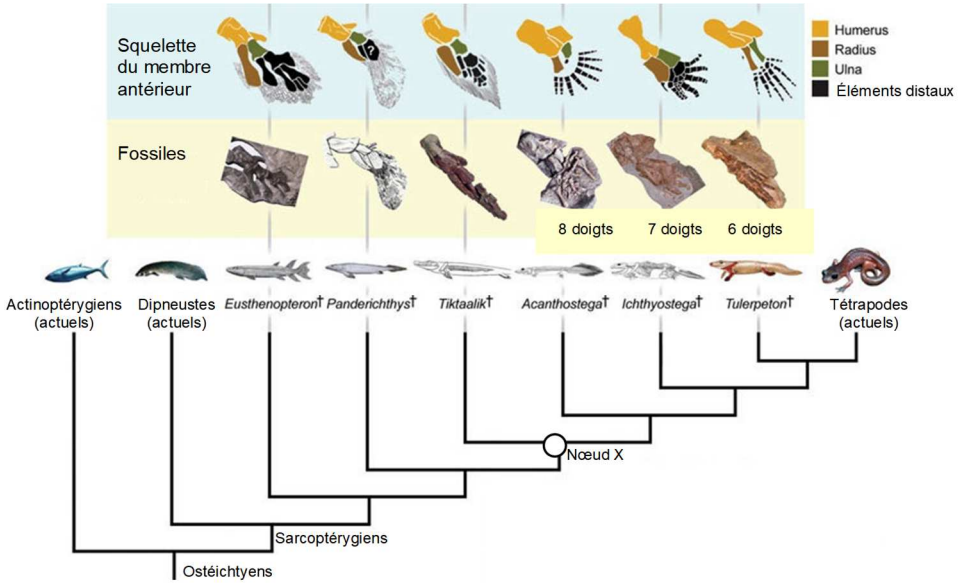
c. L'abandon des notions de « fossile vivant » ou encore de « chaînon manquant » et l'introduction du concept d'intermédiaire structural

α. Les fossiles vivants (espèces panchroniques), une conception ancienne et erronée

Espèce panchronique = fossile vivant (concept périmé) :

β. La recherche désespérante des « chaînons manquants »

γ. La notion d'intermédiaire structural



⮝ **FIGURE 80. La morphocline de l'appendice antérieur illustrée au travers de divers taxons principalement fossiles formant des intermédiaires structuraux.** *Geotimes.org* / K. PADIAN

Clines morphologiques = morphoclines :
Intermédiaires structuraux :

2. Les apports de l'évo-dévo, alliance de la biologie du développement et de la biologie évolutive

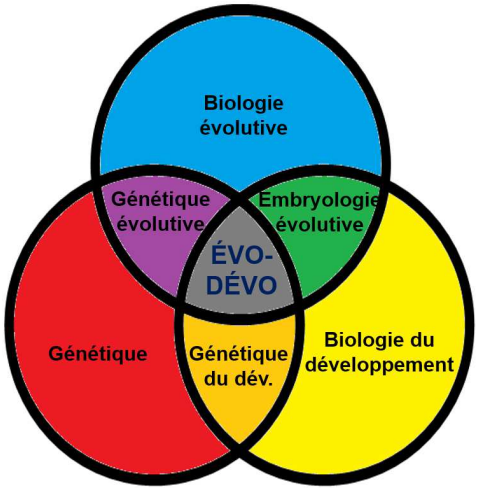
a. Positionnement de l'évo-dévo (= biologie évolutive du développement)

α. De l'embryologie comparée…

⮝ FIGURE 81. **Embryologie comparée de quelques Vertébrés.**
http://www.theonoptie.com/spip.php?article134 (consultation 2014)

β. … à la vision synthétique de l'évo-dévo

Biologie évolutive du développement = évo-dévo :



⮝ FIGURE 81. **Position disciplinaire de l'évo-dévo : une confluence entre évolution, développement et génétique.** Inspiré de M. MANUEL, Préparation à l'Agrégation, UPMC Paris 6

b. L'impact des variations de rythme dans le développement : les hétérochronies du développement

Hétérochronie du développement :

c. Le contrôle génétique du développement et l'évolution

Pour faire une fiche de révision : quelques pistes

Il est conseillé de maîtriser les **grandes lignes du plan**

*Le **plan** ne doit pas être perçu comme un carcan figé, ou comme un modèle de plan de dissertation à ré-utiliser en devoir, mais bien comme un **outil d'apprentissage et de structuration** des **concepts importants**. Vous pouvez en **recopier les grandes lignes** ou **annexer le plan du polycopié** directement.*

Il est conseillé de réaliser un **lexique des principales définitions**.

Il est conseillé de reproduire les **schémas (et tableaux) majeurs** :

Liste indicative.

- *Preuves de l'évolution*

La plupart des schémas a déjà été vue ailleurs !

- *Variation génétique*

La plupart des schémas a déjà été vue ailleurs !

