





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 °°

<u>Partie 5</u>. Biologie évolutive >> Cours <<

Chapitre 21

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.

La dérive exerce un tri aléatoire dépendant de la taille des populations, et est la seule à agir sur les traits neutres. 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).

montrer que la valeur sélective d'un trait génétique

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.

- 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.

- sympatrique, cf. les Spartina européennes et un exemple allopatrique);
 discuter, pour les Eucaryotes, la notion d'hybridation
- dans le contexte de l'espèce biologique.

- manipuler deux exemples de spéciation (un exemple

- 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

Nous l'avons vu tout au long du programme de Sciences de la vie, le Vivant se caractérise à la fois par son unité (nombreux points communs) et sa diversité qui s'expliquent conjointement par un processus de diversification du vivant qui aboutit à l'apparition de nouveaux taxons à partir d'organismes pré-existants que l'on nomme évolution biologique.

Ce qui est aujourd'hui une évidence scientifique qui met en cohérence tous les savoirs biologiques connus (d'où la phrase de DOBZHANSKY citée ci-dessus) s'est progressivement imposé à la communauté scientifique notamment lors du XIXe siècle, s'enrichissant et se confirmant au XXe siècle à mesure que progressaient les connaissances dans tous les domaines des sciences de la vie (figure 1). On retiendra l'étape décisive qu'a constitué la publication de *L'Origine des Espèces* par le Britannique Charles DARWIN (1809-1882) en 1859.

Dans ce chapitre, on se propose d'éclairer certains mécanismes évolutifs.

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

Les personnes désireuses de **compléter leurs connaissances** sur ce sujet peuvent consulter mes cours de Capes :

- Mon cours sur la variation génétique :
 - Plan: https://www.svt-tanguy-jean.com/uploads/1/2/0/4/120408978/capes-genetique-t-jean-plan2.pdf
 - **Diaporama**: https://www.svt-tanguy-jean.com/uploads/1/2/0/4/120408978/capes-genetique-t-jean.pdf
- Mon cours sur les <u>mécanismes de l'évolution</u> (comportant notamment un fort développement sur l'histoire des sciences) :
 - **Plan**: https://www.svt-tanguy-jean.com/uploads/1/2/0/4/120408978/capes-evolution2-t-jean-plan.pdf
 - Diaporama: https://www.svt-tanguy-jean.com/uploads/1/2/0/4/120408978/capes-evolution2-t-jean.pdf

	1686	John Ray La première définition de l'espèce par l'isolement reproducteur
	1748-1789	Buffon (Georges-Louis Leclerc comte de Buffon) La notion d'espèce, la biogéographie et l'âge de la Terre
	1800	Lamarck (Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet chevalier de Lamarck) Le transformisme
	1812	Georges Cuvier L'anatomie comparée
	1818	Étienne Geoffroy Saint-Hilaire La notion d'homologie
	1859	Charles Darwin L'évolution des espèces par la sélection naturelle
	1885	Auguste Weismann La réfutation de l'hérédité des caractères acquis
	1894	Georges J. Romanes Le néodarwinisme : le darwinisme sans l'hérédité des caractères acquis
	1901	Hugo de Vries Le mutationnisme
	1930-1932	Ronald A. Fischer, Sewal Wright, John B. S. Haldane La génétique des populations
	1947	Theodosius Dobzhansky, Ernst Mayr, Georges G. Simpson, Georges L. Stebbins La théorie synthétique de l'évolution, explication de l'origine de la biodiversité
	1965-1983	Motoo Kimura La théorie neutraliste de l'évolution moléculaire
Į	1972	Nilse Eldredge et Stephen J. Gould Le modèle des équilibres ponctués
	1999	Corey S. Goodman et Bridget C. Coughlin L'évo-dévo

1000

John Day

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

A 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

 Voyons d'abord pourquoi l'évolution est l'explication unanimement acceptée par les biologistes de la diversité du vivant au travers de quelques arguments.

A. L'unité et la diversité du vivant

On rappelle ici de **nombreuses notions déjà abordées** dans le **Complément Bl01**en **tout début de prépa** et détaillées par **l'ensemble du programme**!

1. L'unité du vivant

• On peut définir un être vivant comme une entité matérielle dont l'unité de base est la cellule, capable d'échanger de la matière et de l'énergie avec son environnement et de se reproduire seul ou avec un partenaire, transmettant une information héréditaire (codée par de l'ADN) à sa descendance.

a. L'unité constitutive : une même composition chimique

 Tous les êtres vivants sont composés majoritairement d'eau et de matière organique (glucides, lipides, protides...) dont l'agencement est responsable des multiples structures dont émergent les propriétés des êtres vivants.

Voir Complément BIO2 : Composition chimique du vivant.

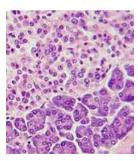
Voir surtout les Biotechnologies

b. L'unité structurale de base : la cellule

On désigne par théorie cellulaire l'idée que tous les êtres vivants sont faits d'une unité structurale et fonctionnelle de base qui est la cellule (du lat. cellula, alvéole). Cette théorie s'est développée au XIXº siècle mais fut initiée dès le XVIIº siècle par des observations de tissus végétaux. Rien ne l'a démentie depuis ; tout la confirme, au contraire. Malgré leur diversité, les cellules possèdent de nombreux caractères communs (membranes, ADN comme support de l'IG, ribosomes...). Les organismes vivants peuvent être constitués d'une seule cellule (organisme unicellulaire = monocellulaire) ou de nombreuses cellules (organisme pluricellulaire = multicellulaire) (figure 2).

Notez que les **virus**, structures **acellulaires**, sont des **entités biologiques** mais **pas vraiment des êtres vivants à part entière** (Biotechnologies).



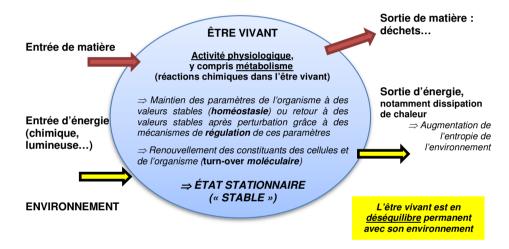


A FIGURE 2. <u>Deux coupes d'organes (un organe végétal, un organe animal) montrant la présence de cellules</u>. À gauche : Coupe transversale de feuille de Houx *llex aquifolium* (coloration carmino-vert). http://www.bcpst.eu/spip.php?article14. À droite : Coupe dans un pancréas de Mammifère (coloration non précisée). http://www.futura-sciences.com/typo3temp/pics/af8fcafd94.jpg. Consultation août 2015.

c. L'unité thermodynamique et métabolique

a. Activité, variabilité et stabilité des systèmes biologiques

- Les êtres vivants sont des entités autonomes capables de capter et d'influencer leur environnement (minéral ou vivant : congénères, individus d'autres espèces...), d'échanger avec lui de la matière et de l'énergie et de se reproduire en produisant des individus semblables (figure 2). Toutes ces activités supposent :
 - Le maintien des caractéristiques physico-chimiques des cellules et des organismes (par exemple : concentrations en éléments divers d'un compartiment, température interne, quantité d'eau dans l'organisme...) à des valeurs stables compatibles avec un fonctionnement efficace de la cellule ou de l'organisme. On désigne le maintien à des valeurs stables des paramètres physiologiques de l'organisme ou d'une cellule par le terme homéostasie (du gr. homoios, même, et stasis, stabilité). Cela suppose une régulation des paramètres en question.



A 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.

 La modification possible de ces paramètres face à une situation d'urgence, une situation atypique ou des variations cycliques du fonctionnement interne ou de l'environnement, autorisant des fluctuations de l'activité biologique. Certaines

- **substances** peuvent être provisoirement **stockées** puis **mobilisées** ultérieurement.
- La permanence d'un ordre structural : les structures biologiques sont hautement ordonnées et organisées, ce qui semble s'opposer au second principe de la thermodynamique (principe d'entropie ou principe de CARNOT) qui stipule que l'entropie (en simplifié : le désordre) de l'univers ne peut qu'augmenter ou rester stable. En réalité, les systèmes biologiques évoluent loin de l'équilibre thermodynamique et maintiennent une organisation apparemment stable (état stationnaire) au prix d'une dépense importante d'énergie qui augmente considérablement l'entropie de l'environnement tout en maintenant ainsi leur faible entropie : ce sont donc des systèmes dissipatifs, c'est-à-dire dissipant de l'énergie vers l'extérieur. Ils ne sont nullement en équilibre avec leur environnement. On dit qu'ils sont dans un état stationnaire de non-équilibre. L'entretien des déséquilibres est nécessaire à la vie : la cessation des activités physiologiques (la mort) consiste justement en une mise à l'équilibre d'un organisme avec son environnement et/ou entre ses compartiments.
- Les êtres vivants et les cellules sont donc des systèmes thermodynamiques à la fois ouverts qui échangent de la matière et de l'énergie avec l'environnement et apparemment stables, perdurant à un haut degré d'organisation (figure 3). Cette dualité est possible moyennant une dépense d'énergie assurant le renouvellement régulier des constituants (turn-over moléculaire) et leur autoorganisation qui s'accompagne d'une nécessaire dissipation d'énergie et de matière dans leur environnement.

β. Le métabolisme

- Le métabolisme est l'ensemble des réactions chimiques qui se déroulent dans un être vivant (ou dans une cellule), lui permettant d'assurer l'ensemble de ses fonctions. On note de nombreux points communs dans cette activité métabolique entre les organismes :
 - L'intervention de protéines catalytiques nommées enzymes qui accélèrent la grande majorité des réactions chimiques et les rendent possibles mais aussi <u>contrôlables</u> dans les conditions biologiques.
 - L'intervention de ribosomes (structures présentant une activité catalytique) dans la synthèse de protéines.
 - L'emploi de dispositifs hautement conservés dans le monde vivant permettent la libération d'énergie utilisable par les cellules (notamment utilisation d'ATP, de coenzymes d'oxydoréduction et de gradients électrochimiques).

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

On appelle physiologie (du gr. phusis, nature, racine utilisée pour désigner le fonctionnement) l'étude du fonctionnement des organismes vivants. Les êtres vivants sont capables de capter et d'influencer leur environnement, d'échanger avec lui de la matière et de l'énergie et de se reproduire en produisant des individus semblables. L'activité biologique peut ainsi être résumée autour de trois grandes fonctions: les fonctions de relation, les fonctions de nutrition et les fonctions de reproduction. Tous les organismes réalisent ces trois ensembles de fonctions qui se retrouvent également à l'échelle de la cellule (encart A).

L'ensemble du programme illustre ces différentes fonctions. Le chapitre sur la Vache (chapitre 7) les développe particulièrement.

a. Les fonctions de relation

- Les fonctions de relation désignent l'ensemble des fonctions permettant à l'organisme d'interagir avec son environnement :
 - Plus précisément, ces fonctions sont celles qui permettent à l'organisme de percevoir cet environnement, de s'y déplacer ou de s'y ancrer, et de s'adapter à ses fluctuations, contraintes ou agressions (fonctions de relation au sens strict).
 - Les fonctions de relation au sens large incluent en outre également les fonctions permettant la coordination des activités physiologiques et la communication entre les différentes parties de l'organisme (fonctions d'intégration).

Par exemple, chez les Mammifères, cela comprend :

Soutien, locomotion, mise en mouvement : système squelettique, système musculaire Maintien de l'intégrité et défense : système tégumentaire, système immunitaire

Perception de l'environnement : systèmes sensoriels (souvent inclus dans le système nerveux)
Communication au sein de l'organisme, régulation : système nerveux, système endocrinien

B. Les fonctions de nutrition

 Les fonctions de nutrition au sens large désignent l'ensemble des fonctions permettant à l'organisme de réaliser ses échanges de matière et d'énergie avec son environnement, comprenant aussi bien l'acquisition de cette matière ou de cette énergie que l'évacuation des déchets de l'activité physiologique.

Par exemple, chez les Mammifères, cela comprend :

Respiration = échanges gazeux : système respiratoire
Alimentation = nutrition au sens strict : système digestif
(Prise alimentaire / Digestion / Assimilation...)

Milieu intérieur et sa distribution (circulation) : système circulatoire (= système cardiovasculaire)

Excrétion : système urinaire [+ système respiratoire : excrétion du CO2]

y. Les fonctions de reproduction

- Les fonctions de reproduction au sens large désignent l'ensemble des fonctions permettant à un organisme de générer de nouvelles générations d'individus semblables en leur transmettant son information génétique. Cela comprend :
 - La reproduction au sens strict: ensemble des processus permettant la production de nouveaux individus, à partir d'un parent unique (reproduction asexuée) ou de deux individus parentaux (reproduction sexuée). On peut y placer: la méiose (division cellulaire d'une cellule diploïde aboutissant à la production de cellules haploïdes), la gamétogenèse (production de gamètes), le rapprochement des gamètes, la fécondation (réunion de deux gamètes qui forment alors un zygote), les aspects physiologiques et de régulation associés à ces processus, les aspects comportementaux...
 - Le cycle de vie et ses différentes phases : le cycle de vie (= cycle biologique = cycle biotique = cycle biontique = cycle vital = cycle de développement...) est l'ensemble chronologique et cyclique des étapes de la vie d'une espèce impliquant une reproduction sexuée, avec méiose et fécondation.
 - Le développement ou ontogenèse (du gr. ontos, être, et genesis, création, naissance), c'est-à-dire l'édification et la construction d'un organisme capable de se reproduire: développement embryonnaire, développement postembryonnaire, croissance, différenciation...
 - On peut y ajouter les processus plus ou moins programmés de baisse progressive des fonctions physiologiques de l'organisme qu'on appelle vieillissement ou sénescence.

Encadré A Les grandes fonctions physiologiques à l'échelle de la cellule

Les fonctions de relation, de nutrition et de reproduction se retrouvent à l'échelle d'une seule cellule, ce qui fait bien de cette entité l'unité à la fois structurale et fonctionnelle de base des êtres vivants. Rappelons d'ailleurs qu'un être vivant peut être constitué d'une seule cellule.

Fonctions de relation = fonctions de relation de la cellule avec son environnement (le milieu extracellulaire)

Structure et soutien, interactions (mécaniques, chimiques...) avec d'autres cellules, les matrices, les liquides circulants ou interstitiels, locomotion, mise en mouvement (ou fixation), maintien de l'intégrité cellulaire, communications intercellulaires...

Fonctions de nutrition = échanges de matière et d'énergie entre la cellule et le milieu extracellulaire

Échanges de matières (transports transmembranaires, trafic vésiculaire), échanges d'énergie, métabolisme (catabolisme, anabolisme), expression génétique...

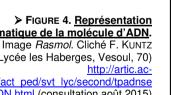
Fonctions de reproduction = production de nouvelles cellules avec transmission de l'information génétique et acquisition possible de particularités structurales et fonctionnelles Cycle cellulaire, réplication, division cellulaire, croissance cellulaire, différenciation, sénescence...

e. L'unité génétique

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

• Les êtres vivants possèdent tous une information génétique (= patrimoine génétique) qui code les caractéristiques de leur organisme et les données nécessaires à son fonctionnement et son édification. Cette information génétique est codée, chez tous les êtres vivants, par la molécule d'ADN (figure 4) et s'organise en unités fondamentales codant des protéines qu'on nomme gènes.

L'information aénétique de certains **virus** peut être codée par de l'ARN (Biotechnologies).



> FIGURE 4. Représentation schématique de la molécule d'ADN.

(Lycée les Haberges, Vesoul, 70) http://artic.acbesancon.fr/svt/act_ped/svt_lyc/second/tpadnse c/TPADN.html (consultation août 2015)

β. Des mécanismes d'expression et de régulation semblables

• Cette molécule s'exprime de facon semblable chez tous les organismes (transcription en ARN, intervention de ribosomes, existence de processus de régulation...) même si des différences dans les mécanismes précis ou l'organisation du génome peuvent exister entre grands groupes biologiques. De même, le code génétique, c'est-à-dire le code d'équivalence entre séquence

- nucléotidique de l'ADN et séquence peptidique des protéines codées, est universel (sauf quelques petites exceptions très anecdotiques).
- La transgénèse (transfert artificiel d'un gène d'un organisme donneur à un organisme receveur généralement d'espèce souvent phylogénétiquement éloianée du donneur) démontre qu'un organisme peut exprimer le gène d'un organisme d'une espèce très différente, argument fort en faveur de l'universalité du support de l'IG et de ses modalités d'expression.

y. Une information héréditaire

• L'information génétique se transmet au fil des générations cellulaires et des générations d'individus. Des mécanismes de reproduction conforme (réplication) assurent la fidélité de la transmission lors des divisions cellulaires (mitose eucaryote ou scissiparité bactérienne, mitochondriale, plastidiale).

δ. Une information présentant une certaine variabilité

i. Les recombinaisons (= réassociations) génétiques

- On appelle recombinaison ou réassociation génétique tout processus conduisant à mélanger deux (ou plusieurs) informations génétiques différentes. On peut également parler de brassage génétique. Ces processus ne génèrent pas de nouveaux gènes ou de nouveaux allèles, mais simplement de nouvelles combinaisons de gènes ou allèles préexistants.
 - Exemples:
 - Brassage génétique lors de la méjose : mélange aléatoire de deux demigénomes (l'information génétique d'origine paternelle et l'information génétique d'origine maternelle). On trouve un brassage interchromosomique et un brassage intrachromosomique.
 - Brassage génétique lors de la fécondation : réunion de deux génomes haploïdes issus de deux parents différents.
 - Recombinaisons bactériennes (transformation, conjugaison, transduction) qui permettent l'existence d'une parasexualité.
 - Transferts génétiques horizontaux : surtout connus chez les Eubactéries (cf. recombinaisons bactériennes), ils existent aussi chez les Eucaryotes à l'échelle de l'évolution. Outre des transferts interspécifiques variés, on peut mettre en évidence que de nombreux gènes mitochondriaux ou plastidiaux ont migré dans le génome nucléaire après les endosymbioses de ces organites semiautonomes.
- Notons que les recombinaisons peuvent aussi être d'origine artificielle (cf. techniques de biologie moléculaire : l'ADNc ou ADN recombinant est justement un ADN produit artificiellement à partir de plusieurs ADN d'organismes différents, par exemple pour l'introduction d'un gène d'intérêt au sein du génome d'une autre espèce).

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

- On peut appeler mutation au sens le plus large toute modification de l'information génétique affectant la séquence d'ADN ou l'organisation du *aénome*. On peut citer :
 - Les mutations ponctuelles (ou mutations géniques) : modifications localisées (en général sur une paire de base, parfois quelques paires) d'une séguence nucléotidique.
 - Les réarrangements (ou remaniements) chromosomiques : changements de structure d'un chromosome par perte, addition ou réorganisation de segments de chromosome.

- La transposition : déplacement durable d'une séquence d'ADN mobile dans le génome capable de se multiplier et de s'insérer dans les chromosomes (transposon).
- La duplication génique (liés aux deux phénomènes précédents): copie d'un fragment chromosomique codant (gène) qui est inséré à un nouvel endroit dans le génome. Les duplications conduisent à une augmentation du nombre de gènes; leur importance est capitale à l'échelle de l'évolution.
- Les euploïdies: modifications du nombre de paires de chromosomes présentes chez une espèce. Ce phénomène, là encore capital dans l'évolution, peut être fréquent chez certains groupes comme les Angiospermes, certains groupes animaux (Rongeurs...)... ou au contraire extrêmement rare dans d'autres.
- Les aneuploïdies: situations où le caryotype diploïde de l'individu est anormal et se caractérise par un ou plusieurs chromosomes en plus ou en moins au niveau d'une « paire » de chromosomes par rapport au caryotype normal de l'espèce. On peut citer les monosomies (1 seul chromosome sur une « paire »), les nullisomies (aucun chromosome), les trisomies (3 chromosomes au lieu de 2), les quadrisomies (quatre chromosomes au lieu de 2).



A FIGURE 5. <u>Caryotype d'une femme atteinte de trisomie 21</u>. On appelle <u>caryotype</u> le <u>cliché des chromosomes d'un individu classés par paires de chromosomes semblables</u>. On appelle aussi <u>caryotype</u> le <u>nombre de chromosomes d'une espèce ou d'un individu</u> (ce que les anciens enseignants appelaient jadis « <u>garniture chromosomique</u> », terme un peu désuet).

© CNRS URA 1335, P.-M. SINET, photo : M. PRIEUR.

http://www.cnrs.fr/insb/communication/glossaire/caryoillustr.htm (consultation août 2015)

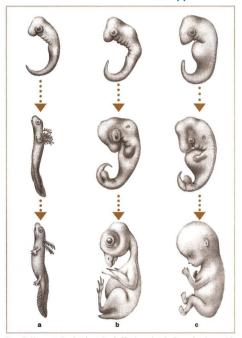
f. L'unité reproductive et ontogénétique

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

 Tous les êtres vivants sont capables de se reproduire de manière autonome et de générer de nouveaux individus qui leur sont semblables et qui possèdent (classiquement) la capacité de se reproduire à leur tour. Cela correspond aux susdites fonctions de reproduction qui peuvent impliquer un individu parental seul (reproduction asexué = clonale) ou deux individus parentaux (reproduction sexuée). Dans la reproduction asexuée, il y a généralement transmission d'une information génétique identique (à quelques erreurs près) à celle du parent : l'ensemble des individus qui partagent la même information génétique s'appelle un clone. Dans la reproduction sexuée, il y a apport par chaque parent d'un génome haploïde, la fécondation permettant de générer un génome diploïde.

β. Une édification de l'organisme par le développement

- L'organisme peut parfois être réduit à une seule cellule; dans ce cas, c'est par division cellulaire ou bourgeonnement que le nouvel individu est produit.
- Dans le cas des organismes pluricellulaires de type eucaryote, il existe une ou plusieurs étapes du cycle de vie caractérisées par une pluricellularité. Dans ce cas, une cellule initiale (spore ou zygote) subit une ou plusieurs (souvent de nombreuses) mitoses à l'origine de la pluricellularité. Il s'ensuit souvent la croissance des cellules et leur différenciation, c'est-à-dire l'acquisition d'une structure et d'une fonction particulières au sein de l'organisme. Tous les mécanismes qui permettent l'édification d'un organisme pluricellulaire apte à se reproduire à son tour constituent le développement de cet organisme.



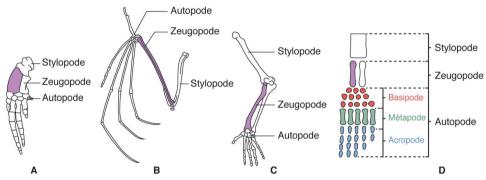
Un exemple classique de similitude embryologique chez les vertébrés : la comparaison des stades de développement de plusieurs embryons. a. Embryon d'amphibien ; b. embryon d'oiseau ; c. embryon humain.

A FIGURE 6. Similitude de développement chez Trois Tétrapodes. D'après LECOINTRE et al. (2009).

 Certains développements d'espèces présentent des points communs (étapes ou mécanismes semblables), ce qui est souvent (mais pas toujours!) le signe d'un apparentement évolutif (figure 6).

g. L'unité de certains plans d'organisation

• De nombreuses structures présentent des similitudes d'organisation et surtout une même localisation dans des organismes variés, entretenant un même rapport topologique avec les structures voisines (figure 7): cette réalité correspond à la notion <u>historique</u> d'homologie (proposée par OWEN en 1843). Elle suppose la notion de plan d'organisation (= schéma d'organisation caractéristique d'un embranchement ou d'un autre grand groupe taxonomique faisant référence aux différentes structures présentes chez ces organismes et aux relations anatomiques que ces structures entretiennent entre elles).



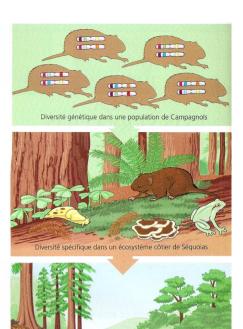
A FIGURE 7. Plan d'organisation du membre antérieur de Mammifères (D) et variations du membre chez trois espèces (A. Dauphin, B. Chauve-Souris et C. Homme). Le radius est coloré en violet. D'après SEGARRA et al. (2015), s'inspirant de LECOINTRE & LE GUYADER (2009).

2. La diversité, une autre caractéristique du vivant

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

- À côté de son unité, le vivant présente une importante variabilité (diversité biologique = biodiversité) qui est classiquement envisagée à trois échelles (figure 8) :
 - La biodiversité génétique ou biodiversité intraspécifique: diversité des individus au sein d'une espèce donnée. La diversité génétique peut s'envisager à l'échelle d'un seul gène, faisant référence aux combinaisons alléliques composant les génotypes d'une espèce présente en un lieu donné. Le concept de biodiversité génétique se superpose en partie à la notion de polymorphisme (encadré B).
 - La biodiversité spécifique (ou biodiversité interspécifique): diversité des espèces au sein d'un espace donné. C'est le sens fréquent du terme « biodiversité » lorsqu'il est employé par le grand-public mais aussi dans la communauté scientifique.
 - La biodiversité écologique ou biodiversité écosystémique (= écodiversité): diversité des écosystèmes au sein d'un espace donné.
- La biodiversité peut s'étudier et s'envisager à l'échelle mondiale mais aussi à n'importe quelle échelle spatiale.

Pour ceux que la biodiversité et ses enjeux intéressent : voir mon intervention en master MEEF SVT (donnée à l'Université de Nantes dans le cadre de la préparation du CAPES externe) sur mon site Internet



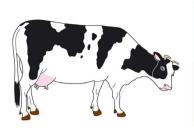
Diversité des communautés et des écosystèmes

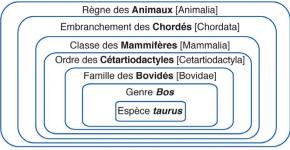
dans le paysage d'une région entière

✓ 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

La diversité des organismes vivants est organisée par les systématiciens dans un système hiérarchisé de groupes imbriqués qu'on appelle classification biologique (figure 9). Si les classifications étaient jadis avant basées sur la ressemblance et des conventions admises entre naturalistes, elles sont aujourd'hui basées sur l'apparentement évolutif des organismes (= leur phylogénie).





A 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

 Les archives géologiques sont également un précieux indice qui fut décisif dans l'intuition puis la démonstration de l'évolution.

1. Le temps long

La physique et la géologie ont établi de manière bien documentée que l'Univers a environ 13,6 Ga (modèle du Big Bang, fond diffus cosmologique...) et que le Système solaire et la Terre ont environ 4,6 Ga (isotopes radioactifs, spectre d'émission du soleil...): des processus inenvisageables à des échelles courtes de temps deviennent possibles à l'échelle de l'histoire de la planète.

2. Les données paléontologiques

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

- Les archives géologiques montrent que, au cours du temps, les formes vivantes se sont succédé: les mêmes couches géologiques en des lieux différents présentent des cortèges de taxons similaires (principe d'identité paléontologique). Par exemple, des fossiles caractéristiques du Cambrien ne seront pas retrouvés au Trias.
- On constate ainsi, à l'échelle de temps géologiques, que la biodiversité s'est modifiée au cours du temps, que des espèces disparaissent et que des espèces nouvelles apparaissent (ce qui contredit l'idée d'une création initiale unique).

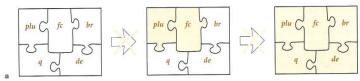
Plus on s'approche du temps actuel, plus les groupes actuels sont représentés par des organismes proches des organismes actuels et dans les mêmes proportions.

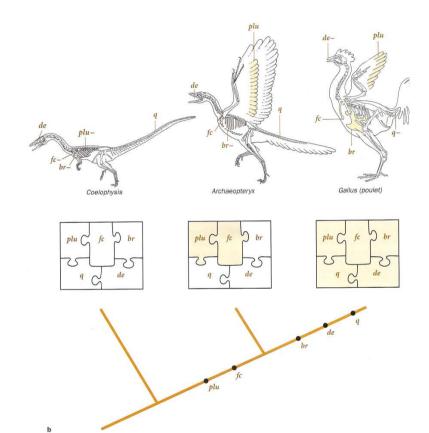
Notors que la biodiversité actuelle n'est qu'une infime partie de la biodiversité avant existé sur Terre.

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

- Les fossiles apparentés se succédant sur la planète présentent des caractères qui se suivent et dérivent les uns des autres (clines morphologiques, ou morphoclines).
- L'acquisition d'un caractère passe donc par un ensemble d'états intermédiaires, plus ou moins documentés selon la richesse du registre fossile pour le groupe considéré. Les organismes chez lesquels on observe des états intermédiaires

pour certains caractères sont parfois appelés intermédiaires structuraux (= fossiles transitionnels = formes de transition) (figure 10).





La notion d'intermédiaire. a : la notion d'intermédiaire comme «chaînon manquant» telle qu'elle est souvent véhiculée, dans un schéma généalogique d'ancétres à descendants (à proscrire). b : la notion d'intermédiaire structural, notion inscrite dans un schéma de structures partagées.

br: caractère «bréchet», de: caractère «dents», fc: caractère «fourchette», plu: caractère «plumes», q: caractère «queue». Puzzle blanc: présence queue, présence de dents, absence de plumes, absence de fourchette, absence de bréchet. Puzzle couleur: absence de queue, absence de dents, présence de plumes, présence de fourchette, présence de bréchet.

A FIGURE 10. L'Achaeopteryx, intermédiaire structural entre 'reptiles' et Oiseaux.

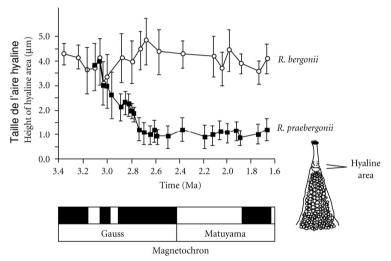
D'après LECOINTRE & LE GUYADER (2009).

<u>Contrairement à ce qui a parfois été affirmé</u> (et continue de l'être...), les intermédiaires structuraux ne sont <u>pas</u> les ancêtres précis des taxons présentant de nouveaux caractères : la faiblesse extrême du registre fossile (= très faible pourcentage de formes fossilisées par rapport aux espèces ayant existé) avec la faible probabilité de tomber précisément sur un fossile des populations où a eu lieu la spéciation rend rarissime la découverte des ancêtres de groupes dans le registre fossile.

Les « chaînons manquants » sont donc, pour la plupart et à jamais, introuvables, n'ayant souvent même pas été fossilisés.

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

 Les espèces découlant les unes des autres sont très rares dans les séries sédimentaires, pour les raisons évoquées (faiblesse du registre fossile...), mais il existe de très rares séries très continues (chez les fossiles océaniques généralement) (figure 11).



A FIGURE 11. <u>Un exemple de spéciation chez des Diatomées planctoniques Rhizosolenia</u>
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

- La sélection artificielle montre que les êtres vivants peuvent être sélectionnés par l'Homme; des caractéristiques génétiques peuvent être privilégiées par rapport à d'autres, selon les critères recherchés par l'homme (revoyez l'exemple des races de Vaches vu dans le chapitre 7) (figure 12).
- Rien n'interdit dès lors de penser que le milieu de vie des populations naturelles puisse agir en triant positivement les variants génétiques présentant des

caractères favorisant leur survie et leur reproduction et en éliminant les variants défavorisés.









Charolaise

Limousine

Blonde d'Aquitaine

Aubrac









Salers

Rouge des Près

Parthenaise

Gasconne

A 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-desraces-allaitantes-1175-122558.html (consultation avril 2019)

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

 De très nombreux exemples montrent clairement que des caractères (et des allèles) favorables peuvent être conservés par le milieu, les organismes qui ne les expriment voyant leur fréquence diminuer: c'est la sélection naturelle (voir II).

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

- La <u>Phalène du Bouleau Biston betularia</u> est une espèce de Lépidoptère présente, en Grande-Bretagne, deux formes : une forme blanche typica et une forme mélanique carbonaria (figure 13).
- À partir du XIX^e siècle, les entomologistes observent que la forme sombre devient plus fréquente à proximité des villes industrielles d'Angleterre; observée pour la première fois en 1848 dans la région de Manchester, cette forme sombre est devenue largement majoritaire en 1954 dans cette même région (plus de 98 % de la population). En raison de la pollution atmosphérique par les résidus de combustion du charbon, les troncs et les branches des arbres devenaient plus sombres (à la fois par les dépôts de fumée et probablement aussi par la disparition des Lichens plus clairs qui les recouvraient). Or ces papillons nocturnes se posent

en journée sur les arbres. Un certain nombre d'études de terrain ont alors montré que le taux de survie des individus de type *carbonaria* était plus élevé que celui des individus de type *typica*, probablement parce que ces derniers étaient plus visibles aux yeux de leurs **prédateurs oiseaux**, lorsqu'ils se posaient sur les arbres devenus plus sombres.

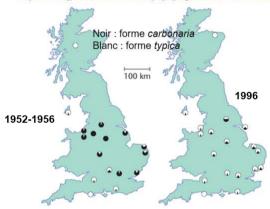
 À partir de la fin des années 1960, ce phénomène s'inverse. La forme typica redevient fréquente. C'est aussi à cette période que des efforts sont mis en place pour améliorer la qualité de l'air en Grande-Bretagne, efforts qui se traduisent notamment par une diminution des dépôts de pollution atmosphérique sur les troncs d'arbres. On voit ici une claire influence des pressions de sélection sur la fréquence d'un allèle.

NB Des **études de marquage-recapture** de papillons sombres et clairs dans des zones aux troncs sombres ont aussi **confirmé** ces résultats (expériences de KETTLEWELL en 1953 et 1955).



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

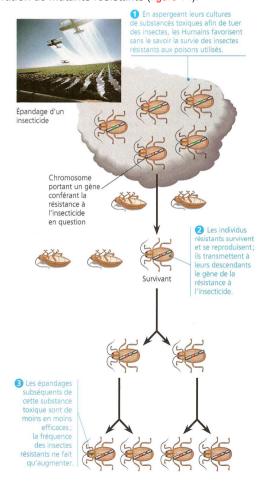
A FIGURE 13. <u>Biston betularia et les fluctuations de fréquence des formes typica et carbonaria</u> en lien avec la couleur des troncs d'arbres.

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

Chez les 'procaryotes', de nombreux exemples bien documentés de résistance aux antibiotiques, d'apparition de souches prototrophes à partir de souches auxotrophes... sont disponibles dans la littérature scientifique.

Ces adaptations sont aussi bien le fait de **mutations spontanées**, de **mutations provoquées** que de **transferts horizontaux** (conjugaison, transduction...).

 Citons également le cas de la <u>résistance aux produits phytosanitaires</u> qui est documenté par de **nombreuses études**: l'utilisation prolongée et régulière d'un pesticide sur une parcelle provoque, en quelques années, la <u>sélection</u> et la prolifération de mutants résistants (figure 14).

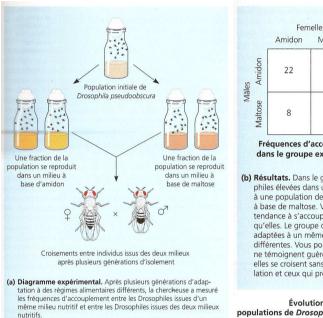


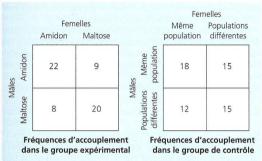
A FIGURE 14. Principes de l'acquisition de la résistance aux insecticides par une population d'Insectes. D'après CAMPBELL & REECE (2004)

3.Des spéciations récentes ou en cours

Alors que les créationnistes affirment souvent qu'on n'a jamais observé concrètement dans la nature deux espèces se séparer, un grand nombre d'étude de cas est disponible dans la littérature scientifique qui montre aussi bien des spéciations récentes et bien documentées à l'échelle des derniers milliers d'années que des spéciations observables actuellement.

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





(b) Résultats. Dans le groupe expérimental, une population de Drosophilles élevées dans un milieu nutritif à base d'amidon a été mélée 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.

A FIGURE 15. Évolution expérimentale chez Drosophila pseudoobscura.

D'après CAMPBELL & REECE (2004)

 Des exemples d'isolement reproducteur chez la Drosophile où, après l'élevage de nombreuses générations de deux populations séparées, ont abouti à deux populations qui s'accouplent préférentiellement avec des individus de leur population (en lien avec de probables processus de reconnaissance; c'est un isolement prézygotique – voir IV) (figure 15).

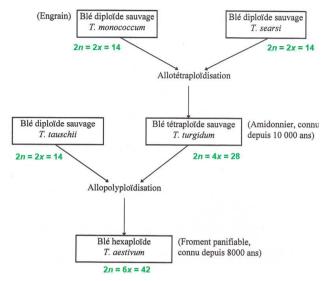
L'expérience a été menée par l'Américaine **Diane M. B. Dopp** qui l'a publiée en 1989.

b. Les polyploïdisations végétales : exemple historique des Blés

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

 Une polyploïdisation est une augmentation de la ploïdie par fusion de deux génomes.

- De nombreuses observations dans la nature, en culture ou de cas forcées par l'homme de spéciations par polyploïdisations sont connues. On peut citer l'exemple historique des Blés (figure 16).
- 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).



A FIGURE 16. Origine allopolyploïdique du Blé tendre (= Blé d'été = Froment) Triticum aestivum.

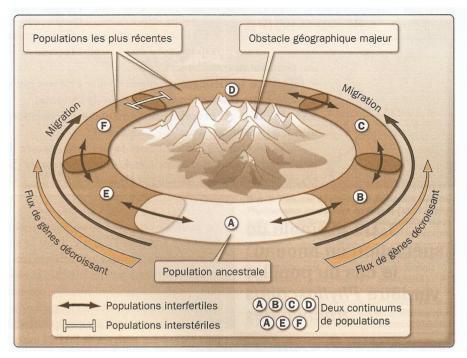
D'après POULIZAC (1999)

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

 On appelle anneau de spéciation la répartition large de différentes populations ou sous-espèces d'une espèce le long d'une bande circulaire autour de la planète ou d'un relief de telle sorte que les <u>populations les plus éloignées</u> sont <u>interstériles</u> (pas de descendance ou pas de descendance viable) mais les <u>populations adjacentes</u> sont <u>interfertiles</u> (descendance possible) (figure 16).

Les anneaux de spéciation sont une démonstration limpide de la réalité de l'évolution : des populations adjacentes peuvent échanger des gènes mais pas des populations éloignées qui relèvent donc d'une même espèce en cours de séparation génétique et d'isolement progressif : c'est la spéciation en action (cela montre au passage la progressivité de la spéciation et le caractère parfois incertain de la notion d'espèce, pas toujours opérationnelle).



A 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

a. Les Souris de Madère

Les Souris communes Mus musculus font l'objet de nombreuses recherches depuis une ou deux décennies car elles présentent des cas d'étude de spéciation remarquables. Les Souris de Madère (île portugaise atlantique) (figure 17), introduites sur l'île lors de sa colonisation (XVº siècle), présentent une spéciation par remaniements chromosomiques nombreux (fusions, surtout de type robertstoniennes) et un changement de caryotype (à partir du caryotype initial 2n = 40, six types de populations isolées reproductivement sont apparues par modification du caryotype : entre 2n = 22 et 2n = 30 ; les hybrides entre ces populations sont stériles). Il est à noter que les remaniements chromosomiques sont un processus non déterminé dont rendent compte seulement des modélisations aléatoires (type dérive génétique).

Cet exemple prouve donc deux choses :

° La spéciation est une réalité observable à échelle humaine.



imputable à la dérive génétique.







A 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 morphoanatomiquement mais dont on peut prouver l'absence d'échanges génétiques entre elles.

B. Les Drosophiles hawaïennes

 Les Drosophiles hawaïennes présentent un cortège de nombreuses espèces endémiques*. Il est possible, par phylogénies moléculaires, de suivre la spéciation et la colonisation progressive de ces îles à partir d'une souche ayant initialement colonisé la plus ancienne île (Kauai) (figure 18). Certaines spéciations sont extrêmement récentes.

* Une espèce endémique est une espèce qu'on ne trouve qu'à un endroit donné.

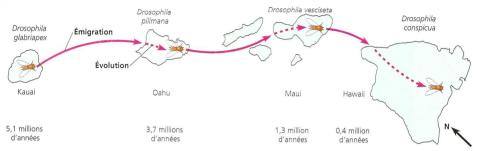
L'insularité favorise l'endémisme

[°] Le <u>hasard</u> est bien un moteur d'évolution et les modèles aléatoires rendent parfaitement compte de faits évolutifs avérés, étudiés, quantifiés, prouvés.



Évolution des espèces de Mouche du vinaigre (Drosophila sp.) dans

l'archipel hawaïen. Les géologues ont déterminé l'âge de ces îles volcaniques. Ils ont noté que plus on s'éloigne de Kauai (la plus ancienne) en se dirigeant vers Hawaii, plus les îles sont jeunes. Hawaii est la plus grande île de l'archipel; c'est aussi la plus jeune. Elle continue de croître, ses volcans encore en activité entrant en éruption et déversant de la lave, qui se soildifie et qui vient s'ajouter au rivage. L'archipel compte environ 500 espèces endémiques de Mouche du vinaigre (Drosophila sp.); elles descendent toutes d'un ancêtre commun qui a réussi à atteindre l'île de Kauai voilà plus de cinq millions d'années. Les flèches retracent l'histoire d'un certain nombre d'espèces d'une même lignée évolutive. La date d'apparition de ces dernières se rapproche étroitement de l'âce de l'île où elles se sont établies



A FIGURE 18. Les Drosophiles hawaïennes et les migrations intervenues lors de leur évolution.

D'après CAMPBELL & REECE (2004)

γ. Les Moustiques du métro londonien

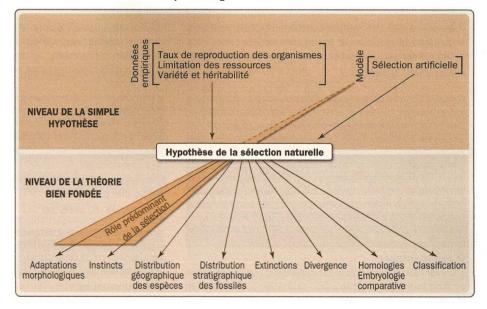


A FIGURE 19. Culex pipiens ssp. molestus, sous-espèce touchée par la spéciation dans le métro londonien. http://aramel.free.fr/INSECTES15-3.shtml (consultation 2014)

Le métro londonien est vieux de plus d'un siècle et on y trouve des Moustiques (attachés traditionnellement à l'espèce Culex pipiens) incapables de se croiser avec les Moustiques de surface (figure 19); on trouve même des populations différentes selon les lignes de métro (au moins trois groupes génétiques ont été identifiés). Ces Moustiques ont évolué vers une spéciation en moins d'une centaine d'années (ce qui peut être daté moléculairement) grâce à des conditions très favorables : température stable permettant de faire leur cycle de reproduction très rapidement, flaques d'eau abondantes, Mammifères disponibles en abondance... Les populations ont ainsi pu évoluer très rapidement, un grand nombre de générations étant atteint beaucoup plus rapidement qu'en surface ; en outre, le confinement et l'isolement des populations augmente la dérive génétique et accélère l'évolution.