° Typologie des **mutations ponctuelles**
° **Mésappariements**
° **Glissements de brins**
° **Dépurinations**
° **Dimère** de **thymines**
° **Activité auto-correctrice** de l'**ADN polymérase**
° **Excision-remplacement** de **base** / d'un **oligonucléotide**
(!) Connaître les **taux de mutation « standard »** et l'idée d'**horloge moléculaire**
° **Conséquences** des **mutations ponctuelles**
° **Duplication** par **CO inégal**
° **Remaniements chromosomiques**
° **Origine** méiotiques des **anomalies de caryotype**
[Aspects génétiques du brassage lié à la reproduction : à revoir]
[Biotechnologies : revoir **transformation bactérienne** / **conjugaison** / **transduction**]
° Bilan de la **variation génétique**
° Expérience de **Luria & Delbrück** [à savoir schématiser et expliquer]

- *Tri des variants dans les populations*

° **Migrations** (avec tortues… ou des ronds !)
° **Sélection naturelle** (avec tortues… ou des ronds… ou mieux les **Phalènes** sur leurs troncs colorés)
° **Travaux** sur les **Phalènes**
° ***Fitness*** : **définitions** et **tableau** (modification de l'équilibre de HW)
[Savoir expliquer la **favorisation de l'hétérozygotie** et **l'avantage du rare**]
[° **Sélection directionnelle** / **divergente** / **stabilisante**]
° **Expérience de Buri** [à savoir schématiser et expliquer]
° Impact de **l'effectif** sur la **vitesse de fixation** des **allèles** par **dérive**
° **Goulot d'étranglement** / **effet fondateur** (avec des ronds)
° Illustrer la **radiation des Mammifères** et **l'extinction des 'dinosaures'**

- *Nouveaux taxons (spéciation)*

° **Concepts** de **l'espèce** → déjà vus dans le chapitre 22
° Modalités d'**isolement reproducteur** (tableau – à simplifier ?)
° **Spéciation allopatrique (vicariante)**
° **Spéciation péripatrique** = par effet fondateur
° **Spéciation parapatrique**
° **Anneau de spéciation** : principe
° **Spéciation sympatrique** : exemple des **Spartines**
° **Phylogénie** en **miroir**
° **Schéma-bilan** de la spéciation
° **Évolution réticulée**

Vous devez en outre **savoir** / **pouvoir** :
° **Étudier** des **documents** en lien avec les **processus évolutifs** (voir TD 5.2)