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

- Les mécanismes de l'évolution n'ont cessé d'être corroborés (et prouvés a posteriori) ou précisés depuis la formulation de la théorie darwinienne. Si le socle persiste, la théorie s'est largement élargie, complétée et remodelée pour intégrer des connaissances issues de tous les domaines de la biologie.
- Toutes les données scientifiques disponibles corroborent la théorie de l'évolution et s'intègrent dedans en confirmant les modèles connus ou en les précisant davantage, ce qui assure une cohérence maximale à cette théorie et en fait le paradigme fondamental qui fédère tous les savoirs en biologie (et paléontologie) (figure 20). Les développements récents de la biologie sont venus considérablement enrichir la théorie, ont modifié nos représentations et ont achevé de prouver la réalité du passage du saut d'espèces ou des modifications de plan d'organisation.



A 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

Encadré B Éléments de réponse à quelques arguments créationnistes courants

D'après mon cours de Capes

« Les mutations sont toutes défavorables, il suffit de regarder les malades qu'elles produisent !! Les mutations connues sont toutes délétères. Quelles mutations sont neutres ou bénéfiques ? »

Toutes les autres !! Celles que les médecins ne recherchent pas forcément puisqu'elles n'intéressent pas les pathologies. Le polymorphisme est de l'expression même de ces nombreuses mutations, neutres ou favorables, qui perdurent dans les populations et se répandent selon les cas (cf. ce qui sera dit sur la dérive et la sélection) et les articles documentant le caractère neutre ou clairement favorisant de certaines mutations sont aujourd'hui légion...

« On n'a jamais observé l'évolution. La microévolution est peut-être prouvée, mais jamais la barrière des espèces n'a été franchie expérimentalement ou dans la nature. »

Cette objection aurait pu être avancée il y a quarante ans (ce qui ne la rendait pas forcément judicieuse : c'est la *mise en cohérence de nombreuses observations* qui assure sa solidité et sa plausibilité à une théorie scientifique même quand toute n'est pas encore observé et expérimenté). Aujourd'hui, c'est faux : l'objection provient juste d'un manque d'actualisation des connaissances chez les créationnistes... On a bien vu, mesuré, expérimenté, quantifié... des spéciations récentes ou en cours, à échelle humaine.

« Les scientifiques ne connaissent pas de formes de transition : les espèces sont clairement distinctes. »

C'est évidemment faux (voir ce qui a été dit précédemment sur les formes intermédiaires, les espèces jumelles...) mais il est vrai qu'il est rarissime de pouvoir suivre des spéciations dans le registre fossile. Cela est juste dû à l'extrême faiblesse du nombre d'espèces fossilisées par rapport au nombre d'espèces ayant existé. Cette objection est de mauvaise foi car des formes

intermédiaires sont sans cesse découvertes, mais il manquera toujours au créationniste un intermédiaire entre les intermédiaires... quant aux grands changements de plans d'organisation, la génétique du développement a répondu à beaucoup de questions sur ces aspects de l'évolution.

« Personne n'était là lors de l'évolution. »

Non, comme pour le *Big-Bang*, la genèse du Soleil ou la dislocation des continents... Les témoins de la bataille de Waterloo sont morts, mais les archives et témoignages existent. De la même façon, la science passe son temps à mettre en cohérence les archives de l'histoire de la planète avec les connaissances expérimentales, ce qui permet d'avoir accès à des époques où aucun observateur humain n'était présent.



Adam et Ève http://rasinkama.centerblog.n et/3-adam-et-eve



L'Arche de Noé de Edward HICKS (1846) D'après Wikipédia

« Il y a encore des points débattus par les scientifiques... Comment peut-on prétendre avoir des certitudes sur l'évolution ? Par ailleurs, toute connaissance scientifique est réfutable, c'est la nature de la science. »

Toutes les sciences sont l'objet de perpétuelles recherches qui affinent, précisent et parfois infirment nos conceptions, ce n'est pas plus vrai de la biologie évolutive que d'un autre domaine. Mais ce n'est pas parce qu'on ne sait pas tout (on ne le sait jamais!) qu'on ne sait rien et qu'on ne sait pas assez de choses pour affirmer la réalité de l'évolution. Quant à la réfutabilité, c'est un principe qui s'applique surtout aux constructions théoriques, moins aux faits: l'évolution est aujourd'hui aussi factuelle que la rotondité de la Terre ou l'existence de la Lune. Mais bien sûr, on peut toujours essaver de réfuter cela.

« L'évolution n'explique pas comment la vie est apparue sur Terre. Tout au plus est-on capable de produire des petites molécules organiques en laboratoire (cf. expérience de Miller). »

Des recherches passionnantes ont été menées sur l'origine de la vie au cours des dernières décennies et dépassent largement les manipulations de Miller... Mais c'est long à expliquer et, effectivement, cela reste en grande partie hypothétique à ce jour : la recherche en biologie évolutive est moins avancée dans ce domaine que dans d'autres, ce qui n'infirme pas les autres pans de la théorie pas plus que cela n'invalide la possibilité que l'origine de la vie soit un jour complètement expliquée, ce que les recherches actuelles peuvent laisser augurer. Patience... La science est un lent travail. Qui pouvait imaginer les connaissances actuelles il y a 200 ans ?

« Comment des structures complexes, comme l'œil, pourraient-elles apparaître par hasard ? » Sauf que seules les mutations codant les structures de l'œil sont apparues par hasard mais elles ont perduré par sélection. Par ailleurs, les recherches phylogénétiques couplées aux données de l'évodévo montrent clairement que l'œil est apparu par étapes et non « d'un seul coup » à partir de rien, de manière convergente plusieurs fois dans l'évolution animale, que les yeux primitifs étaient rudimentaires et se sont complexifiés ensuite de manière progressive et que l'œil réutilise des molécules déjà pré-existantes dans d'autres organes qui ont juste été exprimées à un nouvel endroit, ainsi que des schémas de gènes du développement bien conservés dans le règne animal.

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

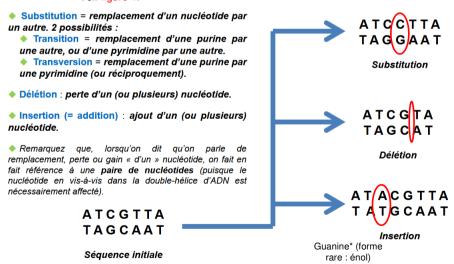
- ✓ Montrer le lien entre altération de la séquence et apparition d'une mutation en cas d'absence de réparation.
- Montrer la diversité des mutations et leurs conséquences aux différentes échelles.
- ✓ Montrer le caractère aléatoire des mutations (expérience de Luria & Delbrück).

A. Panorama de la diversité des innovations génétiques

- On peut appeler mutation au sens le plus large toute modification de l'information génétique d'une cellule; c'est donc un synonyme – dans cette acception – de variation génétique.
- 1. Les mutations ponctuelles, des modifications génétiques aléatoires généralement corrigés mais pouvant être transmises
- a. Définition d'une mutation ponctuelle
 - On appelle mutation ponctuelle (= mutation génique) une modification locale de la séquence nucléotidique qui affecte une paire de base, ou quelques paires de bases

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

• Voir figure 1.



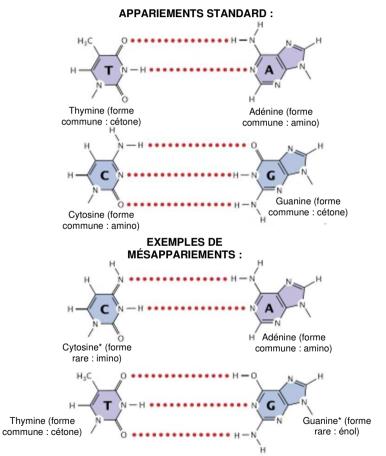
A FIGURE 21. Typologie des mutations ponctuelles. D'après mon cours de Capes.

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

• Il s'agit ici d'examiner l'origine des mutations ponctuelles.

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

- Lors de la réplication, l'ADN polymérase peut effectuer des erreurs de réplication qui peuvent conduire à des mutations.
- Comme nous le verrons plus loin, la plupart des mutations sont corrigées lors de la réplication par l'ADN polymérase elle-même qui possède une activité autocorrectrice.
- i. L'exemple des mésappariements dus à la tautomérie des bases azotées



A FIGURE 22. Appariements standards de bases azotées et mésappariements : une schématisation plus rigoureuse [pour comprendre]. D'après PRAY (2008).

Les pointillés rouges indiquent les liaisons H entre bases azotées.

APPARIEMENTS STANDARD:



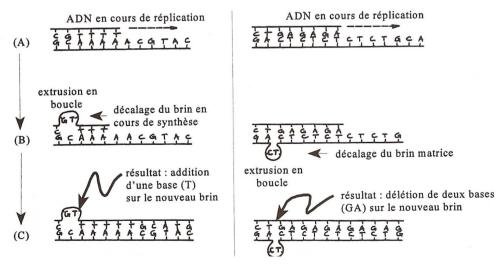


A FIGURE 23. Appariements standards de bases azotées et mésappariements : une schématisation simple. Schéma original.

Les pointillés rouges indiquent les liaisons H entre bases azotées.

- Les bases azotées existent chimiquement sous deux formes isomères où un hydrogène peut se déplacer nommées formes tautomères : une forme cétone et une forme énol pour G et T : une forme amino et une forme imino pour A et C.
- Les formes énol et imino sont statistiquement rarissimes mais, si l'une est présente lors de la réplication à un moment crucial, elle peut conduire à un mésappariement : les règles de complémentarité entre nucléotides sont alors inversées en raison d'un nombre de liaisons H atypique, ce qui conduit à des associations anormales entre bases azotées (figures 22-23).

ii. Insertions ou délétions par glissement de brins

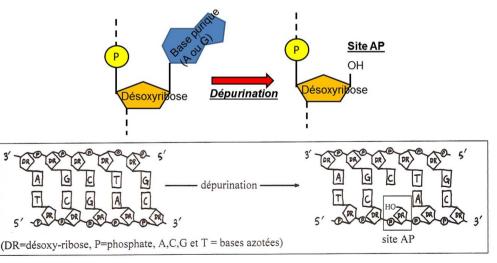


A FIGURE 24. Les glissements de brin lors de la réplication et leurs conséquences [pour information ?]. D'après POULIZAC (1999).

- Des boucles peuvent se former localement, conduisant à l'extrusion d'un ou plusieurs nucléotides. Cela se produirait surtout lorsque les bases sont très répétitives, car cela favorise le glissement d'un brin l'un sur l'autre lorsque le nouveau brin est synthétisé lors de la réplication (figure 24).
- Il s'ensuit une addition de nucléotide(s), si l'extrusion se forme sur le brin néoformé, ou au contraire une délétion de nucléotide(s), si l'extrusion se forme sur le brin matrice (figure 24).

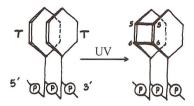
β. Des mutations ponctuelles qui peuvent apparaître lors du stockage de l'ADN de manière spontanée ou induite

- Des mutations peuvent apparaître lorsque le stockage de l'information génétique dans le noyau. Ces mutations peuvent être <u>spontanées</u>, sans raison apparente, ou provoquées par des <u>agents mutagènes</u> qui sont des <u>facteurs environnementaux</u> <u>augmentant la fréquence des mutations</u>; on parle alors, dans ce second cas, de mutations induites.
- i. Un exemple d'altération chimique pouvant engendrer une mutation spontanée : la dépurination
- Spontanément et sporadiquement, la molécule d'ADN peut être localement altérée par divers mécanismes.
- Le programme invite à examiner l'exemple des dépurinations: une purine est alors ôtée du squelette ose-phosphate de l'ADN; cela aboutit à la naissance d'un site apurinique (= site AP) (figure 25). En cas de réplication, l'ADN polymérase placera en vis-à-vis du site AP un nucléotide au hasard (souvent A), ce qui suscite une mutation.
- Notons qu'il existe aussi des dépyrimidations mais celles-ci sont beaucoup plus rares.



A 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
- Il existe de nombreux agents mutagènes qui sont des agents environnementaux capables d'augmenter la fréquence des mutations. Le programme invite à traiter l'exemple des ultra-violets (qui constituent un agent mutagène naturel, contrairement aux très nombreux agents chimiques d'origine anthropique).
- Les UV peuvent provoquer une dimérisation des bases pyrimidiques (notamment si deux thymines se suivent sur un brin): il y a formation de liaison covalentes entre les bases (figure 26). Si la modification persiste, une substitution, une délétion ou un arrêt de la réplication peuvent s'ensuivre lors de réplication.



Dimérisation de deux thymines adjacentes sur un brin

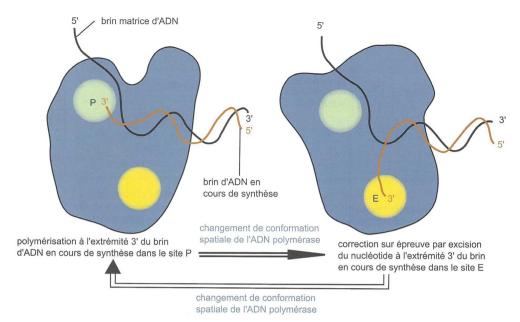
A FIGURE 26. Dimérisation de thymines. D'après Poulizac (1999).

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

 La plupart des mutations sont corrigées par des systèmes enzymatiques de réparation de l'ADN. Certaines perdurent toutefois et peuvent alors se répandre dans les cellules au fil des mitoses.

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

- Les ADN polymérases sont capables de détecter un mésappariement: en effet, comme les formes tautomères rares des nucléotides ne sont pas stables, un mésappariement produit généralement une modification locale de la forme de l'ADN qui est détectée par l'ADN polymérase.
- Les ADN polymérases possèdent une sous-unité exonucléasique qui peut hydrolyser l'extrémité du brin en cours de synthèse si un mésappariement est détecté; cette sous-unité excise le nucléotide défectueux en 3', le remplace puis l'ADN Pol reprend son activité de polymérisation (figure 27).

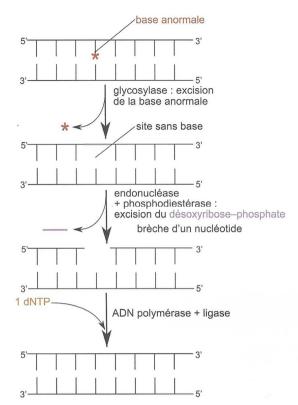


A FIGURE 27. Activité auto-correctrice d'une ADN polymérase. D'après PEYCRU et al. (2013).

Site P : activité polymérase. Site E : activité exonucléasique.

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

- Qu'il s'agisse des altérations dues à la réplication qui n'auraient pas été corrigées par l'ADN pol ou d'altérations intervenant lors du stockage de l'ADN, la majorité des altérations donne lieu à une réparation.
- Il existe de nombreuses enzymes spécialisées dans la réparation de l'ADN, ce qui montre l'importance de l'existence de tels systèmes. Ces enzymes balaient l'ADN régulièrement à la recherche de sites à réparer.
- On peut citer les endonucléases capables de reconnaître un site défectueux et d'exciser le nucléotide erroné (figure 28), voire d'exciser un fragment de brin comprenant le site défectueux (figure 29). Il y a ensuite resynthèse du nucléotide manquant (figure 28) ou du brin manquant par les systèmes enzymatiques de la réplication (figure 29).



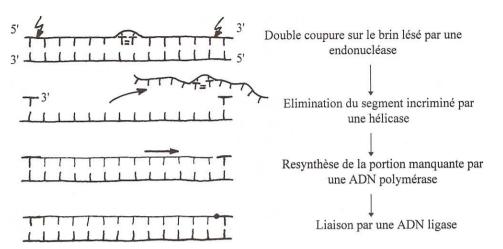
Correction par excision de base.

Réparation par excision de base. La correction par excision d'une base anormale fait intervenir successivement:

- une glycosylase éliminant la base anormale,
 une endonucléase et une phosphodiestérase éliminant le sucre-phophate correspon-
- rase éliminant le sucre-phophate correspondant,
- une ADN pol et une ligase restaurant le brin par adjonction du bon nucléotide.
 Dans le cas d'une dépurination, spontanée ou induite par un mutagène, les mécanismes correcteurs commencent à l'intervention de l'endonucléase.

A 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).



A 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

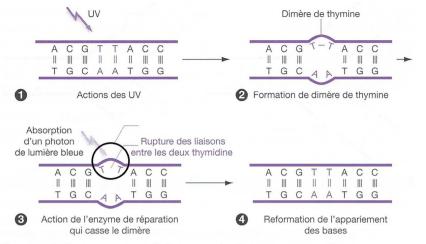
 Il existe des mécanismes généraux de réparation de l'ADN, comme nous venons de le voir, mais aussi des mécanismes propres à quasiment chaque type de mutations faisant souvent intervenir des enzymes spécialisées. Le programme invite à examiner le cas des dimères de thymines.

i. Une possibilité de réversion directe

 Il arrive que certaines mutations se corrigent « d'elles-mêmes », sans intervention d'agents biologiques, comme elles sont apparues : c'est typiquement le cas des dimérisations de thymines où les UV peuvent inverser le processus spontanément.

ii. Une possibilité de réversion par la photolyase

- La photolyase est une enzyme qui catalyse la dé-dimérisation de pyrimidines (dont les thymines) en utilisant la lumière visible, notamment les radiations bleu-violet. La réaction catalysée s'appelle photoréactivation (figure 30).
- Cette enzyme est répandue chez les Bactéries, les Angiospermes, la plupart des Animaux mais... n'existe <u>pas</u> chez les Mammifères placentaires!

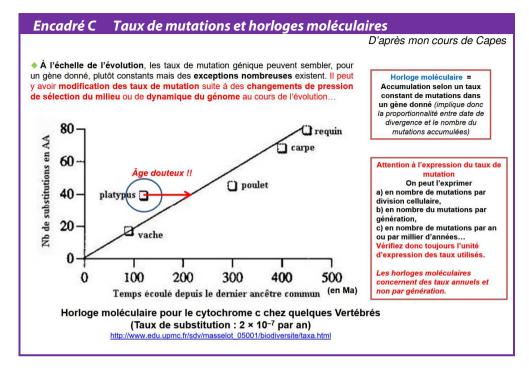


Principe de fonctionnement de l'enzyme de photoréactivation des procaryotes

▲ FIGURE 30. Principe de fonctionnement de la photolyase. D'après BREUIL (2007).

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

- Les mutations sont fondamentalement des processus aléatoires: elles surviennent au hasard et peuvent intervenir en tout lieu d'une molécule d'ADN.
- On peut en définir la **fréquence**. Un **chiffre** est souvent avancé chez les **Eubactéries** et régulièrement extrapolé à tous les êtres vivants :
 - Le taux de mutation moyen serait de l'ordre de 10⁻⁹ par cycle cellulaire
 - Le taux de mutation lors de réplication serait de l'ordre de 10-6 par réplication : les mécanismes de réparation expliquent que l'on tombe à des taux de mutation nettement plus faibles sur l'ensemble du cycle cellulaire.
- Mais ces chiffres qui varient selon les auteurs! sont objectivement totalement indicatifs; <u>les taux de mutations varient</u> en fonction des espèces, des gènes considérés (notamment si la pression de sélection est plus ou moins forte sur tel ou tel gène)... Voir le tableau I pour s'en faire une idée.



 On peut noter que la variation des taux de mutation apporte une contribution majeure à l'évolution des espèces, même si les taux de mutation pour <u>un gène</u> <u>donné</u> semblent plutôt constants (malgré de nombreuses exceptions) à l'échelle de l'évolution, définissant des horloges moléculaires (encadré C).

▼ TABLEAU I. Exemples de taux de mutations pour diverses espèces et divers gènes [pour information]. http://cgdc3.igmors.u-psud.fr/genetique/chap2i.html (consultation mai 2016)

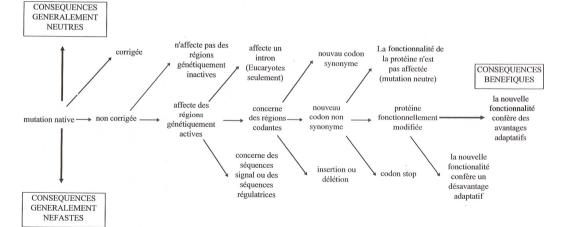
organisme	changement de phénotype	taux de mutation	
bactériophage T2	inhibition de la lyse	10 ⁻⁸ gènes mutants/réplication	
bacteriophage 12	changement spécificité d'hôte	3.10-9 gènes mutants/réplication	
Escherichia coli	capacité à fermenter lactose → incapacité	2.10 ⁻⁷ cellules mutantes/division cellulaire	
Chlamydomonas reinhardtii	sensible à la streptomycine → résistant	10-8 cellules mutantes/division cellulaire	
Neurospora crassa	prototrophe pour l'inositol → auxotrophe	8.10-8 spores mutantes/spores totales	
Drosophila melanogaster	oeil rouge brique oeil blanc	4.10 ⁻⁵ gamètes mutants/gamètes totaux	
Homo sapiens	Chorée de Hungtington (maladie génétique autosomale dominante)	10 ⁻⁸ gamètes mutants/gamètes totaux	
пошо зарієнз	dystrophie musculaire de Duchenne (maladie génétique récessive liée à l'X)	entre 4 et 10 . 10 ⁻⁵ gamètes mutants/gamètes totaux	

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...

Les mutations qui perdurent produisent de nouveaux allèles. On peut classer les mutations selon leur effet sur l'expression génétique (figure 31) :

- 1. Mutations efficaces : mutations modifiant la fonctionnalité d'une protéine ou les séquences régulatrices.
 - a) Mutation faux-sens : changement d'un codon en un autre qui code pour un acide aminé (AA) différent, ce qui change la fonctionnalité de la protéine.
 - ° Mutation perte de fonction : la protéine perd sa fonction (mutation défavorable = délétère).
 - Mutation gain de fonction : la protéine acquiert une meilleure ou une nouvelle fonctionnalité (néofonction) (mutation favorable = bénéfique).
 - b) Mutation non-sens : apparition d'un codon-stop qui aboutit à un polypeptide tronqué (mutation généralement très défavorable).
 - NB Cas des mutations décalantes (insertions, délétions) qui décalent le cadre de lecture et modifient tous les codons à la suite de la mutation : la probabilité d'apparition d'un codon stop est alors très élevée.
- 2. Mutations neutres : mutations sans effet cellulaire.
 - a) Mutation touchant des zones non codantes du génome.
 - b) Mutation silencieuse : le codon est remplacé par un codon équivalent (grâce à la redondance du code génétique), ce qui ne modifie pas le polypeptide.
 - c) Mutation neutre avec modification d'AA: un nouveau codon codant pour un nouvel AA apparaît mais cet AA ne modifie pas la fonctionnalité de la protéine (raisons possibles: il est situé dans un domaine non stratégique de la protéine, ou bien c'est un AA avec des propriétés équivalentes à celui qu'il remplace...).



A FIGURE 31. <u>Une représentation arborescente des conséquences possibles de mutations.</u>
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

- Chez les unicellulaires tels que les Bactéries, qui se reproduisent par simple division, les mutations sont forcément transmises à la descendance.
- Chez les organismes pluricellulaires à reproduction sexuée, les mutations ne peuvent être transmises à la descendance que si elles touchent les cellules à l'origine des gamètes.
- Dans le cas des Métazoaires, il faudra ainsi qu'il s'agisse de mutations germinales (= touchant les ovogonies ou les spermatogonies).
- Cela ne veut pas dire qu'une mutation somatique sera forcément sans conséquence (certaines sont par exemple à l'origine de nombreux cancers) mais, dans ce cas, la mutation ne peut pas se répandre dans la population puisqu'elles ne sont pas transmissibles à la descendance.

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

Voir plus loi

- Dans les populations, les allèles sont soumis à deux forces évolutives qui conditionnent leur expansion ou leur extinction :
 - La sélection naturelle pour les mutations favorables ou délétères : les mutations favorables sont sélectionnées (les individus survivent mieux et se reproduisent mieux, transmettant ainsi leur patrimoine génétique) et les mutations défavorables sont contre-sélectionnées (= éliminées) (les individus ne se développent pas jusqu'à leur terme ou bien sont désavantagés par la suite et sont éliminés par l'environnement).
 - La dérive génétique qui, selon des lois de probabilité, fixe ou élimine au hasard les mutations neutres.

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

 Il s'agit ici surtout d'examiner les conséquences de dysfonctionnements méiotiques sur l'équipement chromosomique des gamètes et des individus ensuite générés à partir de ces gamètes suite à une fécondation.

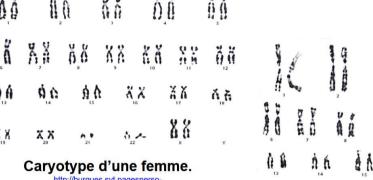
Les exemples pris dans cette partie le seront surtout chez l'Homme.

a. Rappels: notion de caryotype et caryotypes normaux

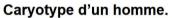
a. Notion de caryotype

- Le terme carvotype peut désigner deux choses :
 - Il peut s'agir du cliché microscopique des chromosomes d'une cellule pris en métaphase et classés par paires de chromosomes semblables (figure 32).
 - Par extension, il s'agit du nombre de chromosomes présents dans une cellule ou un individu. C'est alors un synonyme de l'expression « garniture chromosomique » qui tombe un peu en désuétude (quoiqu'elle demeure employée par le programme).

β. Des caryotypes diploïdes normaux humains



orange.fr/troisieme/unite_diversite/caryotypes.html/ (consultation janvier 2012)



http://burgues.svt.pagespersoorange.fr/troisieme/unite_diversite/caryotypes.html/ (consultation janvier 2012)

A FIGURE 32. Caryotypes humaines diploïdes normaux.

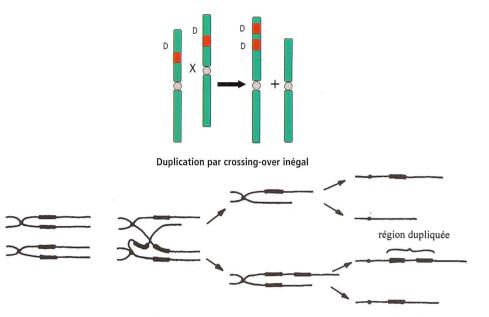
- Chez l'Homme, le caryotype normal comprend typiquement 23 paires de chromosomes (46 chromosomes au total) (figure 32) dont :
 - 22 paires d'autosomes ou chromosomes homologues au sens strict : ce sont des chromosomes ayant la même taille, la même organisation et portant les mêmes gènes (à quelques variations minimes près). Dans une cellule diploïde, tous les gènes autosomiques sont donc présents en double exemplaire : un allèle est hérité du gamète maternel et l'autre allèle est hérité du gamète paternel.
 - 1 paire de gonosomes ou chromosomes sexuels, identiques chez la femme (on les note XX) et différents chez l'Homme (on les note X et Y). Il existe toutefois des gènes communs entre les chromosomes X et Y.

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

- a. Les crossing-over inégaux, un processus permettant la duplication de gènes
 - Une duplication est la copie d'un petit fragment chromosomique et son ajout sur un autre chromosome; cela conduit à augmentation de la taille du chromosome et du nombre de gènes qu'il porte.
 - Un des mécanismes expliquant la duplication est le crossing-over inégal : alors que les CO sont normalement des recombinaisons homologues où la quantité d'ADN échangée entre chromatides est équivalente, un CO inégal est au contraire caractérisé par un échange déséquilibré de portions de chromatides entre chromosomes appariés : cela aboutit au raccourcissement d'un chromosome et à l'allongement de l'autre qui peut alors gagner un ou des

gène(s) (figure 33). Le ou les gène(s) en « surplus » ont ainsi été dupliqués sur ce chromosome.

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



A FIGURE 33. Deux schématisations d'une duplication de gènes par CO inégal.

D'après HARRY (2008) et POULIZAC (1999).

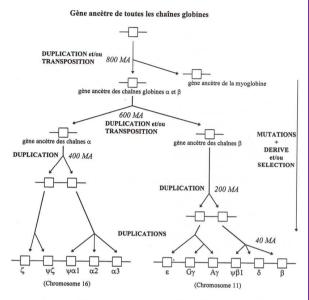
Il existe d'autres processus participant à la duplication de gènes, notamment la **transposition** (qui n'est pas au programme).

MEIOSE

Encadré C Le rôle des remaniements chromosomiques dans l'évolution

(Au-delà du programme : pour information – d'après mon cours de Capes)

- ◆ On a longtemps pensé (c'était le modèle des années 1960-1970) que l'évolution était une lente accumulation de petites mutations ponctuelles qui suffirait à expliquer l'origine de tous les gènes. Le développement fulgurant, lors des dernières décennies, des connaissances en biologie moléculaire et génomique a permis de comprendre que d'autres processus sont en jeu.
- Les remaniements chromosomiques sont à l'origine d'une augmentation du nombre de gènes au sein d'un même génome. Les phénomènes de duplication et de transposition (qui permet notamment au gène d'être copié sur un autre chromosome) sont des processus majeurs qui conduisent à la multiplication de gènes qui, après copie, subissent chacun leur évolution propre.
- ♠ L'ensemble des gènes présents au sein d'un même génome qui dérivent d'un même gène ancestral sont appelés gènes paralogues et forment une famille multigénique.



Les globines humaines, une famille multigénique D'après POULIZAC (1999)

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

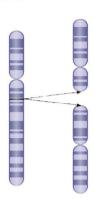
Des crossing-over inégaux voire anormaux (sans disjonction de chromatides, ou avec disjonction anormale des chromatides associées...) peuvent aboutir à des remaniements chromosomiques de grande ampleur. Chez l'Homme, de tels phénomènes sont souvent non viables mais, à l'échelle du monde vivant, la contribution de ce processus à l'évolution est importante (encadré C).

Il existe là encore d'autres processus permettant ces remaniements chromosomiques, notamment la **transposition** (qui n'est pas au programme).

- On peut distinguer (figure 34):
 - Les fissions de chromosomes où un chromosome est scindé en deux.
 - Les délétions qui sont des pertes de fragments chromosomiques.
 - Les insertions qui sont des adjonctions de fragments chromosomiques.
 - Les inversions qui sont des retournements de fragments de chromosomes.
 - Les translocations qui sont des échanges de fragments entre chromosomes.

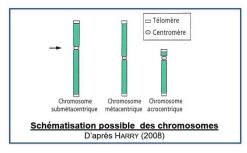
a. Fissions

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



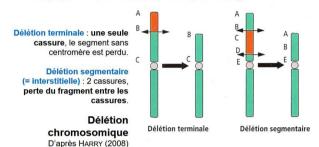
Fission chromosomique
D'après la thèse de C. LEMAÎTRE (2008)

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



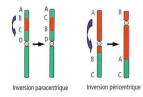
b. Délétions

Un délétion est la perte d'un segment chromosomique.



c. Inversions et translocations

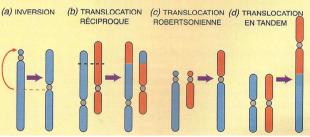
♦ Notez que les translocations roberstsoniennes et les translocations en tandem aboutissement à des fusions de chromosomes.



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)

A FIGURE 34. Remaniements chromosomiques. Sources variées.

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

 Les modifications du caryotype sont des modifications du nombre de chromosomes dans les cellules. Elles sont généralement classées parmi les mutations chromosomiques (au sens large) par la plupart des auteurs.

Là encore, la méiose n'est pas le seul processus possiblement responsable de ces mutations.

a. Les aneuploïdies, des caryotypes anormaux provenant souvent de nondisjonctions de chromosomes homologues ou de chromatides lors de la méiose

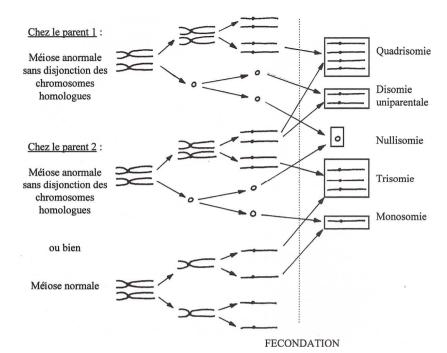
- Les aneuploïdies sont des situations où le caryotype diploïde de l'individu est anormal et présente un ou plusieurs chromosomes en plus ou en moins.
- On distingue ainsi :
 - les monosomies : il n'y a qu'un seul chromosome pour une « paire » de chromosomes donnée.
 - les trisomies : il y a 3 chromosomes pour une « paire » de chromosomes donnée.
 - les tétrasomies (= quadrisomies) : il y a 4 chromosomes pour une « paire » de chromosomes donnée.
 - les nullisomies : il n'y a aucun chromosome pour une « paire » de chromosomes donnée.
- Bien souvent, ces anomalies caryotypiques ne sont pas viables et provoquent un avortement spontané, mais quelques-unes sont viables, notamment celles qui touchent les chromosomes sexuels (tableau III).

▼ TABLEAU III. Remaniements chromosomiques viables* chez l'espèce humaines.

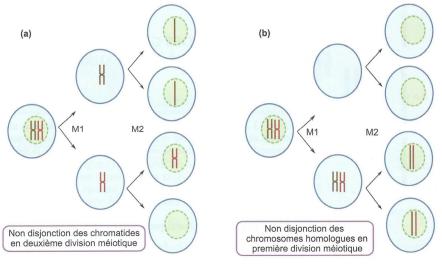
* Il existe toutefois toujours des effets phénotypiques plus ou moins lourds.

ANOMALIE (Nombre de chromosomes)	Fréquence	Phénotype associé	
Aneuploïdies autosomiques			
Trisomie 21 (47)	1/700	Syndrome de Down	
Trisomie 18 (47)	1/5 000	Syndrome d'EDWARDS	
Trisomie 13 (47)	1/20 000	Syndrome de PATAU	
Aneuploïdies gonosomiques			
Trisomie XXY (47)	1 homme / 1 000	Syndrome de KLINEFELTER : phénotype masculin altéré	
Monosomie X (45)	1 femme / 2 500	Syndrome de TURNER : phénotype féminin infertile	
Trisomie XYY (47)		Habituellement asymptomatique : phénotype masculin	
Trisomie XXX (47)		Habituellement asymptomatique : phénotype féminin	

Les aneuploïdies sont souvent le résultat d'une fécondation impliquant un ou deux gamètes résultant d'une méiose anormale où est intervenue une non-disjonction d'une paire de chromosomes en méiose I, ou bien une non-disjonction de chromatides en méiose II (figures 35-36).



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



A 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

- Les euploïdies sont des modifications du nombre de lots haploïdes complets de chromosomes d'une cellule ou d'un individu.
- On peut ainsi citer les états caryotypiques suivants :
 - L'haploïdie: n.
 La diploïdie: 2n.
 La triploïdie: 3n.
 La tétraploïdie: 4n.
 La pentaploïdie: 5n.
 L'hexaploïdie: 6n.
 L'octoploïdie: 8n.
- Les **euploïdies** peuvent avoir des **causes variées** (dont la production de gamètes où **toutes les paires** ont subi un **problème de disjonction** lors de la méiose).

Létales chez l'Homme, les euploïdies existent de manière viable voire sont répandues dans d'autres groupes de Mammifères (et également chez les espèces végétales), par exemple les Rongeurs (pensez aux Souris de Madère citées plus haut!), les 'insectivores' comme les Musaraignes... Il s'agit d'une voie d'isolement reproductif qui peut conduire à la spéciation et son importance évolutive ne doit pas être sous-estimée.

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

a. Notions de recombinaison génétique et de brassage génétique

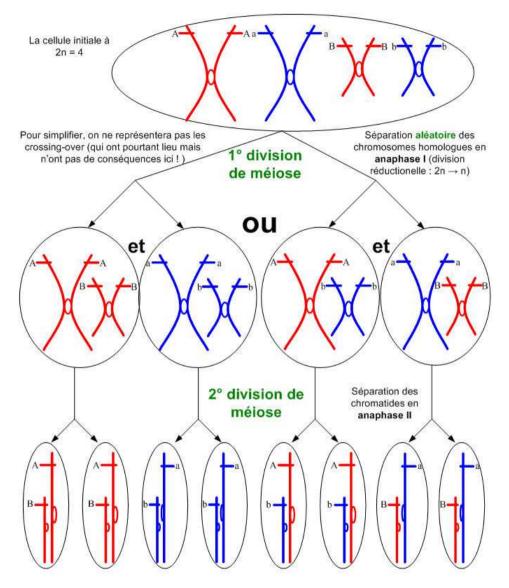
 Une recombinaison génétique est le mélange de deux génomes d'origines différentes. Dans le cas de la méiose, les deux génomes mélangés sont ceux des parents de l'individu dont les cellules réalisent la méiose.

Chacune des **cellules diploïdes** de l'individu contient, pour **chaque paire de chromosomes**, un **chromosome d'origine paternelle** et un **chromosome d'origine maternelle**. Toutefois, *la méiose ne va pas produire des cellules haploïdes avec uniquement des chromosomes paternels ou uniquement des chromosomes maternels*, mais un *lot haploïde composé d'un patchwork entre les deux génomes* : c'est en cela qu'on peut dire que les génomes jadis apportés par les gamètes parentaux sont recombinés lors de la méiose.

 On peut appeler brassage génétique l'ensemble des processus qui permettent cette recombinaison. Il comprend un brassage interchromosomique et un brassage intrachromosomique qui se superposent.

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

 Lors de l'anaphase I, on assiste à un brassage interchromomique qui correspond à la répartition aléatoire des chromosomes (recombinés ou non par crossingover) lors de l'anaphase I.



A FIGURE 37. <u>Un exemple de brassage interchromosomique seul pour une cellule initialement</u>

<u>à 2n = 4.</u> <u>http://svtmarcq.blogspot.fr/2012/09/le-brassage-genetique-et-sa.html</u>

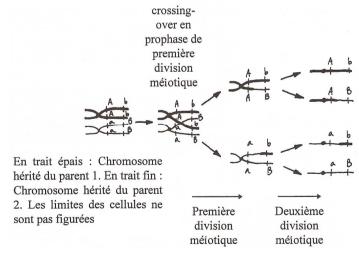
(consultation mai 2016). À produire par l'étudiant.

Conventionnellement, les chromosomes d'origine paternelle sont en bleu et les chromosomes d'origine maternelle sont en rouge.

- Le nombre de combinaisons possibles de chromosomes homologues paternels et maternels est égal à 2º où n est le nombre de paires de chromosomes de l'individu. Par exemple, chez l'Homme, le brassage interchromosomique seul peut produire 2º3 = 8 388 608 possibilités d'association des chromosomes! Il n'y a donc aucune chance de retrouver le gamète paternel originel ou le gamète maternel originel: il y a bien production d'une combinaison allélique nouvelle et originale; c'est une recombinaison.
- Pour représenter le brassage interchromosomique, il faut au minimum considérer une cellule à 2n = 4. On se propose de construire cet exemple à la figure 37.

y. Un brassage intrachromosomique lors de la prophase I

- Le brassage interchromosomique est rarement seul. Il s'y superpose très souvent un brassage intrachromosomique intervenu en amont, au niveau des chiasmas lors de l'appariement des chromosomes homologues en prophase I.
- i. Les *crossing-over* (CO) : des échanges habituellement réciproques de portions de chromatides entre chromosomes appariés en prophase l
- Les crossing-over (CO) (= enjambements) sont des échanges habituellement réciproques de portions de chromatides entre chromosomes appariés en prophase I.
- Ils permettent le brassage des allèles paternels et maternels lors de la prophase I et aboutissent à la production de chromatides recombinées (figure 38).



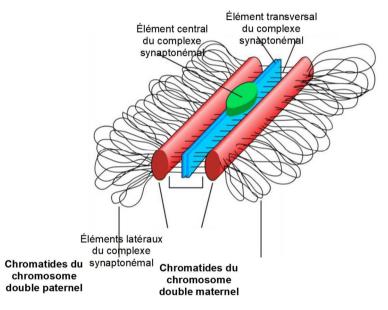
A FIGURE 38. Un crossing-over. D'après Poulizac (1999).

Des **gènes liés** ont été représentés de manière à manifester le **brassage allélique** résultant du **brassage intrachromosomique** dans cet exemple. À produire par l'étudiant.

À cause du brassage intrachromosomique, le brassage interchromosomique qui intervient en aval ne répartira pas vraiment des chromosomes maternels ou paternels mais plutôt des chromosomes contenant des portions paternelles et maternelles.

- ii. Un processus permis par le complexe synaptonémal et le nodule de recombinaison
- Lors de la prophase I, un complexe protéique complexe permet le rapprochement et l'appariement strict des chromosomes d'une même paire, formant comme une glissière fermée associant étroitement les deux chromosomes: c'est le complexe synaptonémal (figure 39).
- Ce complexe s'édifie au stade zygotène, est complet au stade pachytène on appelle alors synapsis l'appariement étroit des chromosomes qui en résulte – et se dissocie au stade diplotène, laissant les chromosomes appariés seulement attachés au niveau des chiasmas (revoir l'encadré B).
- Lorsque le complexe synaptonémal est complet (stade pachytène), des protéines se déplacent sur ce complexe et réassocient les chromatides par crossing-over: ce sont les nodules de recombinaison (figure 39).

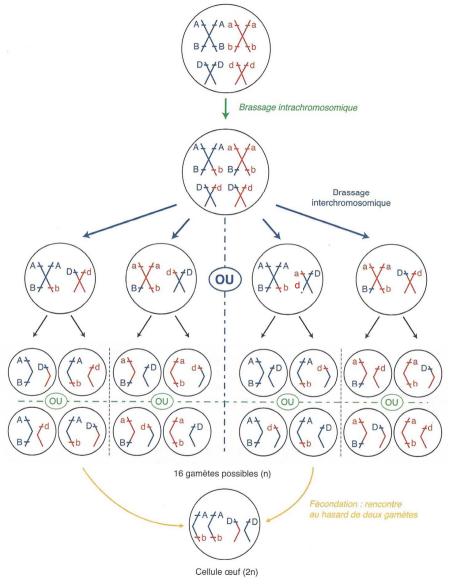
Les mécanismes précis des crossing-over sont explicitement hors programme. Il arrive qu'il n'y ait pas crossing-over.