Références

Alberts, B., A. Johnson, J. Lewis, M. Raff, K. Roberts & P. Walter (2004). *Biologie moléculaire de la cellule. Quatrième édition.* Traduction de la quatrième édition américaine (2002) par F. Le Sueur-Almosni. Flammarion, Paris. Première édition américaine 1983 (1986 1e édition française).
Allano, L. & A. Clamens (2000). *L'Évolution. Des faits aux mécanismes.* Ellipses, Paris.
Allano, L. & A. Clamens (2010). *Faits et mécanismes de l'évolution biologique.* Ellipses, Paris.
Benton & Harper (2009). *Introduction to Paleobiology anf Fossil Records.* Wiley Blackwell, NY, USA.
Berthet, J. (2006). *Dictionnaire de Biologie.* De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).
Boujard, D. (dir). B. Anselme, C. Cullin & Céline Raguénès-Nicol (2015). *Biologie cellulaire et moléculaire. Tout le cours en fiches. Licence. PACES. CAPES.* 2e édition (1e édition 2012), Dunod, Paris.
Breuil, M. (2007). *Biologie 1re année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
Breuil, M. (2009). *Biologie 2e année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
Bronner, G., A. Clamens & P. Lachaume (2017). *Exercices et problèmes corrigés en biologie évolutive.* Ellipses, Paris.
Brondex, F. (1999). *Évolution. Synthèse des faits et théories.* Dunod, Paris.
Callen, J.-C. (2005). *Biologie cellulaire. Des molécules aux organismes.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 1999).
Campbell, N. A. & J. B. Reece (2004). *Biologie.* De Boeck Université, Bruxelles, 2e édition (1e édition 1995).
[Campbell, N. A.], J. B. Reece, L. A. Ury, M. L. Cain, S. A. Wasseramn, P. V. Minorsky, R. B. Jackson (2012). *Campbell Biologie.* Adaptation française J. Faucher & R. Lachaîne. Pearson, Paris (4e edition).
Collectif (1988). *L'Adaptation.* Belin – Pour la Science, Paris.
Collectif (1985*a*). *L'Évolution.* Belin – Pour la Science, Paris.
Dautel, O. (dir.), A. Proust, M. Algrain, C. Bordi, A. Helme-Guizon, F. Saintpierre, M. Vabre & C. Boggio (2017). *Biologie Géologie BCPST 1re année.* Vuibert, Paris.
De Wever, P., B. David & D. Néraudeau (Coll. J. Broutin) (2010). *Paléobiosphère. Regards croisés des Sciences de la Vie et de la Terre.* Vuibert, Paris.
Denœud, J., T. Ferroir, O. Guipponi, H. Moreau, M. Paulhiac-Pison, M.-L. Pons & F. Tejedor (2011). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
Denœud, J., C. Godinot, O. Guipponi, H. Moreau, M. Paulhiac-Pison & F. Tejedor (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
Denœud, J., C. Godinot, O. Guipponi, H. Moreau, M. Paulhiac-Pison, M.-L. Pons & F. Tejedor (2014). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
Godinot, C., H. Moreau, M. Paulhiac-Pison & F. Tejedor (2010). *Biologie-Géologie 1re année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
Hall, B. K. & B. Hallgrimsson (2008). *Strickberger's evolution.* Jones and Bartlett, Sudbury, MA (USA), 4e édition (1e édition par M. W. Strickberger 1990).
Harry, M. (2008). *Génétique moléculaire et évolutive.* Maloine, Paris, 2e édition (1e édition 2001).
Lafon, C. (2003). *La biologie autrement. 100 questions de synthèse.* Ellipses, Paris.
Latruffe, N. (dir.), F. Bleicher-Bardetti, B. Duclos & J. Vamecq (2014). *Biochimie. Tout le cours en fiches. Licence. PACES-UE1. CAPES.* Dunod, Paris.
Lecointre, G. (dir.) (2004). *Comprendre et enseigner la classification du vivant.* Belin, Paris.
Lecointre, G. (dir.), C. Fortin, G. Guillot & M.-L. Le Louarn-Bonnet (2009). *Guide critique de l'évolution.* Belin, Paris.
Lecointre, G. & H. Le Guyader (2001). *Classification phylogénétique du vivant.* Illustrations D. Visset. Belin, Paris.
Lecointre, G. & H. Le Guyader (2009). *Classification phylogénétique du vivant.* Illustrations D. Visset. Belin, Paris, 3e édition (1e édition 2001).
Lecointre, G. & H. Le Guyader (2013). *Classification phylogénétique du vivant. Tome 2. Plantes à fleurs. Cnidaires. Insectes. Squamates. Oiseaux. Téléostéens.* Belin, Paris.
Lecointre, G. & H. Le Guyader (2016). *Classification phylogénétique du vivant. Tome 1.* 4e édition (1e édition 2001), Belin, Paris.
Lecointre, G. & H. Le Guyader (2017). *Classification phylogénétique du vivant. Tome 2.* 4e édition (1e édition 2001), Belin, Paris.
Lethiers, F. (1998). *Évolution de la biosphère et événements géologiques.* Overseas Publishers Association, Amsterdam (NL). Diffusion Gordon and Breach (Archives contemporaines), Paris.
Le Guyader, H. (dir.) (1998). *L'Évolution.* Belin-Pour la Science, Paris.
Lizeaux, C., D. Baude (dir.), V. Audebert, C. Brunet, G. Gutjahr, Y. Jusserand, A. Mathevet, P. Pillot, S. Rabouin & A. Vareille, 2008. *SVT Sciences de la Vie et de la Terre Terminale S. Enseignement obligatoire.* Bordas, Paris.
Lodé, T. (1998). *Cours de génétique des populations.* Ellipses, Paris.
Meyer, S., C. Reeb & R. Bosdeveix (2008). *Botanique. Biologie et physiologie végétales.* Maloine, Paris, 2e édition (1e édition 2004).
Morère, J.-L., R. Pujol (coord.), J.-C. Callen, L. Chesnoy, J.-P. Dupont, A.-M. Gibert-Tangapregassom, G. Ricou, N. Touzet (dir.) et colloborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie.* Frison-Roche, Paris.
Peycru, P. (dir.), J.-F. Fogelgesang, D. Grandperrin, B. Augère, J.-C. Baehr, C. Perrier, J.-M. Dupin & C. van der Rest (2010*a*). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 2e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1e édition 2006).
Peycru, P. (dir.), J.-C. Baehr, F. Cariou, D. Grandperrin, C. Perrier, J.-F. Fogelgesang & J.-M. Dupin (2010*b*). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2007).
Peycru, P., D. Grandperrin, C. Perrier (dir.), B. Augère, T. Darribère, J.-M. Dupin, C. Escuyer J.-F. Fogelgesang, & C. van der Rest (2013). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2006).
Peycru, P., D. Grandperrin, C. Perrier (dir.), B. Augère, J.-F. Beaux, F. Cariou, P. Carrère, T. Darribère, J.-M. Dupin, C. Escuyer, J.-F. Fogelgesang, S. Maury, É. Quéinnec, E. Salgueiro & C. van der Rest (2014). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2007).
Poulizac, J.-A. (1999). *La variabilité génétique.* Ellipses, Paris.
Pray, L. (2008). DNA replication and causes of mutation. *Nature Education*, **1** (1) : 214.
Raven, P. H., G. B. Johnson, J. B. Losos, S. S. Singer (2007). *Biologie.* De Boeck, Bruxelles.
Richard, D. (dir.), P. Chevalet, S. Fournel, N. Giraud, F. Gros, P. Laurenti, F. Pradère & T. Soubaya (2012). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2010).
Ridley, M. (1997). *Évolution.* De Boeck, Bruxelles, traduction de la 2e édition américaine (1996).
Ridley, M. (2004). *Evolution.* Blackwell, Malden, MA, USA, 3e édition (1e édition 1993).
Saintpierre, F., C. Bordi (dir.), M. Algrain, Y. Krauss, I. Mollière & H. Clauce (2017). *Mémento Biologie BCPST 1re et 2e années.* Vuibert, Paris.
Segarra, J. (dir.), É. Chauvet, C. Colson-Proch, M. Huille, M. Labrousse, F. Louet, F. Metz & E. Piètre (2014). *Biologie BCPST 1re année.* Ellipses, Paris.
Segarra, J., E. Piètre (dir.), G. Bailly, O. Chassaing, D. Favre, T. Jean, F. Metz & C. Meunier (2015). *Biologie BCPST 2e année.* Ellipses, Paris.
Solignac, M., G. Periquet, D. Anxolabéhère & C. Petit (1995*a*). *Génétique et évolution. Tome I. La variation, les gènes dans les populations.* Hermann, Paris.
Solignac, M., G. Periquet, D. Anxolabéhère & C. Petit (1995*b*). *Génétique et évolution. Tome II. L'espèce, l'évolution moléculaire.* Hermann, Paris.
Stearns, S. C. & R. F. Hoekstra (2005). *Evolution : an introduction.* Oxford University Press, Oxford (UK), 2e édition (1e édition 2000).
Thomas, F., T. Lefèvre & M. Raymond (dir.) (2010). *Biologie évolutive.* De Boeck, Bruxelles.
Vignais, P. (2001). *La Biologie des origines à nos jours. Une Histoire des idées et des hommes.* « Grenoble Sciences », EDP Sciences, Les Ulis.
Vignais, P. (2006). *Science expérimentale et connaissance du Vivant. La Méthode et les concepts.* « Grenoble Sciences », EDP Sciences, Les Ulis.