A FIGURE 39. Complexe synaptonémal et nodule de recombinaison au stade pachytène de prophase I. http://www.quizz.biz/quizz-760747.html (consultation mai 2016)

- iii. Un processus non aléatoire qui a lieu au niveau de zones préférentielles : les points chauds de recombinaison
- On appelle points chauds de recombinaison les sites chromosomiques au niveau desquels s'effectuent préférentiellement les crossing-over. Ils contiendraient des séquences reconnues par les nodules de recombinaison. Plus on s'éloigne de ces sites et plus la fréquence des crossing-over décroît.
- Les mécanismes précis de contrôle des crossing-over sont encore à l'étude mais il semblerait qu'il se forme en moyenne 1-2 (rarement 3, rarement 0) CO par bivalent, toujours proches des points chauds ; les CO ne sont donc aucunement des phénomènes aléatoires, contrairement à l'idée courante parfois propagée dans le secondaire.

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



A FIGURE 40. Aspects génétiques de la reproduction sexuée : la genèse de diversité.

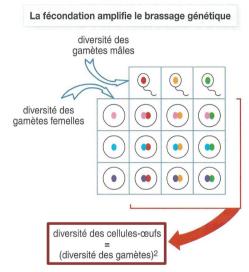
Superposition des brassages génétiques intra et interchromosomique + impact génétique de la fécondation. D'après SEGARRA et al. (2014).

- Finalement, le brassage génétique inter- et intrachromosomique permet à la méiose de produire des gamètes haploïdes originaux, porteurs de combinaisons alléliques nouvelles et uniques (figure 40).
- Et ce sont ainsi des gamètes originaux issus de deux parents différents qui subiront la fécondation, générant un zygote diploïde génétiquement original (figure 40).

b. Quelques aspects génétiques de la fécondation croisée

 La fécondation verra ses mécanismes explicités plus loin mais il s'agit ici seulement d'en souligner les conséquences génétiques, entre innovation et conservation.

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



A FIGURE 41. Le rôle de la fécondation dans la genèse de diversité génétique : la mise en commun alétaoire de deux génomes originaux de gamètes.

D'après Lizeaux, Baude et al. (2008).

 Ce sont des gamètes originaux issus de deux parents différents qui subissent la fécondation, ce qui génère un zygote diploïde génétiquement original où les allèles des gamètes sont combinés (figure 41). La fécondation est donc source de variabilité.

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

- La fécondation assure le retour à la diploïdie par la réunion de gamètes haploïdes possédant normalement chacun n chromosomes (sauf anomalies): la fécondation permet donc le maintien du caryotype de l'espèce au cours du cycle de vie (hors fécondations atypiques).
- Par ailleurs, comme la méiose est globalement un phénomène assurant des recombinaisons homologues, la fécondation intervenant en aval tend à stabiliser le nombre de gènes présents dans une espèce.
- Ces deux points tendent à montrer le caractère stabilisateur de la fécondation.

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

a. Définition

- On appelle transfert horizontal de gène un transfert génétique au cours duquel un organisme récupère du matériel génétique provenant d'un autre organisme sans en être le descendant.
- On peut aussi envisager l'idée <u>à l'échelle cellulaire</u> : c'est alors tout *processus par lequel une cellule intègre du matériel génétique provenant d'une autre cellule sans en être issue par division(s).*

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]).

 Un tel processus peut avoir lieu au sein d'une même espèce mais aussi entre espèces différentes.

b. Chez les Bactéries: transformation, transduction, conjugaison

Revoir le cours de **Biotechnologies**

- Chez les Bactéries, les transferts horizontaux sont extrêmement fréquents, souvent au sein de la même espèce¹ mais aussi possibles entre espèces plus ou moins éloignées. Ils comprennent principalement :
 - La transformation bactérienne, c'est-à-dire le transfert d'ADN entre Bactéries par passage dans le milieu extracellulaire. Le mécanisme exact est plus ou moins incompris mais pourtant utile en génie génétique pour produire des Bactéries génétiquement modifiées.

Parfois, le matériel **peut provenir de Bactéries mortes** vers des **Bactéries vivantes** comme l'a montré l'expérience historique de GRIFFITH (1928).

- La transduction bactérienne, c'est-à-dire le transfert d'une Bactérie à une autre par le biais d'un bactériophage (= virus bactérien). À la fin du cycle lytique, les virions peuvent « emporter » avec leur génome des tronçons de chromosome bactérien qui pourront ensuite s'insérer avec le génome viral dans une nouvelle Bactérie après infection.
- La conjugaison bactérienne, c'est-à-dire transfert d'une Bactérie à une autre par le biais d'un contact de cellule à cellule, souvent un pilus sexuel.
- Ces processus permettent un brassage génétique (= réassociation génétique = recombinaison), c'est-à-dire le mélange d'informations génétiques d'origines différentes. Cela « pallie » l'absence de reproduction sexuée chez les Bactéries ; on qualifie ainsi parfois ce brassage génétique partiel dû aux transferts horizontaux de parasexualité. Il y a donc bien des brassages de gènes chez les organismes procaryotes.

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

- Chez les Eucaryotes, les transferts génétiques horizontaux semblent plutôt rares mais se rencontrent tout de même à l'échelle de l'évolution.
- On peut citer :

-

- bien sûr les transferts de gènes qui se sont effectués entre le génome des organites semi-autonomes (dont nous pouvons rappeler qu'ils proviennent originellement d'endosymbioses de Bactéries) et le génome nucléaire eucarvote.
- mais on connaît aussi des exemples de transferts horizontaux entre espèces eucaryotes parfois très éloignées phylogénétiquement (figure 42).
- Les mécanismes de ces transferts restent à l'étude.

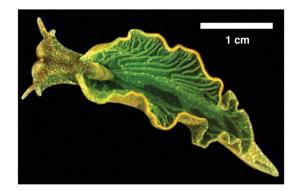


FIGURE 42. Elysia chlorotica.

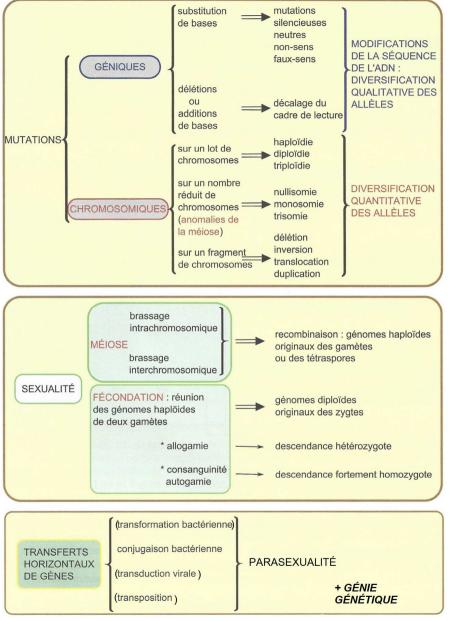
http://www.forumfr.com/sujet417119-transfert-horizontal-de-genes.html (consultation 2012)

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 ceufs 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

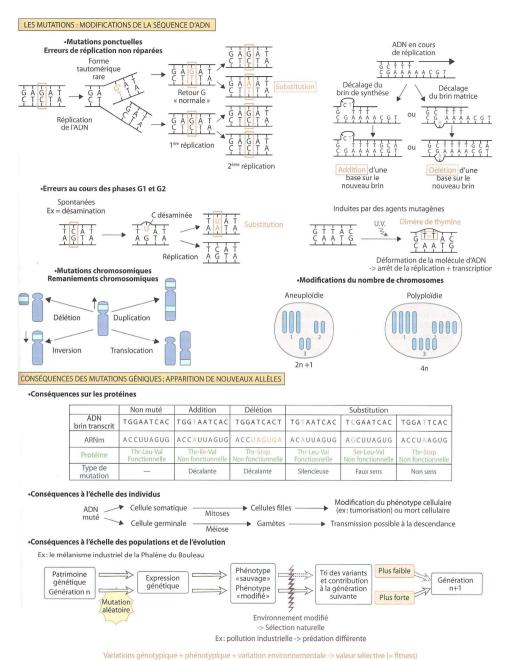
À l'issue de cette partie, il peut enfin intéressant de faire un **bilan** sur l'ensemble des **processus générateurs de diversité génétique** (figures 43-44-45).

¹ Certains auteurs proposent même de définir l'espèce bactérienne par la *capacité à effectuer fréquemment des transferts génétiques horizontaux* (reste que cette « fréquence » ne met personne d'accord !).



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

(...) = pas au programme (transposition, transformation, transduction)

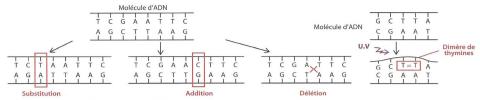


A FIGURE 44. Les mutations au sens large. D'après SAINTPIERRE et al. (2017).

LES MUTATIONS : DES MODIFICATIONS DE LA SÉQUENCE D'ADN

· Mutations ponctuelles spontanées

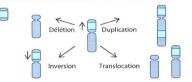
· Induites par des agents mutagènes



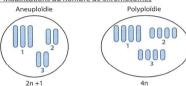
· Conséquences : apparition de nouveaux allèles

	Non muté	Addition	Délétion	Substitution		
ADN Brin transcrit	TGG AAT CAC	TGG TAA TCA	TGG ATC ACT	TGT AAT CAC	TCG AAT CAC	TGG ATT CAC
ARN _m	ACC UUA GUG	ACC AUU AGU	ACC UAG UGA	ACA UUA GUG	AGC UUA GUG	ACC UAA GUG
Protéine	Thr - Leu - Val fonctionnelle	Thr - Ile - Ser 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

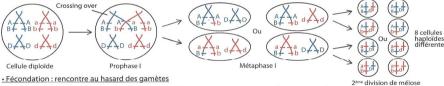
· Mutations chromosomiques remaniements chromosomiques











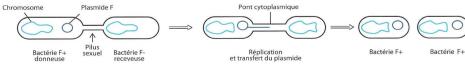
· Fécondation : rencontre au hasard des gamètes

Génotype Génotype gaméte	$(\underline{AB}, \underline{d})$	$(\underline{Ab},\underline{d})$	$(\underline{aB},\underline{D})$	(<u>ab</u> , <u>D</u>)
(<u>AB</u> , <u>d</u>)	$\left(\frac{AB}{AB}, \frac{d}{d}\right)$	$\left(\frac{Ab}{AB}, \frac{d}{d}\right)$	$\left(\frac{aB}{AB}, \frac{D}{d}\right)$	$\left(\frac{ab}{AB}, \frac{D}{d}\right)$
$(\underline{Ab},\underline{d})$	$\left(\frac{AB}{Ab}, \frac{d}{d}\right)$	$\left(\frac{Ab}{Ab}, \frac{d}{d}\right)$	$\left(\frac{aB}{Ab}, \frac{D}{d}\right)$	$\left(\frac{ab}{Ab}, \frac{D}{d}\right)$
$(\underline{AB},\underline{D})$	$\left(\frac{AB}{aB}, \frac{d}{D}\right)$	$\left(\frac{Ab}{aB}, \frac{d}{D}\right)$	$\left(\frac{aB}{aB}, \frac{D}{D}\right)$	$\left(\frac{ab}{aB}, \frac{D}{D}\right)$
$(\underline{ab},\underline{D})$	$\left(\frac{AB}{ab}, \frac{d}{d}\right)$	$\left(\frac{Ab}{ab}, \frac{d}{D}\right)$	$\left(\frac{aB}{ab}, \frac{D}{D}\right)$	$\left(\frac{ab}{ab}, \frac{D}{D}\right)$

Exemple d'échiquier de croisement 16 cellules filles diploïdes différente

TRANSFERT HORIZONTAL DE GÈNES

ex : la conjugaison chez les eubactéries



A 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)

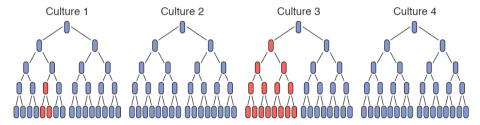
 En 1943, les Américains Salvador Luria (1912-1991, né Italien) et Max Delbrück (1906-1981, né Allemand) concoivent une expérience (dite « test de fluctuation ») permettant de déterminer si les mutations sont induites par l'environnement ou pré-existent à l'adaptation.

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

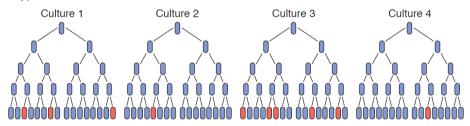
- Les scientifiques partent des constats suivants :
 - Une culture en suspension d'E. coli. mise en présence d'un virus (le phage lambda), s'éclaircit en quelques minutes en raison d'une lyse des Bactéries sensibles par le phage.
 - Au bout de quelques heures ou jours. la culture devient à nouveau trouble. signe d'une multiplication de Bactéries selon toute vraisemblance résistantes
- On se demande alors quelle est l'origine de la mutation codant cette résistance.

2. Les hypothèses testées : mutation induite ou spontanée

Hypothèse 1: MUTATION SPONTANÉE



Hypothèse 2: INDUCTION



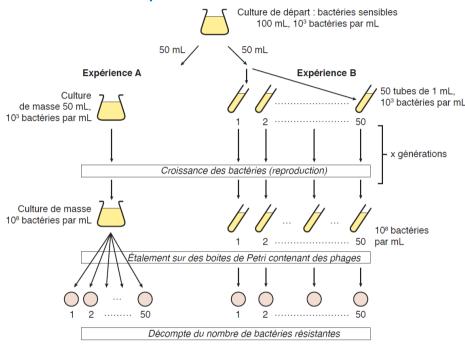
Hypothèse 1: MUTATION. Selon le moment de l'apparition de la résistance, la culture finale contient un nombre variable de résistants.

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.

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

- Les deux hypothèses testées par les auteurs (figure 46) sont les suivantes :
 - Soit la mutation est spontanée; dans ce cas, la mutation apparaît aléatoirement et on s'attend à des populations de Bactéries résistantes en nombre variable entre cultures différentes.
 - Soit la mutation est induite par la présence des phages; dans ce cas, on s'attend à des effectifs de Bactéries résistantes semblables entre les différentes cultures.

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 10³ 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 10⁸ 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.

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

- Pour réaliser cette expérience, les auteurs appliquent le protocole de la figure 47.
 L'étalement sur boîte de Petri des prélèvements doit montrer :
 - Dans le cas de la <u>mutation aléatoire</u>: un nombre <u>différent</u> d'individus résistants entre les <u>cultures provenant</u> de l'erlenmeyer A et les cultures provenant des tubes B.

 Dans le cas de la <u>mutation induite</u>: un <u>nombre équivalent</u> d'individus résistants entre les cultures provenant de l'erlenmeyer A et les cultures provenant des tubes B.

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

▼ TABLEAU III. <u>Résultats de l'expérience de Luria & Delbrück (1943)</u>. 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

 On constate (tableau III) que la variance de l'expérience B (tubes séparés) est beaucoup <u>plus élevée</u> 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 <u>nombre de résistants différents</u>: clairement, l'hypothèse de la mutation spontanée et aléatoire est validée.

Cette expérience valut à leurs auteurs le Prix Nobel en 1969

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

- La variation génétique, quelle que soit la modalité qui la génère, est globalement générée au hasard (par mutation, ponctuelle / étendue / caryotypique, ou recombinaison).
- Si celle-ci est transmissible à la descendance, alors les forces évolutives vont en assurer la permanence ou la disparition dans les populations.

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

 Dans cette partie, on s'intéresse au devenir des variations génétiques au sein des populations: à quelles conditions et selon quelles modalités perdurent-elles ou sont-elles éliminées?

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

 Les forces évolutives sont au nombre de quatre et c'est leur combinaison qui impacte le polymorphisme des populations et donc leur évolution.

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

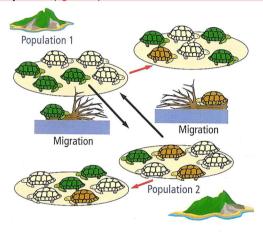
Inversions et translocations

Duplications

- Transposons et transposition [non abordés]
- Aneuploïdies (rarement bénéfiques)
- Euploïdies
- Les mutations n'ont pas toutes le même effet sur les individus : elles peuvent être bénéfiques, neutres ou délétères...
- Notez qu'à l'échelle de quelques générations, les mutations peuvent être facilement négligées mais, à l'échelle de nombreuses générations et de toute l'évolution, il s'agit d'un phénomène majeur puisque c'est la source de nouveauté génétique.
- Il s'agit donc d'un facteur qui augmente le polymorphisme.

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

- Les migrations désignent les échanges d'individus d'une population à une autre (migration unidirectionnelle) ou entre populations (migration multidirectionnelle).
- Les migrations engendrent des mouvements d'allèles entre populations qu'on appelle 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).



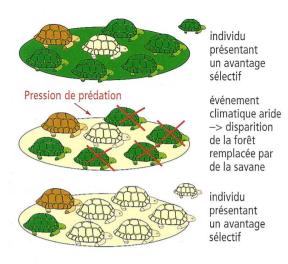
Les migrations atténuent la différenciation génétique entre les populations.

A FIGURE 48. Effet homogénéisant des migrations sur le polymorphisme: vision théorique.

D'après HARRY (2008).

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

- La plupart des exemples connus de sélection microévolutive (exemple de la Phalène du Bouleau...) montrent plutôt une limitation du polymorphisme par la sélection naturelle : 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).
- Concrètement, les individus possédant l'allèle bénéfique vont vivre plus longtemps, mieux armés pour résister dans la compétition pour les ressources avec leurs congénères ou dans leur adaptation à leur environnement. S'ils vivent plus longtemps, ils ont plus de chances de se reproduire et leurs descendants sont eux-mêmes mieux armés dans la « lutte pour la vie » (expression darwinienne). L'allèle bénéfique confère donc un plus grand succès reproducteur à ses détenteurs qu'aux autres individus de la population qui sont désavantagés et tendent à disparaître. C'est la sélection naturelle.



Dans cette population hypothétique de tortues polychromatiques, l'homochromie est un avantage sélectif face à une pression de prédation.

A FIGURE 49. Effet réducteur de la sélection naturelle sur le polymorphisme : vision théorique.

D'après HARRY (2008).

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

- La dérive génétique désigne la propagation aléatoire d'un allèle dans une population. Une approche statistique et probabiliste permet d'estimer la probabilité qu'il se répande ou soit éliminé de la population.
- Cette probabilité dépend de la fréquence initiale de l'allèle et de la taille de la population : plus la population est petite, plus la dérive génétique agit, et agit rapidement.
- 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

 La sélection naturelle désigne fondamentalement la fixation ou l'élimination d'un allèle (ou d'un génotype) (ou de toute nouveauté génétique) dans une population en fonction de son caractère respectivement bénéfique ou néfaste.

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

 Nous l'avons évoqué plus haut, la <u>Phalène du Bouleau Biston betularia</u> est une espèce de Lépidoptère présente, en Grande-Bretagne, deux formes : une forme blanche typica et une forme mélanique carbonaria (revoir la figure 13).

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

À partir du XIX^e siècle, les entomologistes observent que la forme sombre devient plus fréquente à proximité des villes industrielles d'Angleterre; observée pour la première fois en 1848 dans la région de Manchester, cette forme sombre est devenue largement majoritaire en 1954 dans cette même région (plus de 98 % de la population). En raison de la pollution atmosphérique par les résidus de combustion du charbon, les troncs et les branches des arbres devenaient plus sombres (à la fois par les dépôts de fumée et probablement aussi par la disparition des Lichens plus clairs qui les recouvraient). Or ces papillons nocturnes se posent en journée sur les arbres. Un certain nombre d'études de terrain ont alors montré que le taux de survie des individus de type carbonaria était plus élevé que celui des individus de type typica, probablement parce que ces derniers étaient plus visibles aux yeux de leurs prédateurs oiseaux, lorsqu'ils se posaient sur les arbres devenus plus sombres.

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

- Le zoologiste britannique Bernard KETTLEWEEL (1907-1979) réalise, dans les années 1950 :
 - Des comptages précis, par marquage-recapture, des individus sombres et clairs dans une région polluée aux troncs sombres et une région peu polluée aux troncs clairs: il démontre clairement que la forme sombre est avantagée dans les régions polluées et que la forme claire l'est dans les régions peu polluées.
 - Des observations de relâchage de Papillons auprès d'affût d'Oiseaux où il observe clairement que la prédation par les Oiseaux explique largement le déclin de telle ou telle forme.

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

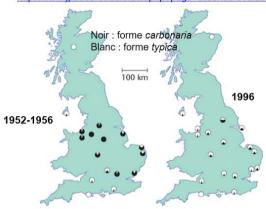
À partir de la fin des années 1960, ce phénomène s'inverse. La forme typica redevient fréquente dans les régions où elle s'était raréfiée (figure 13). C'est aussi à cette période que des efforts sont mis en place pour améliorer la qualité de l'air en Grande-Bretagne, efforts qui se traduisent notamment par une diminution des dépôts de pollution atmosphérique sur les troncs d'arbres. On voit ici une claire influence des pressions de sélection sur la fréquence d'un allèle.

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



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

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

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

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

 On peut appeler fitness (= valeur sélective = valeur adaptative) individuelle la capacité d'un individu à produire des descendants mâtures, viables et fertiles, relativement aux autres individus de la même population et au même moment.

Fitness = Survie × Fécondité

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

- La fitness d'un génotype est la contribution de ce génotype à la génération suivante, relativement aux autres génotypes (tableau IV).
 Il y a deux types de fitness génotypique :
 - Fitness absolue : rapport entre la fréquence du génotype entre une génération et la fréquence de ce génotype à la génération suivante.
 Notée w ου ω.

Fitness absolue w = fréquence (génération 1) / fréquence (génération 2)

 Fitness relative: rapport entre la fitness absolue w du génotype et la plus forte valeur de fitness absolue (w_{max}) observée dans la population.
 Notée W. Cette valeur est donc comprise entre 0 et 1.

Fitness relative W = fitness absolue w / fitness maximale w_{max}

▼ 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	p^2	2pq	q^2
Fitness absolue	$\omega_{_1}$	$\omega_{_2}$	$\omega_{_3}$
Fréquences génotypiques avec sélection	$p^2 \omega_1$	$2pq \omega_{_2}$	$q^2 \omega_3$

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

- Le succès d'un individu, d'un allèle ou d'un génotype dépend évidemment de l'environnement qui rend bénéfique ou néfaste les caractères exprimés.
- Comme l'environnement est fluctuant, c'est bien dans un contexte donné à un moment donné qu'une fitness est évaluée.

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

a. La sélection directionnelle : une réduction du polymorphisme

- On parle de sélection directionnelle lorsqu'un allèle est préférentiellement sélectionné par rapport à un ou plusieurs autres et que l'homozygotie est alors favorisée.
- Cette sélection, qui tend à homogénéiser les populations et réduire le polymorphisme, est la plus fréquente dans les cas de sélection connus. L'exemple du mélanisme industriel chez la Phalène entre dans cette catégorie.

b. La sélection balancée : un maintien du polymorphisme

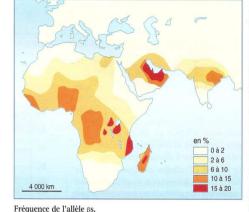
 On parle de sélection balancée lorsque la sélection tend à entretenir le polymorphisme.

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

 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 jeu-

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).

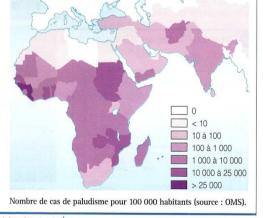


106.1 La drépanocytose est une maladie génétique plus fréquente dans certaines régions.

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.





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

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

On parle de superdominance lorsqu'il existe un avantage sélectif à l'hétérozygotie par rapport à l'homozygotie.

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.

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

- La sélection fréquence-dépendante est un mode de sélection naturelle où la fréquence d'un allèle ou d'un génotype impacte sa sélection.
- Deux situations sont alors possibles :
 - L'avantage du rare (sélection fréquence-dépendante négative) : les individus avec un génotype rare gagnent en survie ou en reproduction à cause de cette rareté.
 - L'avantage du fréquent (sélection fréquence-dépendante positive) les individus avec un génotype fréquent gagnent en survie ou en reproduction à cause de cette fréquence.

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)

- Quand il y a sélection sur un trait quantitatif, trois modalités sont possibles (figure 51):
 - La sélection directionnelle modifie la composition des populations en favorisant les phénotypes situés à une seule extrémité de la courbe normale de sélection.

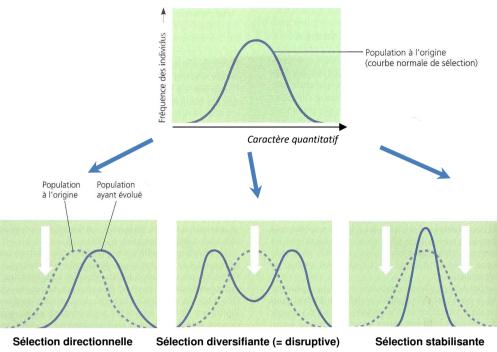
Statistiquement, il y a déplacement de la moyenne.

 La sélection diversifiante (= disruptive) modifie la composition des populations en favorisant les phénotypes situés aux deux extrémités de la courbe normale de sélection, ce qui aboutit à une répartition bimodale des phénotypes.

Statistiquement, il y a augmentation de la variance.

La sélection stabilisante (= purifiante) modifie la composition des populations en favorisant les phénotypes situés autour de la moyenne de la courbe normale de sélection, ce qui aboutit à un resserrement de la courbe autour de la movenne par élimination des phénotypes extrêmes.

Statistiquement, il y a diminution de la variance.



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

4. Les niveaux de sélection

 Un débat sur les niveaux auxquels s'exerce la sélection naturelle a agité les biologistes de l'évolution au XX^e siècle.

a. Au niveau de l'individu

 Le premier niveau est celui de l'individu : des phénotypes sont sélectionnés s'ils assurent un bon succès reproducteur et sont contre-sélectionnés dans le cas contraire.

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

- Même si des discussions existent sur le sujet, les scientifiques se rejoignent aujourd'hui pour dire que le gène est l'entité sur laquelle agit la sélection à l'échelles de plusieurs générations et donc de l'évolution. C'est la théorie du gène égoïste, notamment popularisée par DAWKINS.
- Les gènes sont ainsi des entités qui survivent aux organismes qui les portent et perdurent dans les générations : tout se passe comme si les gènes « s'efforçaient » de se propager au maximum dans les populations, les individus n'en étant que le véhicule provisoire en attendant de passer à la génération suivante. Les individus, dès lors, ont pour fonction de chercher à se reproduire le plus efficacement possible de manière à disperser au maximum leurs propres gènes.

c. Au niveau du groupe?

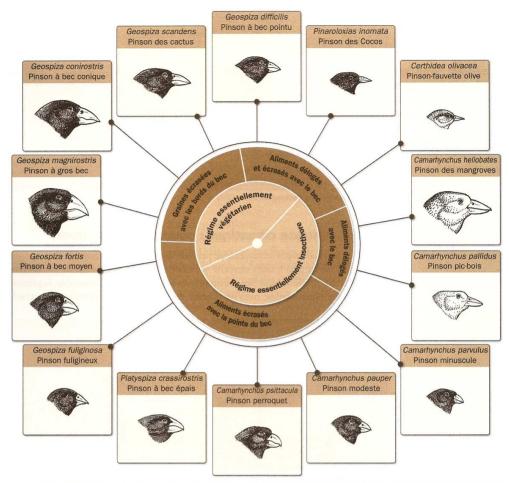
- Le gène égoïste peut sembler buter sur les comportements altruistes (c'est-à-dire les comportements de service apparemment désintéressé à des congénères) qui semblent opérer « pour le bien du groupe » ou « pour le bien de l'espèce ». On peut toutefois facilement montrer que cela reste dans le cadre du modèle du gène égoïste :
 - ➢ les individus entre lesquels s'exercent des comportements altruistes sont généralement apparentés : il est utile de favoriser la survie de congénères qui partagent des gènes avec soi puisqu'ils participent à la propagation de ses propres gènes. Cela explique que les Insectes vivant en société servent si bien leurs congénères et la reine de la colonie. Il y a sélection des gènes des individus étroitement apparentés ; c'est la sélection de parentèle. On parle de fitness inclusive pour désigner le succès reproductif total d'un individu qui dépend de la fitness directe (liée à la reproduction de l'individu) et indirecte (liée à la reproduction des individus apparentés).
- Même entre individus non ou peu apparentés, la coopération peut parfois favoriser la fitness propre des individus la pratiquant. Il existe de nombreux modèles sur ces sujets, que vous trouverez dans les ouvrages spécialisés.
 Exemple : modèle tit-fot-tat des Chauve-Souris vampires (encadré D page 38).

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
 - On appelle adaptation une structure ou un mécanisme physiologique qui confère une fonction utile à un organisme et qui a, pour cette raison, été sélectionné lors de l'évolution (car le gain de fonction représenté par la structure [ou le mécanisme] a augmenté le succès reproducteur de ses détenteurs et la structure [ou le mécanisme] s'est ainsi répandu dans les populations).

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

- Les Géospizes des Galápagos (figure 52 page suivante) (sont des espèces très proches d'Oiseaux présentes sur les îles Galapagos et qui avaient déjà frappé Darwin en son temps ; ce sont les fameux « pinsons de DARWIN ». Ils présentent un bec étonnamment adapté à leur régime alimentaire. DARWIN avait alors conclu à leur diversification à partir d'une espèce ancestrale venue du continent.
- L'adaptation du bec des Pinsons à leur alimentation et à leur milieu de vie est remarquable. Des changements microévolutifs montrant cette adaptation ont été étudiés par divers chercheurs, notamment Peter et Rosemary GRANT dans les années 1970. Ils montrèrent par exemple que, suite à une année de sécheresse, la taille du bec de G. fortis augmente dans les populations, assurant une meilleure efficacité dans l'ouverture des graines (plus dures et plus rares les années de sécheresse).



La radiation adaptative des pinsons de Darwin: ce diagramme permet d'appréhender l'extrême diversification dans la forme du bec de ces espèces en liaison avec l'exploitation des ressources alimentaires. Bien noter qu'il ne dit rien sur la phylogénie. (D'après P. R. Grant et B. R. Grant, 2008.)

▲ FIGURE 52. <u>Le bec des Géospizes</u>. D'après LECOINTRE *et al.* (2009).

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

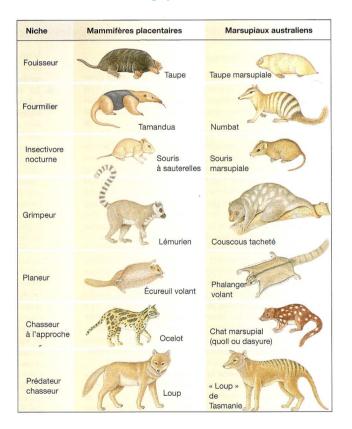
En 1979, les Américains Stephen Jay GOULD (1941-2002) et Richard C. LEWONTIN (1929) font remarquer que ce n'est pas parce qu'une structure remplit une fonction donnée que l'existence de cette structure est issue d'une sélection à cause du rôle prêté à cette structure, critiquant en cela le programme adaptationniste qui, selon eux, véhicule l'idée que l'évolution serait « optimale », ce qui est une vision panglossienne de l'évolution (les auteurs parlent de « paradigme panglossien » en référence au philosophe Pangloss dans Candide de Voltaire, personnage qui possède une philosophie simplifie et affirme notamment

- que « tout est au mieux dans le meilleur des mondes »). Les vraies adaptations sont donc difficiles à démontrer.
- Il existe ainsi des exaptations (terme proposé en 1982 par GOULD et Elisabeth VRBA) où la fonction actuellement remplie par la structure n'est pas la fonction initiale (qui était celle la structure lorsqu'elle a été sélectionnée).

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



Evolution convergente. Les marsupiaux australiens ressemblent aux mammifères placentaires qui occupent les mêmes niches écologiques dans le reste du monde. Ils ont évolué de manière isolée après la séparation de l'Australie des autres continents.

A FIGURE 53. <u>Évolution convergente chez les Mammifères</u>.

D'après LECOINTRE *et al.* (2009).

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

On appelle convergence évolutive une adaptation (morpho-anatomique, embryologique, comporte-mentale...) acquise indépendamment par des taxons non immédiatement apparentés et qui permettent de faire face à des contraintes environnementales similaires. Il s'agit d'un argument fort en faveur du caractère adaptatif de l'évolution.

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

- Selon la théorie de la niche écologique, une espèce ne peut occuper durablement une même niche écologique (= « position » écosystémique d'une espèce). Lorsqu'une niche est libre (cas de l'Australie où les Placentaires sont absents ; cas des extinctions), il est hautement probable qu'une espèce ayant des caractéristiques proches lui permettant d'occuper la niche « vacante » apparaisse.
- Cette espèce possède souvent des traits très semblables à l'espèce qui l'occupait auparavant.
- Dans les exemples illustrés ci-contre, une même « niche » est offerte à deux espèces occupant des zones géographiques différentes, on peut alors observer une évolution convergente dans ces milieux aux contraintes similaires (figure 53).

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'aurajent qu'à occuper en se diversifiant.

Encadré C Des convergences particulières : aposématisme et mimétisme

Au-delà du programme : pour information – d'après mon cours de Capes

Dans la nature, les animaux aux couleurs vives sont généralement des organismes dangereux pour les prédateurs (venimeux, parfois mortels...): cette caractéristique d'avertissement visuel de la dangerosité est appelée aposématisme. Les prédateurs évitent spontanément les animaux aposématiques, soit parce qu'ils ont appris à leurs frais que ces animaux étaient dangereux (après les avoir mangés et en avoir réchappé ou après avoir assisté au décès de congénères suite à la consommatation de ces animaux...) ou parce qu'ils sont programmés (génétiquement) à ne pas les consommer.

Certains organismes « imitent » ces colorations vives alors qu'ils sont parfaitement inoffensifs ou bien sont également dangereux et développent les mêmes couleurs qu'une autre espèce aposématique : c'est du **mimétisme**. On distingue

- ° le mimétisme batésien : une espèce inoffensive adopte l'apparence physique (motifs, couleurs, etc.) d'espèces nocives.
- ° le mimétisme müllérien : deux espèces toxiques développent de manière convergente des motifs et des couleurs d'avertissement similaires. Exemple des Syrphes imitant les Guêpes.
- ° l'automimétisme : une espèce imite le corps d'un prédateur. Par exemple, de nombreux Papillons ont, sur les ailes, des taches simulant un œil appelées ocelles. Cela permet de créer la surprise sur le prédateur et de donner à la proie le temps de fuir.
- ° le camouflage : une espèce développe une coloration semblable à son milieu la rendant difficilement détectable par les prédateurs. Exemple des Phasmes.



Guêpe Vespula vulgaris (Hyménoptère), espèce venimeuse D'après Wikipédia



Syrphe (Mouche) Episyrphus balteatus (Diptère), espèce inoffensive D'après Wikipédia

Encadré D Les comportements, un autre objet de l'évolution adaptative

Au-delà du programme : pour information – d'après mon cours de Capes

Depuis les années 1970 et surtout 1980, les comportements sont analysés en terme d'adaptation par les biologistes du comportement : en quoi un comportement augmente-t-il la survie et le succès reproducteur (fitness) de son détenteur ? Cette question est à la base d'une discipline nommée écologie comportementale ou éco-éthologie. Nous n'évoquerons que deux aspects : les liens entre apprentissage et sélection naturelle, la sélection sexuelle et la justification évolutive des comportements altruistes et sociaux.

a) Apprentissage et sélection naturelle

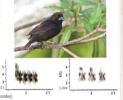
Dans la nature, la transmission de certains comportements est acquise au cours de la vie de l'individu et résulte donc d'un apprentissage (certains auteurs, dont le programme de Terminale S. parlent de transmission « culturelle »). Les comportements ne sont pas transmis génétiquement mais appris au contact des parents ou d'autres congénères, par imitation (exemple du chant des Oiseaux ci-contre).

Ces comportements sont tout de même soumis à la sélection naturelle de deux façons. Dans le cas du chant des Oiseaux :

- ° les Oiseaux sont sélectionnés par les partenaires sexuels en fonction de leur chant : les Oiseaux ayant appris un chant correct et « plaisant » sont donc reconnus par l'autre sexe et choisis. Il y a ici sélection d'un caractère non génétique.
- ° les Oiseaux ne sont capables d'apprentissage que s'ils possèdent les structures (notamment neuroniques) permettant cet apprentissage : la sélection des individus se fait donc aussi sur la présence de ces structures (sélection génétique).



La diversité du chant chez les pinsons.





Le chant du Diamant mandarin est caractérisé par des séries de sons rapidement répétés, chaque série étant séparée de la suivante par un bref silence. Chaque série de sons forme un motif caracté-risé par sa durée d'une part, le nombre et la fréquence des sons qui le constituen d'autre part. Un même motif peut se trouver répété dans une « phrase ».



a: Chant d'un Diamant mandarin adulte au moment où il a c: Chant du même Diamant mandarin (b), enregis

b: Chant d'un Diamant mandarin élevé en présence de l'adulte (a), d: Chant d'un Diamant mandarin adulte, élevé isolé-

enregistré au plus jeune âge. Doc. 2 La transmission du chant chez le Diamant mandarin.

Le chant des Oiseaux et sa transmission

LIZEAUX, BAUDE et al. (2012). Manuel SVT Te S (obligatoire). Bordas, Paris.

• b. La sélection sexuelle, une modalité de la sélection naturelle

La sélection sexuelle, parfois distinguée de la sélection naturelle (parce qu'elle ne sélectionne pas toujours des caractères sont l'avantage est immédiatement compréhensible), est en réalité une modalité de la sélection naturelle puisqu'elle favorise tout de même la sélection de caractères bénéfiques, quoique parfois indirects. La sélection sexuelle désigne la sélection des individus à cause de leur plus grande aptitude à réussir à s'accoupler, leur permettant d'assurer la transmission de leurs gènes.

On distingue deux grandes modalités :

- a. La sélection intrasexuelle : les individus d'un même sexe (souvent les mâles) mènent une compétition entre eux de manière à obtenir l'accès à l'autre sexe (souvent les femelles). Cette sélection peut prendre plusieurs modalités
- (1) Avant l'accouplement :
 - ° combats permettant d'obtenir ou de défendre une femelle ou un ensemble de femelles (les femelles sont alors une « ressource » défendable)
 - °° combats permettant d'obtenir ou de défendre des ressources nécessaires aux femelles (par exemple défense d'un
- °° premier arrivé, premier servi : cas chez de nombreux Invertébrés, chez les Amphibiens... (par exemple, le premier Crapaud à s'accrocher à une femelle s'accouplera avec elle) °° etc.
- (2) Après l'accouplement :
- °° compétition spermatique : quand une femelle s'accouple avec plusieurs mâles, il est fréquent que les spermatozoïdes se retrouvent en compétition dans l'accès aux œufs de la femelle.
- °° gardiennage post-copulatoire : le mâle surveille la femelle après l'accouplement (cas de nombreux Oiseaux par
- °° prolongation de la copulation : le mâle reste accroché à la femelle un temps supérieur au temps nécessaire à la transmission de gamète de manière à éviter son accouplement avec un concurrent.
- °° élimination de la possibilité d'un accouplement ultérieur par dépôt d'un substance bouchant les voies génitales femelles ou d'une phéromone permettant de dégouter les futurs prétendants...
- °° nettoyage du sperme des mâles s'étant précédemment accouplés (cas par exemple des Odonates ou des Requins qui présentent des structures permettant d'ôter le sperme des prédécesseurs) °° etc

B. La sélection intersexuelle

La sélection intersexuelle est la sélection, dans le cadre de l'accouplement, des individus d'un sexe (souvent les mâles) par l'autre sexe (souvent les femelles). L'intérêt est, pour les femelles, de maximiser leur succès reproducteur, et de maximiser la survie et la succès reproducteur de leurs descendants, de manière là encore à assurer la survie de leurs gènes dans les générations futures.

Cette sélection peut prendre de nombreuses modalités : les mâles sont sélectionnés sur des comportements de « séduction » (parades nuptiales par exemple), la taille de leur territoire, leur puissance physique (qui permettra d'assurer, par exemple, la protection des descendants ou une meilleure survie de ceux-ci puisqu'ils auront les gènes de leur père)...



Parade nuptiale du Paon D'après Wikipédia

Il à noter que les **bénéfices de la sélection intersexuelle** peuvent être <u>directs</u> (cas de la sélection sur la taille du territoire, la puissance physique, les ressources...) ou <u>indirects</u>. Dans ce second cas, il est remarquable de constater que sont sélectionnés des **comportements inutiles** (cas des parades ou des choix sur les couleurs...), voire apparemment néfastes à la survie...

Comment l'expliquer ? On a montré que les mâles d'Hirondelles avec une queue plus longue survivent moins bien que ceux avec une queue courte ; pourtant les femelles choisissent préférentiellement les mâles à la queue longue. La raison que, plus la queue est longue, plus les mâles sont résistants aux parasites (ce qui a aussi été démontré). Le caractère apparenment défavorable est donc en réalité un indice de la détention d'un caractère bénéfique. On admet aujourd'hui que les mâles qui peuvent s'autoriser une dépense énergétique à fournir des comportements ou des structures présentant un risque pour leur survie immédiate compensent ce risque par un ou des caractères favorisant davantage la survie de leur descendants.

c. Deux explications adaptatives des comportements altruistes et sociaux

° Le gène égoïste peut sembler buter sur les comportements sociaux et altruistes (c'est-à-dire les comportements de service apparemment désintéressé à des congénères) qui semblent opérer « pour le bien du groupe » ou « pour le bien de l'espèce ». On peut toutefois facilement montrer que cela reste dans le cadre du modèle du gène égoïste en ce sens où la fitness des individus est augmentée par ces comportements.

a. Augmentation de la fitness indirecte : la sélection de parentèle

> les individus entre lesquels s'exercent des comportements altruistes sont généralement apparentés: il est utile de favoriser la survie de congénères qui partagent des gènes avec soi puisqu'ils participent à la propagation de ses propres gènes. Cela explique que les insectes vivant en société servent si bien leurs congénères et la reine de la colonie. Il y a sélection des gènes des individus étroitement apparentés; c'est la sélection de parentèle. On parle de fitness inclusive pour désigner le succès reproductif total d'un individu qui dépend de la fitness directe (liée à la reproduction de l'individu) et indirecte (liée à la reproduction des individus apparentés).