Plan du chapitre

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 2

I. L'évolution, une évidence scientifique : quelques preuves de l'évolution 3
A. L'unité et la diversité du vivant 3
1. L'unité du vivant 3
a. L'unité constitutive : une même composition chimique 3
b. L'unité structurale de base : la cellule 3
c. L'unité thermodynamique et métabolique 3
α. Activité, variabilité et stabilité des systèmes biologiques 3
β. Le métabolisme 4
d. L'unité physiologique : les grandes fonctions du vivant 4
α. Les fonctions de relation 4
β. Les fonctions de nutrition 4
γ. Les fonctions de reproduction 4
e. L'unité génétique 5
α. L'ADN, support universel de l'information génétique 5
β. Des mécanismes d'expression et de régulation semblables 5
γ. Une information héréditaire 5
δ. Une information présentant une certaine variabilité 5
i. Les recombinaisons (= réassociations) génétiques 5
ii. La production de nouveauté génétique : mutation au sens le plus large 5
f. L'unité reproductive et ontogénétique 6
α. La reproduction, un fondement de la nature du vivant 6
β. Une édification de l'organisme par le développement 6
g. L'unité de certains plans d'organisation 7
2. La diversité, une autre caractéristique du vivant 7
a. La biodiversité : une diversité biologique envisagée à trois échelles 7
b. Une diversité spécifique classée par les systématiciens 7
B. Des données issues de la géologie et de la paléontologie 8
1. Le temps long 8
2. Les données paléontologiques 8
a. La succession des formes vivantes au cours des temps géologiques 8
b. L'existence de caractères intermédiaires et d'intermédiaires structuraux 8
c. « L'observation » de spéciations dans les séries sédimentaires très continues 9
C. Des données de l'observation et des données expérimentales : l'évolution en action 9
1. La sélectionnabilité du vivant : mise en évidence par la sélection artificielle 9
2. L'action de la sélection naturelle dans la microévolution 9
a. L'exemple historique du mélanisme industriel chez la Phalène du Boulot 9
b. Les phénomènes de résistance : cas des Bactéries (résistance aux antibiotiques) ou des ravageurs (résistance aux pesticides) 10
3. Des spéciations récentes ou en cours 11
a. Une mise en évidence d'isolement reproducteur au sein d'une population : exemple des Drosophiles (Dodd, 1989) 11
b. Les polyploïdisations végétales : exemple historique des Blés 11
c. Les espèces en anneaux : des continuums de populations contiguës interfécondes mais isolées reproductivement dans le cas des populations éloignées 11
d. Des spéciations récentes observées et étudiées par les scientifiques 12
α. Les Souris de Madère 12
β. Les Drosophiles hawaïennes 12
γ. Les Moustiques du métro londonien 13
D. L'évolution : un paradigme central et fédérateur des savoirs en sciences de la vie 13

II. L'évolution, un processus initié par la variation génétique 15
A. Panorama de la diversité des innovations génétiques 15
1. Les mutations ponctuelles, des modifications génétiques aléatoires généralement corrigés mais pouvant être transmises 15
a. Définition d'une mutation ponctuelle 15
b. Typologie des mutations ponctuelles : insertions (= additions), délétions, substitutions 15
c. Des modifications locales de la séquence nucléotidique qui peuvent apparaître lors de la réplication ou du stockage de l'ADN 15
α. Des mutations ponctuelles qui peuvent apparaître lors de la réplication de l'ADN 15
i. L'exemple des mésappariements dus à la tautomérie des bases azotées 15
ii. Insertions ou délétions par glissement de brins 16
β. Des mutations ponctuelles qui peuvent apparaître lors du stockage de l'ADN de manière spontanée ou induite 16
i. Un exemple d'altération chimique pouvant engendrer une mutation spontanée : la dépurination 16
ii. Un exemple d'altération de l'ADN engendrée par le rayonnement UV (un agent mutagène) et pouvant susciter une mutation induite : la dimérisation de thymines 17
d. Des modifications locales de la séquence nucléotidique qui sont souvent corrigées par des systèmes enzymatiques de réparation de l'ADN 17
α. Des erreurs de réplication corrigées au moment même de la réplication : l'activité auto-correctrice des ADN polymérases (activité exonucléasique) 17
β. Une correction des altérations de l'ADN hors réplication impliquant des endonucléases 17
γ. Des corrections hors réplication pouvant recourir à des mécanismes particuliers : l'exemple de la dé-dimérisation de thymines 18
i. Une possibilité de réversion directe 18
ii. Une possibilité de réversion par la photolyase 18
e. Des modifications locales de la séquence nucléotidique aléatoires et à la fréquence variable 19
f. Des modifications locales de la séquence nucléotidique qui peuvent avoir des conséquences cellulaires et se répandre dans les populations 20
α. Des mutations classables selon leur effet sur l'information génétique : mutations faux-sens, non-sens, neutres… 20
β. Des mutations qui sont forcément transmises à la descendance chez les Bactéries (ou d'autres unicellulaires) mais pas forcément chez les pluricellulaires 20
γ. Des mutations qui se répandent ou non dans les populations sous l'effet de la sélection naturelle et de la dérive génétique 20
2. Les mutations étendues (= chromosomiques) et les modifications du caryotype 20
a. Rappels : notion de caryotype et caryotypes normaux 20
α. Notion de caryotype 20
β. Des caryotypes diploïdes normaux humains 21
b. La méiose, un processus pouvant générer des remaniements chromosomiques (= mutations chromosomiques au sens strict) 21
α. Les *crossing-over* inégaux, un processus permettant la duplication de gènes 21
β. Les *crossing-over* inégaux ou anormaux, un processus permettant des remaniements chromosomiques d'ampleur : fissions, insertions, délétions, inversions, translocations 22
c. La méiose, un processus pouvant générer des modifications du caryotype 23
α. Les aneuploïdies, des caryotypes anormaux provenant souvent de non-disjonctions de chromosomes homologues ou de chromatides lors de la méiose 23
β. Les euploïdies, des modifications caryotypes affectant le nombre total de paires de chromosomes 24
3. Méiose et fécondation, des processus générateurs de recombinaisons (= réassociations) génétiques dans le cadre de la sexualité 24

a. La méiose, un processus où un brassage génétique permet la production d'une recombinaison génétique 24
α. Notions de recombinaison génétique et de brassage génétique 24
β. Un brassage interchromosomique lors de l'anaphase I assurant une répartition aléatoire des chromosomes paternels et maternels 24
γ. Un brassage intrachromosomique lors de la prophase I 25
i. Les *crossing-over* (CO) : des échanges habituellement réciproques de portions de chromatides entre chromosomes appariés en prophase I 25
ii. Un processus permis par le complexe synaptonémal et le nodule de recombinaison 25
iii. Un processus non aléatoire qui a lieu au niveau de zones préférentielles : les points chauds de recombinaison 25
δ. Bilan : les cellules issues de la méiose, des cellules haploïdes génétiquement originales porteuses de combinaisons alléliques uniques 26
b. Quelques aspects génétiques de la fécondation croisée 26
α. La fécondation, source de variabilité : la production d'une combinaison génétique diploïde nouvelle par réunion de gamètes originaux 26
β. La fécondation, source de stabilité : la restauration de la diploïdie 26
4. Des réassociations génétiques entre organismes sans lien de filiation : les transferts horizontaux de gènes 27
a. Définition 27
b. Chez les Bactéries : transformation, transduction, conjugaison 27
c. Chez les Eucaryotes : un processus rare mais existant à l'échelle évolutive 27
5. Bilan : les processus générateurs de diversité 27
B. Les mutations ponctuelles, un processus aléatoire : mise en évidence chez les Bactéries (expérience de LURIA & DELBRÜCK, 1943) 29
1. Les constats de départ : l'apparition d'une résistance aux phages chez les Bactéries 29
2. Les hypothèses testées : mutation induite ou spontanée 29
3. La réalisation de l'expérience 30
4. Des résultats démontrant le caractère spontané et donc aléatoire de la mutation 30
5. Extrapolation : la transmissibilité de la variation génétique, point de départ à l'action des forces évolutives 30