Le comportement altruiste des Fourmis n'est pas évolutivement désintéressé D'après Wikipédia

B. Augmentation de la fitness directe : stratégies évolutivement stables

> Même entre individus non ou peu apparentés, la coopération peut parfois favoriser la fitness propre des individus la pratiquant. Il existe de nombreux modèles sur ces sujets, que vous trouverez dans les ouvrages spécialisés.

Exemple : stratégie tit-fot-tat (donnant-donnant) des Chauve-Souris vampires.



Un Vampire d'Azara

Desmodus rotundus

ALVAREZ © Dinosauria com

Les Vampires sont des Chauves-souris vivant en Amérique tropicale qui se nourrissent du sang d'autres Mammifères. Puisque les proies sont rares et qu'il lui faut souvent plusieurs heures pour en trouver une, la chauve-souris vampire peut avaler une énorme quantité de sang. Elles ont besoin de sang au moins une fois par jour mais n'en obtiennent pas forcément. Si l'une d'entre elles n'arrive pas à s'approvisionner, elle en obtiendra d'une congénère. Toutefois, si un autre jour une congénère est en manque se sang, ce sera à son tour de faire preuve de solidarité.

Pourquoi des tricheurs n'apparaissent-ils pas ? Un égoïste bénéfice de l'altruisme sans en faire preuve : il dépense donc de l'énergie pour lui seul et tire profit de celle des autres, c'est donc apparemment la stratégie la plus efficace à court terme. Sauf que si les tricheurs ont une fitness supérieure, ils vont se répandre dans la population qui ne comptera bientôt que des égoïstes... donc plus aucun individu ne donnera du sang et les individus, qui ne parviennent jamais à trouver du sang par eux-mêmes tous les jours, finiront par disparaître... La seule stratégie efficace et stable à long terme est donc le maintien du comportement altruiste : c'est une stratégie évolutivement stable.

Une stratégie évolutivement stable (evolutionary stable strategy ESS, terme inventé par le généticien britannique John Maynard SMITH et l'Américain George R. PRICE en 1973) est la conservation d'un comportement apparemment défavorable mais dont l'étude sur plusieurs générations révèle qu'il est la seule modalité à pouvoir perdurer en assurant la survie des individus (et leur succès reproducteur), ou au moins la meilleure solution permettent de maximiser cette survie à un niveau individuel.

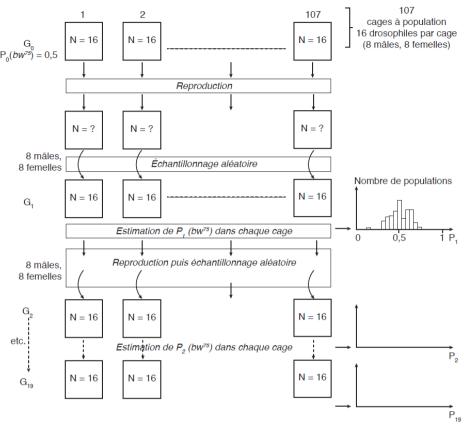
C. La dérive génétique, un tri aléatoire des variants

 La dérive génétique désigne la propagation aléatoire d'un allèle, allant jusqu'à sa fixation ou sa disparition, au sein d'une population. Une approche statistique et probabiliste permet d'estimer la probabilité qu'il se répande ou soit éliminé de la population.

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

- En 1956, le généticien Peter Buril publie une étude menée sur des Drosophiles Drosophila melanogaster.
- Il étudie un caractère monogénique, la couleur des yeux, dont il démontre préalablement qu'il n'est pas soumis à la sélection. Ce caractère est codé par un gène existant sous deux allèles: bw/5 et bw. Les homozygotes bw//bw ont les yeux blancs; les homozygotes bw/5/bw⁷⁵ ont les yeux orange vif et les hétérozygotes bw//bw⁷⁵ ont les yeux orange clair.
- Le scientifique élève alors isolément 107 populations de 16 individus : 8 mâles et 8 femelles, avec une fréquence de chaque allèle égale à 0,5.
- Enfin, alors que la population croît, 8 mâles et 8 femelles sont prélevés au hasard pour former une nouvelle population de 16 Mouches et l'opération est répétée 19 fois.



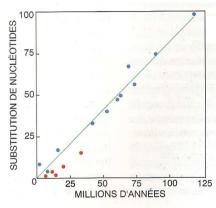
A FIGURE 54. Expérience de BURI (1956) : principe. D'après SEGARRA et al. (2015).

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 :
 - o Un maintien des deux allèles dans 49 populations (sur 107 finales);
 - Une fixation du seul allèle bw⁷⁵ dans 28 populations ;
 - o 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)

- Pour expliquer l'important polymorphisme observé dans des populations auquel semble s'opposer la sélection naturelle, le biomathématicien japonais Motoo KIMURA (1924-1994) propose en 1968 une théorie sur laquelle il travaille durant toute sa carrière: l'idée est que, à l'échelle moléculaire, la plupart des mutations sont neutres et sont donc stabilisées ou éliminées au hasard... C'est la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire.
- Cette théorie est bien vérifiée et étayée pour les parties non codantes de l'ADN mais aussi, avec des nuances, pour les parties codantes. Cette théorie est largement utilisée et mise à profit avec succès pour établir des phylogénies moléculaires (utilisation de méthodes de distance basées sur les horloges moléculaires ou de méthodes probabilistes). C'est un aspect majeur de l'évolution.



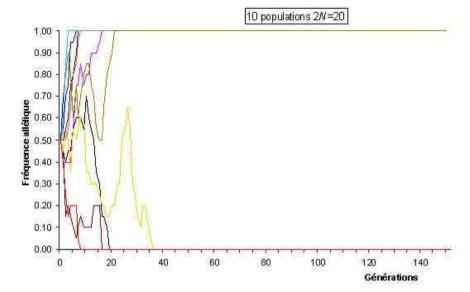
LE NOMBRE DE SUBSTITUTIONS de nucléotides, estimé à partir du nombre total d'acides aminés différents dans sept protéines de 16 paires de mammifères, est représenté en fonction du temps écoulé depuis la divergence des espèces de chaque paire. À l'exception des comparaisons incluant des primates (cercles 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.

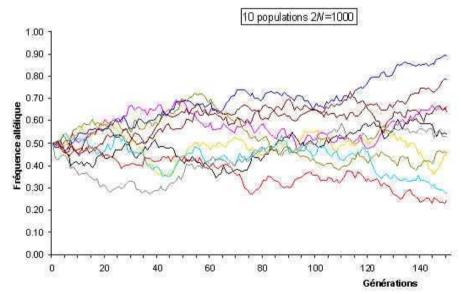
A FIGURE 55. <u>Une horloge moléculaire (sur les acides aminés ici)</u>.
D'après KIMURA *in* LE GUYADER (1998).

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)

- Une approche statistique et probabiliste permet d'estimer la probabilité qu'il se répande ou soit éliminé de la population.
- Cette probabilité dépend de la fréquence initiale de l'allèle et de la taille (effectif) de la population N: plus la population est petite, plus la dérive génétique agit, et agit rapidement (figure 56).





A 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)

 Cette probabilité dépend également du nombre d'individus reproducteurs qui contribuent effectivement (en se reproduisant) au pool d'allèles de la génération suivante qu'on appelle effectif efficace (noté Ne).

En effet, il semble évident que les **individus présents dans une population** mais qui **ne participent** <u>pas</u> à la reproduction (non viables, trop jeunes, trop âgés, ne trouvant pas de partenaire...) ne lègueront <u>pas</u> leurs allèles à la génération suivante et ne contribueront donc <u>pas</u> à la dérive génétique.

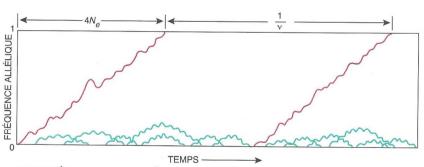
Ne est donc légitimement et logiquement inférieur à N.

 Dans la pratique, en cas de sex-ratio déséquilibrée, on montre que l'effectif efficace est donné par la formule suivante :

$$Ne = 4 \frac{N_m \cdot N_f}{N_m + N_f}$$

où N_m = effectif des mâles (reproducteurs) et N_f = effectif des femelles (reproductrices)

- 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).

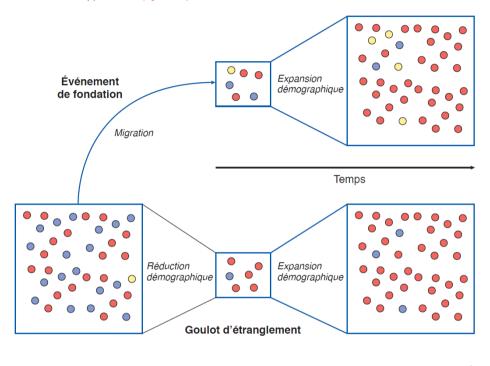


DES ALLÈLES MUTANTS (GÈNES VARIANTS) apparaissent au hasard dans une population. Leur fréquence fluctue dans le temps; la plupart sont éliminés (courbes vertes), mais certains se répandent dans la population et se fixent: leur fréquence atteint alors 100 pour cent (courbes rouges). Les études de génétique 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 $4N_c$. Le nombre de générations entre deux fixations est égal à l'inverse du taux de mutation ν .

A FIGURE 57. <u>Fixation d'un allèle par dérive dans une population</u>. 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 situations où les populations sont réduites sont, comme nous venons de le voir, propices à l'action de la dérive. On examine ici deux situations s'y apparentant (figure 58).



Temps

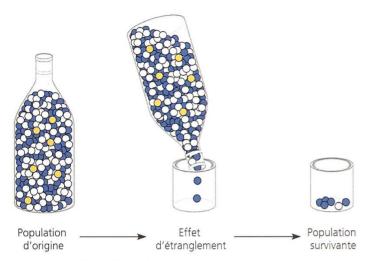
Les ronds figurent des copies de gènes à un locus, les couleurs différentes symbolisant les allèles. Goulot d'étranglement et effet de fondation ont les mêmes conséquences génétiques : réduction de la diversité et modification des fréquences alléliques entre la population « mère » et la population en 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.

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

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

 Lorsque, suite à un événement quelconque (catastrophe naturelle, accident...), une population est brusquement réduite à quelques individus, il y a conservation au hasard d'un pool génique alors que de nombreux allèles sont éliminés. C'est l'effet goulot d'étranglement (figures 58-59) qui diminue **brutalement la variabilité génétique** : la **population relictuelle** verra son évolution – notamment par **dérive** – partir de ce **pool génique initial**.

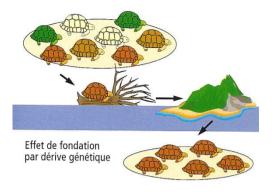


Effet d'étranglement: analogie. En agitant la bouteille de manière à ne faire glisser que quelques billes à travers le goulot jusque dans le verre, on peut représenter la réduction brutale et considérable d'une population décimée par une catastrophe naturelle. Le hasard fait que, dans la nouvelle population, les billes bleues sont surreprésentées par rapport aux billes blanches; quant aux billes dorées, elles sont carrément absentes. Dans une population réelle, l'effet d'étranglement diminue de la même façon la variabilité génétique.

A FIGURE 59. <u>Le bottleneck effect : une analogie avec une bouteille.</u>
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

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)

 On parle d'effet fondateur (= effet de fondation) (figures 58 et 60) quand une petite population (voire un individu femelle fécondé unique) migre et arrive sur une nouvelle aire de répartition sans entretenir de liens génétiques avec la population de départ. Les allèles présents dans cette petite population constituent un pool originel à partir duquel se fera l'évolution de cette population, notamment par dérive.



La composition génétique de la population fille sera différente de celle de la population mère suite à un effet de fondation par une seule femelle fécondée.

A FIGURE 60. Effet de fondation. D'après HARRY (2008).

4. Dérive et sélection : un équilibre ?

 Le polymorphisme est généralement d'autant plus élevé que les séquences concernées ont peu ou pas d'importance fonctionnelle pour les individus. La sélection semble opérer très fortement sur les gènes majeurs qui supportent peu d'altération alors que la dérive génétique s'applique très bien aux régions non codantes et pour partie seulement aux régions codantes...

Cette position conciliante entre sélectionnisme et neutralisme est globalement admise par la plupart des biologistes évolutifs aujourd'hui. Des tentatives de modélisation mathématique où la sélection et la dérive interviennent conjointement sont même tentées et tendent à être de plus en plus fines avec les calculs aujourd'hui permis par les ordinateurs : c'est ainsi que la chercheuse japonaise Tomoko Ohta propose en 1973 la théorie quasi-neutraliste de l'évolution moléculaire (nearly neutralist theroy of molecular evolution) qu'elle développera surtout à partir des années 1990. Ces recherches seront le point de départ de travaux de conciliation et d'affinage des modèles de génétique des populations qui, bien que complexes, rendent aujourd'hui bien compte de la conjonction des deux phénomènes dans les phénomènes micro-évolutifs.

 Notez que, même les gènes sur lesquels s'exerce une pression de sélection présentent aussi une part de dérive génétique (sur les introns ou dans la portion codante en cas de mutations non efficaces).

Dans la **génétique des populations classique**, on dit qu'un **caractère** (*on ne parle pas de gène !*) sera **soumis à la sélection naturelle s**i :

- Il est <u>héritable</u>, 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.
- Finalement, notons que les deux processus coexistent en réalité mais <u>leur prépondérance respective varie</u> selon la séquence concernée. Il est à noter qu'au niveau du phénotype (macroscopique), même les neutralistes reconnaissent que la sélection est prépondérante et assure l'évolution adaptative (c'est-à-dire l'acquisition d'innovations phénotypiques améliorant le succès reproducteur des individus).
- 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
 - Comme nous l'avons vu dans le chapitre 20, si l'on s'intéresse à l'histoire du vivant à l'échelle des temps géologiques, on constate qu'elle est ponctuée de brèves périodes où l'on assiste massivement à des extinctions d'espèces, appelées crises biologiques, qui transigent avec de longues périodes où les cortèges d'espèces sont relativement stables qu'on peut appeler stases évolutives. On dénombre de très nombreuses crises biologiques qui ont largement permis d'établir l'échelle des temps géologiques; parmi celles-ci, cinq grandes crises sont considérées comme maieures (tableau V).

La crise Crétacé-Tertiaire est la plus connue du grand public puisqu'elle a conduit à la disparition des 'dinosaures' (au sens traditionnel)!

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

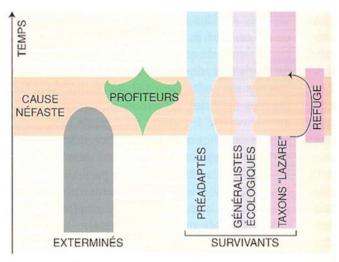
Les causes des crises sont multiples et souvent connectées :

- 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.

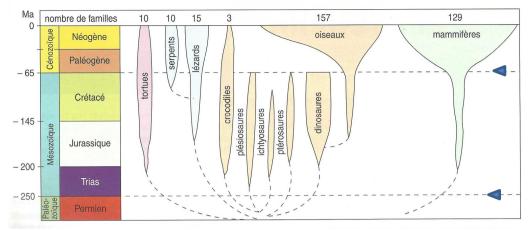


A FIGURE a. Typologie du « comportement » des espèces lors d'une crise biologique. Source exacte inconnue. Inspiré de LETHIERS (1998)

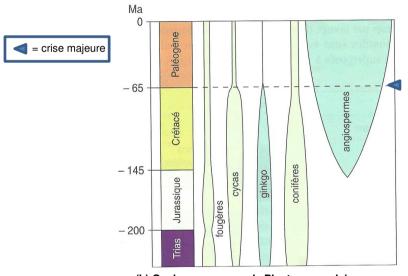
- > Au sein des **survivants**, trois catégories sont reconnues :
- Les préadaptés : ce sont les espèces ou groupes préexistants dont les caractéristiques leur permettent d'occuper les nouvelles niches écologiques générées par la crise.
- Les généralistes écologiques : ce sont les espèces ou groupes 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



(b) Quelques groupes de Plantes vasculaires

A FIGURE 61. <u>Histoire évolutive de quelques groupes taxonomiques montrant des radiations</u> 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.

▼ TABLEAU V. Les cinq grandes crises biologiques majeures [pour information]. D'après LETHIERS (1998)

	Cinq crises biologiques du Phanérozoïque	Ordovicien terminal	Dévonien supérieur	Limite Permien/Trias	Trias supérieur	Limite Crétacé/Tertiaire
NNUES JES	METEORITES	?	•	?	• •	• •
	VOLCANISME	?	?	• •	•	• •
	CHAMP MAGNETIQUE		?	•		•
CONN	COLLISION CONTINENTALE			• •		
0 00	REGRESSION	• •	• •	• •	•	•
CAUSES	VARIATIONS CLIMATIOUES	• •	• •	• •	?	•
	VARIATIONS DE SALINITE OU ANOXIE	• •	• •	• •	•	
	CHANGEMENTS PALEOGEOGRAPHIOUES	•	•	•	•	•

- Après une crise biologique qui fait donc diminuer « brusquement » la biodiversité spécifique (= ce qu'on appelle une extinction de masse), on assiste souvent à une diversification importante des espèces (spéciation massive) suite aux crises : ce sont des radiations évolutives (figure 61 : encadré E).
- 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.

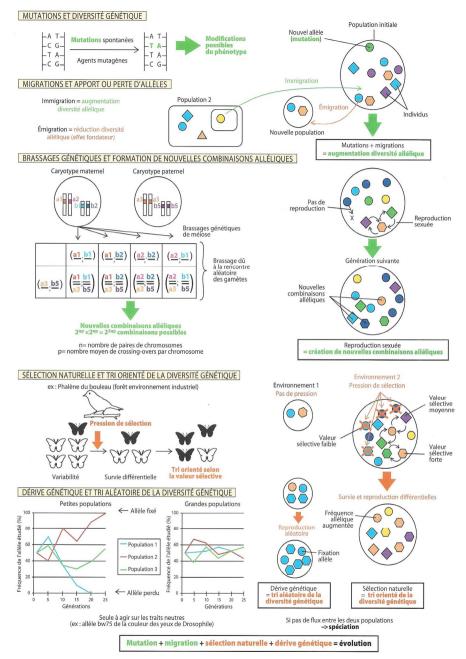
- On retiendra de le crise K-T (figure 61) les deux points suivants :
 - Les 'dinosaures' (pris dans leur sens classique et paraphylétique) ont subi une extinction de masse à la fin du Crétacé.
 - Les Mammifères et les Oiseaux ont alors subi une radiation au cours du Tertiaire, occupant les niches écologiques libérées.

b. La notion de dérive phylogénétique

- Dans le cas de la crise K-T :
 - Le fait que des niches écologiques se soient libérées lors de la crise K-T est dû au hasard
 - Le fait que les Mammifères aient été le groupe disponible pouvant occuper ces niches est dû au hasard.
 - Le fait que les Mammifères aient développé des innovations finalement sélectionnées et correspondant aux niches écologiques vacantes est dû au hasard.
- On peut appeler dérive phylogénétique le remplacement aléatoire, au cours des temps géologiques, de cortèges d'espèces par d'autres taxons.

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.



A 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?

 Comme nous l'avions vu dans le chapitre 22 (Phylogénie), l'espèce est le seul rang taxonomique pour lequel des tentatives d'objectivation existent, sans qu'aucune ne soit pleinement satisfaisante et ne recouvre toutes les réalités.

1. Une discussion ancienne... et insoluble

L'espèce (tableau VI page 46 + figure 63 page 47) est le seul groupe pour lequel une discussion âpre existe de longue date quant à sa possibilité d'être objectivée à partir de critères biologiques rigoureux et appréhendables scientifiquement, ce qui en ferait autre chose qu'une simple convention entre taxonomistes. Des conceptions variées (morphologique, biologique, évolutive, écologique...) de l'espèce s'affrontent, sans qu'aucune ne soit pleinement satisfaisante pour répondre à la diversité des situations rencontrées dans la nature.

Il existe des groupes de **rang inférieur à l'espèce** : **sous-espèce** (ssp.), **variété** (var.) et même les **cultivars** en nomenclature des plantes cultivées.

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

C'est un concept popularisé par Ernst MAYR (1904-2005): pour cet auteur, « les espèces sont des groupes de populations naturelles, effectivement ou potentiellement interfécondes, qui sont isolées reproductivement d'autres groupes semblables » (1942)

(2 critères donc : interfécondité des individus conspécifiques + isolement reproductif avec les individus d'autres espèces).

Si la **définition biologique de l'espèce** est le **concept le plus populaire** dans le grand-public ou les programmes du secondaire, il n'est **pas pour autant un concept complètement opérationnel** malgré son intérêt en génétique et en biologie évolutive.

b. Un concept pas toujours applicable: les limites

α. La difficulté de vérifier expérimentalement l'isolement reproducteur

 Appliquer strictement ce concept impliquerait de conduire de patientes observations sur chaque espèce pour démontrer l'isolement reproducteur d'avec les autres espèces.