III. L'évolution, un processus de tri des variants par la sélection naturelle et la dérive génétique 31
A. L'évolution des populations, une variation du polymorphisme due à quatre forces évolutives 31
a. La variation génétique (mutation au sens le plus large) : un phénomène rare et générateur de diversité 31
b. Les migrations : des déplacements d'individus entre populations qui génèrent des flux alléliques 31
c. La sélection naturelle : un tri des variants selon leur adaptation au milieu 31
d. La dérive génétique : une fixation des allèles au hasard 32
B. La sélection naturelle, un tri orienté parmi des variants en fonction de leur adaptation au milieu 32
1. Mise en évidence : le mélanisme industriel de la Phalène du Bouleau 32
a. Un constat ancien : la prévalence de la forme sombre dans les régions industrielles au tronc noirci 32
b. Confirmation du phénomène et du rôle de la prédation : expériences de KETTLEWELL (1953, 1955) 32
c. Une disparition de la forme mélanique en lien avec la dépollution industrielle à partir des années 1960 32
2. La sélection, une force évolutive quantifiable par la valeur sélective (= *fitness*) 33
a. La *fitness* individuelle, un différentiel de succès reproducteur entre les individus 33
b. La *fitness* génotypique, une quantification de l'écart à l'équilibre de HARDY-WEINBERG 33
c. Les *fitness*, des grandeurs qui dépendent des conditions du milieu à un moment donné 33
3. Les types de sélection et leur action sur le polymorphisme 33
a. La sélection directionnelle : une réduction du polymorphisme 33
b. La sélection balancée : un maintien du polymorphisme 33
α. La favorisation de l'hétérozygotie : la superdominance (exemple de la drépanocytose et du paludisme chez l'Homme) 34
β. L'avantage du rare ou du fréquent : la sélection fréquence-dépendante (cas du *sex-ratio*) 34
c. L'action de la sélection sur les traits quantitatifs : sélections directionnelle, stabilisante (= purifiante) ou disruptive (= divergente) 34
4. Les niveaux de sélection 35
a. Au niveau de l'individu 35
b. Au niveau du gène (théorie du gène égoïste) 35
c. Au niveau du groupe ? 35
5. Discussion du caractère adaptatif de l'évolution 35
a. La notion d'adaptation : une structure ou mécanisme conférant un avantage et conservé par la sélection naturelle 35
b. Un exemple d'adaptation célèbre : le bec des Géospizes des Galápagos (« Pinsons de DARWIN ») 35
c. L'adaptationnisme, un piège intellectuel : la notion d'exaptation 36
d. Les convergences évolutives, résultat de l'évolution adaptative en lien avec la théorie de la niche écologique 36
α. Les convergences évolutives, une acquisition indépendante de caractères semblables 37
β. Une explication souvent avancée : la théorie de la niche écologique 37
C. La dérive génétique, un tri aléatoire des variants 38
1. Mise en évidence chez les Drosophiles par l'expérience de BURI (1956) 38
a. Une étude mené sur un caractère non soumis à la sélection : la couleur des yeux des Drosophiles 38
b. Des résultats montrant une transmission au hasard des allèles par dérive génétique 39
2. Un processus qui serait majeur à l'échelle moléculaire : la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire (KIMURA, 1968) 39
3. Un processus qui agit notamment et plus rapidement sur les populations à faible effectif 39
a. L'impact de la taille des populations et la notion d'effectif efficace (ensemble des individus reproductivement actifs) 39
b. Deux situations de réduction de taille de population et de réduction du *pool* allélique où la dérive est ensuite très active 41
α. Un événement de réduction drastique de la taille (et ainsi du pool génétique) de la population : le goulot d'étranglement (effet *bottleneck*) 41
β. La fondation d'une nouvelle population après conquête par un petit nombre d'individus d'un nouveau territoire : l'effet fondateur (= effet de fondation) 41
4. Dérive et sélection : un équilibre ? 42
5. Une dérive de la biodiversité à l'échelle des temps géologiques ? la dérive phylogénétique (l'exemple de la crise Crétacé-Tertiaire) 42
a. L'exemple de la crise Crétacé-Tertiaire : extinction des 'dinosaures' et radiation des Mammifères (et des Oiseaux) occupant des niches écologiques semblables 42
b. La notion de dérive phylogénétique 44

IV. L'évolution, un processus qui conduit à la genèse de nouveaux taxons 45
A. L'espèce, un concept objectif ? 45
1. Une discussion ancienne… et insoluble 45
2. Le concept biologique, une définition fréquemment avancée 45
a. Un concept basé sur l'interfécondité des individus conspécifiques et l'isolement reproducteur des autres populations 45
b. Un concept pas toujours applicable : les limites 45

α. La difficulté de vérifier expérimentalement l'isolement reproducteur 45
β. L'inapplicabilité aux espèces à reproduction asexuée prédominante ainsi qu'aux procaryotes 45
γ. L'inapplicabilité aux fossiles 45
δ. L'existence d'hybrides interspécifiques fertiles 45
ε. La possibilité de transferts horizontaux, parfois entre espèces éloignées 45
c. La parasexualité bactérienne (transferts génétiques horizontaux), un outil d'approche d'une définition de l'espèce procaryote ? 47
3. Le concept morphologique (= phénotypique), définition la plus utilisée dans la pratique 47
a. Un concept basé sur la ressemblance morpho-anatomique 47
b. Un concept qui présente des difficultés : les limites 47
α. Un concept qui ne permet pas de distinguer les espèces jumelles 47
β. Un concept qui peut conduire à séparer artificiellement des espèces à forte variation intraspécifique 47
γ. Un concept qui contient une subjectivité d'appréciation intrinsèque, malgré l'existence aujourd'hui d'approches biométriques rigoureuses 47
4. D'autres conceptions 48
a. Le concept phylogénétique (= évolutif), un concept basé sur le critère de descendance assez peu opérationnel dans la pratique 48
b. Le concept écologique, un concept basé sur la niche écologique qui est elle-même une notion difficile à circonscrire 48
B. La genèse de nouvelles espèces : la spéciation 48
1. La nécessité d'un isolement reproducteur 48
a. Un isolement entraînant généralement l'impossibilité de produire un zygote : l'isolement prézygotique 48
α. Une impossibilité de rencontre des partenaires sexuels : l'isolement précopulatoire 48
i. L'isolement géographique : la vicariance 49
ii. L'isolement écologique 49
iii. L'isolement temporel 49
iv. L'isolement comportemental 49
v. L'isolement mécanique 49
β. Une possibilité de copulation mais sans possibilité de fécondation : l'isolement post-copulatoire 49
b. L'impossibilité de produire des hybrides fertiles et/ou viables : l'isolement postzygotique 49
2. Les modalités de spéciation 49
a. La spéciation par séparation géographique : la spéciation allopatrique (au sens large) 49
α. La spéciation par séparation géographique prolongée de deux grands ensembles de populations : la spéciation par vicariance ou spéciation allopatrique au sens strict (exemple : Écureuils américains) 49
β. La spéciation par effet fondateur : la spéciation péripatrique (exemples : Moustiques du métro londonien, Drosophiles hawaïennes, Souris de Madère…) 49
γ. La spéciation avec zone étroite de cohabitation et d'hybridation entre les entités : la spéciation parapatrique (exemple des Corneilles européennes) 50
δ. Un cas particulier (inclassable ?) de spéciation allopatrique partielle et en cours : les espèces en anneaux (= anneaux de spéciation) (exemple : Pouillot verdâtre) 51
b. La spéciation sans séparation géographique : la spéciation sympatrique 52
α. Une modalité de spéciation qui repose souvent sur un isolement pré-zygotique 52
β. Une possibilité de spéciation sympatrique par modification du caryotype 52
i. La possibilité d'une variation du nombre de chromosomes par fissions ou fusion de chromosomes (exemple des Souris de Madère) 52
ii. La possibilité de polyploïdisations : autopolyploïdisations et polyploïdisations par hybridation (allopolyploïdisations) (exemple des Spartines européennes) 53
c. L'action des relations interspécifiques (notamment les relations étroites) sur l'évolution et la notion de coévolution 53
α. Mise en évidence de cospéciations par les phylogénies en miroir (= cophylogénies) 53
β. La coévolution, résultat d'une pression de sélection mutuelle entre organismes en interaction 54
γ. Course aux armements et théorie de la Reine rouge 54
C. La notion d'évolution « réticulée » (= en réseau) : participation de l'hybridation, des transferts horizontaux et de l'endosymbiose à l'évolution (+ notion de « chimérisation des génomes ») 55
D. L'évolution au long terme et les grands changements de plan d'organisation : quelques éclairages sur la macroévolution [*limite programme*] 56
1. Les apports de la paléontologie évolutive 56
a. Une évolution au rythme variable au cours de temps géologiques : crises biologiques et stases évolutives 56
α. Une évolution marquée par des crises biologiques entrecoupées de stases évolutives 56
β. Une évolution par à-coups ? La théorie des équilibres intermittents (équilibres « ponctués ») (ELDREGE & GOULD, 1972) 56
b. L'absence d'orientation de l'évolution et son caractère buissonnant 58
c. L'abandon des notions de « fossile vivant » ou encore de « chaînon manquant » et l'introduction du concept d'intermédiaire structural 58
α. Les fossiles vivants (espèces panchroniques), une conception ancienne et erronée 58
β. La recherche désespérante des « chaînons manquants » 58
γ. La notion d'intermédiaire structural 59
2. Les apports de l'évo-dévo, alliance de la biologie du développement et de la biologie évolutive 59
a. Positionnement de l'évo-dévo (= biologie évolutive du développement) 59
α. De l'embryologie comparée… 59
β. … à la vision synthétique de l'évo-dévo 60
b. L'impact des variations de rythme dans le développement : les hétérochronies du développement 60
c. Le contrôle génétique du développement et l'évolution 61

Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 61
Références 62
Plan du chapitre 63
Plan simplifié du chapitre 66
Plan très simplifié du chapitre 67

Plan simplifié du chapitre

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 2

I. L'évolution, une évidence scientifique : quelques preuves de l'évolution 3
A. L'unité et la diversité du vivant 3
1. L'unité du vivant 3
2. La diversité, une autre caractéristique du vivant 7
B. Des données issues de la géologie et de la paléontologie 8
1. Le temps long 8
2. Les données paléontologiques 8
C. Des données de l'observation et des données expérimentales : l'évolution en action 9
1. La sélectionnabilité du vivant : mise en évidence par la sélection artificielle 9
2. L'action de la sélection naturelle dans la microévolution 9
3. Des spéciations récentes ou en cours 11
D. L'évolution : un paradigme central et fédérateur des savoirs en sciences de la vie 13

II. L'évolution, un processus initié par la variation génétique 15
A. Panorama de la diversité des innovations génétiques 15
1. Les mutations ponctuelles, des modifications génétiques aléatoires généralement corrigés mais pouvant être transmises 15
2. Les mutations étendues (= chromosomiques) et les modifications du caryotype 20
3. Méiose et fécondation, des processus générateurs de recombinaisons (= réassociations) génétiques dans le cadre de la sexualité 24
4. Des réassociations génétiques entre organismes sans lien de filiation : les transferts horizontaux de gènes 27
5. Bilan : les processus générateurs de diversité 27
B. Les mutations ponctuelles, un processus aléatoire : mise en évidence chez les Bactéries (expérience de LURIA & DELBRÜCK, 1943) 29
1. Les constats de départ : l'apparition d'une résistance aux phages chez les Bactéries 29
2. Les hypothèses testées : mutation induite ou spontanée 29
3. La réalisation de l'expérience 30
4. Des résultats démontrant le caractère spontané et donc aléatoire de la mutation 30
5. Extrapolation : la transmissibilité de la variation génétique, point de départ à l'action des forces évolutives 30

III. L'évolution, un processus de tri des variants par la sélection naturelle et la dérive génétique 31
A. L'évolution des populations, une variation du polymorphisme due à quatre forces évolutives 31
B. La sélection naturelle, un tri orienté parmi des variants en fonction de leur adaptation au milieu 32
1. Mise en évidence : le mélanisme industriel de la Phalène du Bouleau 32
2. La sélection, une force évolutive quantifiable par la valeur sélective (= *fitness*) 33
3. Les types de sélection et leur action sur le polymorphisme 33
4. Les niveaux de sélection 35
5. Discussion du caractère adaptatif de l'évolution 35
C. La dérive génétique, un tri aléatoire des variants 38
1. Mise en évidence chez les Drosophiles par l'expérience de BURI (1956) 38
2. Un processus qui serait majeur à l'échelle moléculaire : la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire (KIMURA, 1968) 39
3. Un processus qui agit notamment et plus rapidement sur les populations à faible effectif 39
4. Dérive et sélection : un équilibre ? 42
5. Une dérive de la biodiversité à l'échelle des temps géologiques ? la dérive phylogénétique (l'exemple de la crise Crétacé-Tertiaire) 42

IV. L'évolution, un processus qui conduit à la genèse de nouveaux taxons 45
A. L'espèce, un concept objectif ? 45
1. Une discussion ancienne… et insoluble 45
2. Le concept biologique, une définition fréquemment avancée 45
3. Le concept morphologique (= phénotypique), définition la plus utilisée dans la pratique 47
4. D'autres conceptions 48
B. La genèse de nouvelles espèces : la spéciation 48
1. La nécessité d'un isolement reproducteur 48
2. Les modalités de spéciation 49
C. La notion d'évolution « réticulée » (= en réseau) : participation de l'hybridation, des transferts horizontaux et de l'endosymbiose à l'évolution (+ notion de « chimérisation des génomes ») 55
D. L'évolution au long terme et les grands changements de plan d'organisation : quelques éclairages sur la macroévolution [*limite programme*] 56
1. Les apports de la paléontologie évolutive 56
2. Les apports de l'évo-dévo, alliance de la biologie du développement et de la biologie évolutive 59

Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 61
Références 62
Plan du chapitre 63
Plan simplifié du chapitre 66
Plan très simplifié du chapitre 67

Plan très simplifié du chapitre

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 2

I. L'évolution, une évidence scientifique : quelques preuves de l'évolution 3
- **A. L'unité et la diversité du vivant** 3
- **B. Des données issues de la géologie et de la paléontologie** 8
- **C. Des données de l'observation et des données expérimentales : l'évolution en action** 9
- **D. L'évolution : un paradigme central et fédérateur des savoirs en sciences de la vie** 13

II. L'évolution, un processus initié par la variation génétique 15
- **A. Panorama de la diversité des innovations génétiques** 15
- **B. Les mutations ponctuelles, un processus aléatoire : mise en évidence chez les Bactéries (expérience de LURIA & DELBRÜCK, 1943)** 29

III. L'évolution, un processus de tri des variants par la sélection naturelle et la dérive génétique 31
- **A. L'évolution des populations, une variation du polymorphisme due à quatre forces évolutives** 31
- **B. La sélection naturelle, un tri orienté parmi des variants en fonction de leur adaptation au milieu** 32
- **C. La dérive génétique, un tri aléatoire des variants** 38

IV. L'évolution, un processus qui conduit à la genèse de nouveaux taxons 45
- **A. L'espèce, un concept objectif ?** 45
- **B. La genèse de nouvelles espèces : la spéciation** 48
- **C. La notion d'évolution « réticulée » (= en réseau) : participation de l'hybridation, des transferts horizontaux et de l'endosymbiose à l'évolution (+ notion de « chimérisation des génomes »)** 55
- **D. L'évolution au long terme et les grands changements de plan d'organisation : quelques éclairages sur la macroévolution [*limite programme*]** 56

Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 61
Références 62
Plan du chapitre 63
Plan simplifié du chapitre 66
Plan très simplifié du chapitre 67

© Tanguy JEAN. Les textes et les figures originales sont la propriété de l'auteur. Les figures extraites d'autres sources restent évidemment la propriété des auteurs ou éditeurs originaux.
Document produit en avril 2019 • Dernière actualisation : mai 2021.
Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com
Adresse de téléchargement : https://www.svt-tanguy-jean.com/

Ces données sont placées sous licence *Creative Commons Attribution – Pas d'Utilisation commerciale 4.0 CC BY NC* qui autorise la reproduction et la diffusion du document, à condition d'en citer explicitement la source et de ne pas en faire d'utilisation commerciale.