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

- Comme le dit le titre, le concept est inapplicable :
 - Aux espèces eucaryotes ayant une reproduction exclusivement ou quasiexclusivement asexuée ou parthénogénétique sans mâles (ex. certains Insectes);
 - Aux espèces procaryotes qui ne font pas de reproduction sexuée (ce point est discuté plus loin).

y. L'inapplicabilité aux fossiles

 Il est évident qu'on ne peut pas vérifier l'isolement reproducteur d'organismes fossiles!

δ. L'existence d'hybrides interspécifiques fertiles

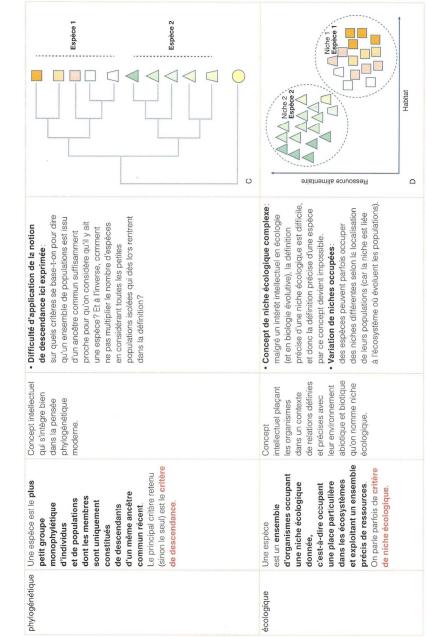
- Il existe des cas d'hybridation fertile où deux espèces, habituellement clairement séparées et ne se reproduisant pas entre elles, peuvent engendrer une descendance fertile.
- C'est le cas du croisement Chienne x Loup, qui peut s'expliquer ainsi :
 - Le caryotype des deux espèces est le même ; il n'y a donc pas d'incompatibilité chromosomique ;
 - Le Chien est lui-même issu, par sélection humaine, du Loup, ce qui en fait deux espèces extrêmement proches.

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

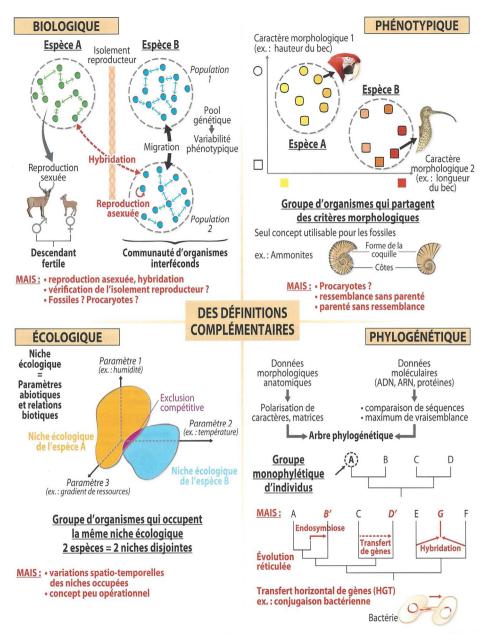
- Enfin, une des limites au concept biologique de l'espèce est de n'envisager les transferts génétiques que de manière verticale, c'est-à-dire dans le cadre d'une reproduction sexuée mobilisant des individus parentaux qui engendrent une descendance.
- En réalité, comme nous l'avons déjà souligné et y reviendrons plus loin, il existe des transferts génétiques horizontaux, c'est-à-dire des transferts génétiques au cours desquels un organisme récupère du matériel génétique provenant d'un autre organisme sans en être le descendant.
 Citons notamment :
 - Les phénomènes de conjugaison, transduction et transformation bactériennes (voir cours de Biotechnologies);
 - Les transferts génétiques ayant eu lieu au cours de l'évolution entre les organites semi-autonomes (mitochondries, plastes) et le génome nucléaire;
 - Les transferts génétiques horizontaux entre Eucaryotes, comme le cas de l'Élysie évoqué plus haut (page 27).

▼ 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.

auiea	du que j avais produit dans mes cours de Capes.	Les schemas ont été ajoutes par C. MEUNIEF
Schéma explicatif	Caracière 2	Espèce 2
Quelques limites et difficultés	• 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 tes importantes au sein d'une même espèce (variations géographiques, dimorphisma 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 una appréciation de 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 chevauchen pas.	- Difficulté de vérification de l'isolement reproducteur: appliquer strictement ce concept reviendrait à conduire de patientes observations sur toutes les especes décrites ou à décrite 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.
Intérêts de la définition	Concept très opérationnel dans la pratique taxonomique, en particulier pour les espèces fossiles (malgré ses limites, c'est concrètement le concept le luus utilisé dans le quotidien d'un systématicien);	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.
Définition et critères retenus	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.	Une espece 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 reproductifi). 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 .	morphologique = phénotypique	biologique



nuances conceptuelles Les quatre concepts développés offrent une vision « simplifiée »; il est possible de distinguer davantage de définitions et de nuano. Les symboles utilisés dans les figures représentent les caractéristiques des individus; deux caractères différents sont symbolisés, formes (carré ou traingle) et couleurs (vert ou orange).
Les formes et couleurs intermédiaires soulignent la part de variabilité intraspécifique qui rend difficile la délimitation des espèces. Les fleches 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).



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

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

- On peut parfois parler de parasexualité pour définir les transferts génétiques horizontaux entre organismes procaryotes. Ce terme met bien en évidence l'existence d'un brassage génétique au sein de ces organismes.
- Certains auteurs proposent de considérer comme appartenant à la <u>même espèce</u> les Bactéries capables de tels échanges génétiques, notamment par conjugaison.
- Il y a toutefois trois difficultés :
 - Toutes les espèces procaryotes ne font pas de parasexualité ;
 - Au sein d'une espèce, tous les individus n'en sont pas forcément capables ;
 - Il peut exister de tels échanges entre individus appartenant à des lignées assez éloignées.

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

a. Un concept basé sur la ressemblance morpho-anatomique

 Dans la pratique, le concept morphologique (sont conspécifiques des individus qui se ressemblent entre eux et qui présentent une « discontinuité » d'organisation avec les autres espèces) est le plus aisé à mettre en œuvre et le plus employé au quotidien par les taxonomistes.

b. Un concept qui présente des difficultés : les limites

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

 Les espèces jumelles (= espèces distinctes dont les individus n'échangent pas de matériel génétique entre elles mais qui sont tout à fait semblables morphoanatomiquement) ne peuvent être distinguées par le concept morphologique.

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

 Beaucoup d'espèces contiennent une variabilité intraspécifique importante, bien que les individus échangent bel et bien du matériel génétique; le concept morphologique peut alors conduire à séparer artificiellement des populations conspécifiques.

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

- Où commence et où s'arrête la ressemblance? La mise en œuvre du concept peut poser la question de sa mise en pratique par le systématicien.
- De plus en plus toutefois, les systématiciens utilisent des approches biométriques rigoureuses qui permettent de vérifier une absence de continuum morphologique entre deux ensembles de populations, indice de l'existence de deux espèces distinctes.

4. D'autres conceptions

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

- Le concept phylogénétique ou évolutif définit l'espèce comme le plus petit groupe monophylétique d'individus et de populations dont les membres sont uniquement constitués de descendants d'un même ancêtre commun récent.
- Dans les faits, ce concept très intellectuel est peu opérationnel: où fixer la limite du groupe de descendants au sein d'organismes qui sont nécessairement tous apparentés à un niveau variable? Et comment ne pas considérer comme espèces toutes les petites populations isolées qui, par simple séparation physique, n'échangent plus de gènes avec les autres populations alors qu'elles en seraient encore capables?

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

- Le concept écologique propose de concevoir l'espèce comme un ensemble d'organismes occupant une niche écologique donnée (c'est-à-dire une place donnée dans l'écosystème dans l'écosystème et exploitant un ensemble précis de ressources).
- Les limites sont les suivantes :
 - Malgré un intérêt intellectuel, la définition précise d'une niche écologique est compliquée, ce qui rend compliquée l'application du concept écologique.
 - Les niches occupées par une espèce donnée peuvent varier en fonction de localisation puisqu'une niche dépend de l'écosystème en présence (or une espèce peut occuper des écosystèmes variés).
- Toutefois, des différences écologiques peuvent être un indice parfois utilisé pour détecter des espèces séparées.

B. La genèse de nouvelles espèces : la spéciation

 On appelle spéciation l'apparition d'une nouvelle espèce par évolution. La spéciation est souvent envisagée par rapport à la définition biologique de l'espèce et suppose donc un isolement reproducteur entre des populations auparavant interfécondes.

1. La nécessité d'un isolement reproducteur

 La mise en place d'un isolement reproducteur repose sur des modalités possibles variées (tableau VII).

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

 L'isolement prézygotique est un isolement des individus entraînant une impossibilité de produire un zygote.

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

 On parle d'isolement précopulatoire dans le cas où la rencontre des partenaires est rendue impossible.

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

MÉCANISMES D'ISOLEMENT PRÉZYGOTIQUE

Isolement géographique



Les espèces vivent dans des zones différentes; elles sont souvent séparées par une barrière physique comme une rivière ou une chaîne de montagnes.

Isolement écologique



Les espèces vivent dans la même zone, mais elles occupent différents habitats et se rencontrent rarement.

Isolement temporel



Les espèces se reproduisent au cours de saisons différentes ou à des moments différents de la journée.

L'isolement comportemental



Les espèces diffèrent par leur parade nuptiale.

Isolement mécanique



Des différences structurales entre espèces empêchent l'accouplement.

Prévention de la fusion des gamètes



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

Hybrides non viables ou stériles



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

 On appelle vicariance la séparation en deux (par une barrière physique) de l'aire de répartition d'une espèce initiale menant à un isolement de populations.

ii. L'isolement écologique

 Les populations vivent au même endroit mais occupent des habitats différents de sorte qu'elles ne rencontrent pas ou peu.

iii. L'isolement temporel

 Les populations font leur cycle de développement de manière différée de sorte que la saison de reproduction de chacune est décalée par rapport à l'autre.

iv. L'isolement comportemental

 Les populations diffèrent par leur comportement reproducteur, par exemple par une parade nuptiale.

v. L'isolement mécanique

• Des différences structurales, souvent au niveau des pièces génitales, rendent l'accouplement impossible.

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

 Il existe une incompatibilité des gamètes (ex. non reconnaissance) ou du gamète mâle avec le tractus génital femelle qui aboutit à l'absence de fécondation.

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

L'isolement postzygotique est un isolement intervenant après fécondation à cause d'une létalité ou d'une stérilité des hybrides.
 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

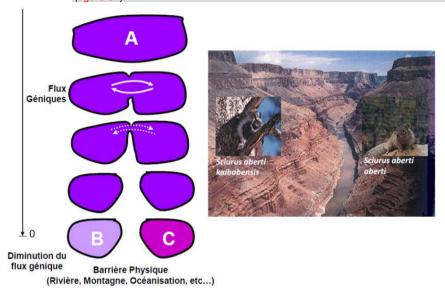
a. La spéciation par séparation géographique : la spéciation allopatrique (au sens large)

 On parle de spéciation allopatrique au sens large lorsque deux populations se scindent en espèces différentes suite à une séparation spatiale.

 a. 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)

 Dans la spéciation par vicariance (= spéciation allopatrique au sens strict), ce sont deux grands ensembles de populations qui se séparent suite à une séparation géographique prolongée due à une barrière physique limitant drastiquement les échanges d'individus (figure 64). Comme les populations sont ici assez grandes, la sélection naturelle y est généralement importante.

<u>Exemple</u>: 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).



A FIGURE 64. La spéciation par vicariance.

© M. BAILLY-BECHET, Univ. Claude Bernard, Lyon 1

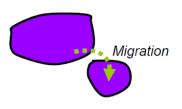
http://pbil.univ-lyon1.fr/members/mbailly/Intro Bio/1-diversite vivant.PDF (consultation avril 2019)

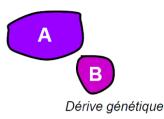
La vicariance est le fait, pour deux taxons, de posséder une aire de répartition disjointe sans échanges génétiques possibles entre eux à cause de cette séparation. Cela mène à une subspéciation puis une spéciation si les deux entités sont séparées suffisamment longtemps

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 : Moustigues du métro londonien, Drosophiles hawaïennes, Souris de Madère...)

- Rappelons qu'on parle d'effet fondateur quand une petite population (voire un individu femelle fécondé unique) migre et arrive sur une nouvelle aire de répartition sans entretenir de liens génétiques avec la population de départ.
 Les allèles présents dans cette petite population constituent un pool originel à partir duquel se fera l'évolution de cette population.
- De là, les nouvelles populations peuvent évoluer rapidement par dérive génétique (à cause de la petite taille de la population) et devenir une nouvelle espèce: on parle alors de spéciation par effet fondateur ou spéciation péripatrique (figure 65).





A 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)



A FIGURE 66. Spéciation rapide dans les archipels.

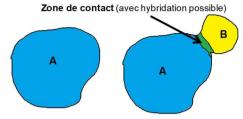
D'après CAMPBELL & REECE (2004)

NB Ce phénomène est particulièrement commun dans les endroits bien isolés comme les îles (voir exemples déjà traités : Drosophiles des îles Hawai, Souris de Madère...). Cela explique le très fort taux d'endémisme constaté dans les zones insulaires (figure 66).

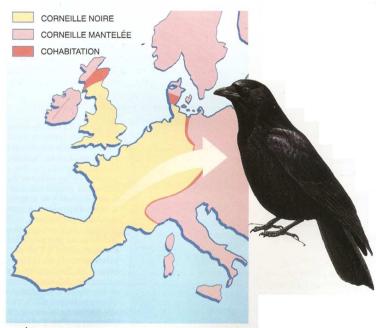
Le cas du Moustique métro londonien entre aussi dans cette catégorie.

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

- Dans la spéciation parapatrique, les populations en divergence ne sont pas totalement isolées géographiquement mais possèdent une zone de contact étroite (figure 67).
- La sélection naturelle a un rôle important dans ce mode de spéciation.



A 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 sousespèces, car elles occupent des territoires distincts, à l'exception d'une étroite bande où elles s'hybrident (en rouge).

A FIGURE 68. Spéciation parapatrique chez les Corneilles européennes.

D'après GÉNERMONT in LE GUYADER (1998)

Modèle de

la radiation

adaptative

dans les

archipels.

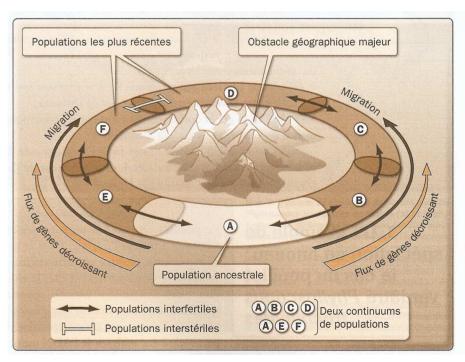
- Les migrations entre populations sont cependant limitées puisque ces dernières se perpétuent dans des conditions environnementales différentes (gradient climatique par exemple).
- Il est fréquent de rencontrer des hybrides dans la zone de contact.

<u>Ex</u>. Les deux sous-espèces de Corneille noire constituent une spéciation en cours selon ce type de modalité (figure 68).

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

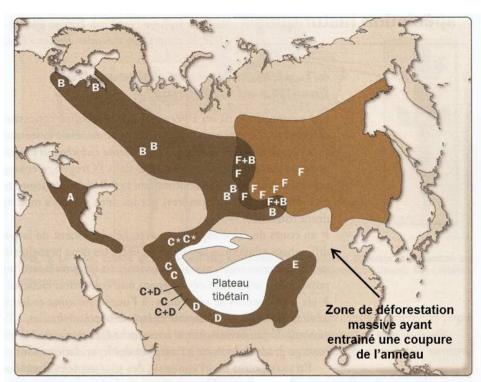
Nous avons déjà abordé les anneaux de spéciation dans la partie I (pages 11-12). Rappelons qu'on appelle anneau de spéciation la répartition large de différentes populations ou sous-espèces d'une espèce le long d'une bande circulaire autour de la planète ou d'un relief de telle sorte que les populations les plus éloignées sont interstériles (pas de descendance ou pas de descendance viable) mais les populations adjacentes sont interfertiles (descendance possible) (figure 16).

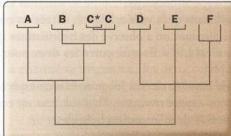
Les espèces en anneaux sont parfois présentées comme un cas d'école de spéciation parapatrique. D'autres auteurs présentent néanmoins les espèces en anneaux comme des spéciations sympatriques....



A FIGURE [16]. Structure théorique et interprétation évolution d'un anneau de spéciation.

D'après LECOINTRE et al. (2009)

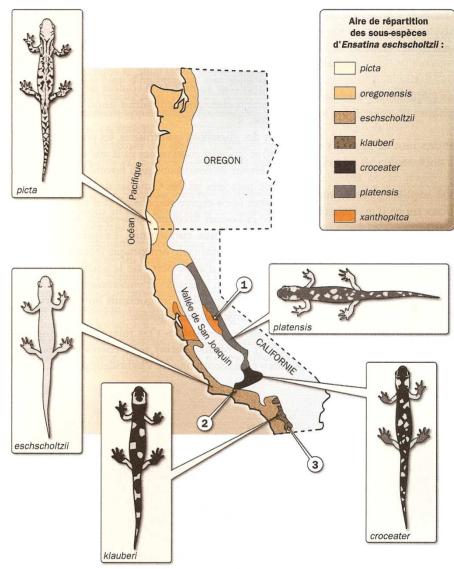




L'anneau de spéciation du pouillot verdâtre Phylloscopus trochiloides en Sibérie (a) et la phylogénie des différentes populations établies après analyse de l'ADN mitochondrial (b). A: Phylloscopus trochiloides nitidus B: Phylloscopus trochiloides viridanus; C et C*: Phylloscopus trochiloides ludlowi; D: Phylloscopus trochiloides trochiloides; E: Phylloscopus trochiloides obscuratus; F: Phylloscopus trochiloides plumbeitarsus. La zone la plus foncée est la zone de chevauchement des deux populations terminales de l'anneau. B (Phylloscopus trochiloides viridanus) et F (Phylloscopus trochiloides plumbeitarsus) pourraient être qualifiées d'espèces

différentes puisqu'il y a isolement reproducteur entre elles. En revanche, on n'observe pas un tel isolement entre C et D, entre D et E, entre E et F, et entre C et B, (D'après Barton et coll., 2007.)

A FIGURE 69. <u>L'anneau de spéciation du Pouillot verdâtre</u>.
D'après LECOINTRE *et al.* (2009)



. Le «faux anneau de spéciation» des salamandres californiennes *Ensatina eschscholtzli*. Les chiffres indiquent des points de contact entre des populations de deux versants différents de «l'anneau» (D'après Futuyma, 1998.)

A FIGURE 70. <u>L'anneau de spéciation des Salamandres californiennes</u>.

D'après LECOINTRE *et al.* (2009)

Exemple 1 : Le Pouillot verdâtre Phylloscopus trochiloides :

La population ancestrale serait la population D (on réalise des phylogénies moléculaires avec un gène pris chez différentes populations d'une même espèce que l'on corrèle avec leur localisation pour retrouver l'historique de la colonisation de l'aire de répartition, cela s'appelle de la phylogéographie). Les populations B et F ne reconnaissent pas les chants de l'autre et sont donc isolées reproductivement (figure 69).

Exemple 2 : : la relecture de l'anneau des Salamandres californiennes *Ensatina* eschscholtzii :

Classiquement, il s'agirait d'un anneau de spéciation partant du Nord pour aller vers le Sud avec des populations ayant contourné la Vallée de San Joaquín et s'hybridant aux points 1, 2 et 3) mais des travaux récents montrent des discontinuités génétiques importantes entre sous-espèces qui formeraient en fait un complexe d'espèces très proches : la spéciation aurait donc déjà eu lieu et les échanges génétiques seraient rares (il est probable, en effet, que des changements climatiques aient isolé les populations plusieurs fois, augmentant la divergence entre elles). L'interprétation moderne st donc celle de spéciations récentes plutôt que d'un anneau de spéciation. (figure 70).

J'ai laissé de côté **l'anneau de spéciation** classique des **Goélands holarctiques** dont la **taxonomie** est **très discutée** et ne fait **pas l'objet d'un consensus**.

b. La spéciation sans séparation géographique : la spéciation sympatrique

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

- On parle de spéciation sympatrique lorsqu'au sein d'une même population ou d'un même ensemble de populations, deux espèces se scindent sans qu'il y ait séparation géographique.
- Les mécanismes principaux, notamment chez les Animaux, sont les isolements prézygotiques qui peuvent intervenir suite à des mutations. Il s'ensuit des changements morpho-anatomiques ou comportementaux qui engendrent des appariements préférentiels entre certains membres d'une même population.

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.

B. Une possibilité de spéciation sympatrique par modification du carvotype

- Chez de nombreuses Plantes (où le phénomène est fréquent) et certains Animaux, l'évolution par polyploïdie et remaniements chromosomiques est une modalité importante de spéciation sympatrique ex. Blé).
- Le programme invite à examiner l'exemple des Spartines (genre Spartina) européennes, une espèce qui vit dans les milieux vaseux littoraux.
- i. La possibilité d'une variation du nombre de chromosomes par fissions ou fusion de chromosomes (exemple des Souris de Madère)
 - On peut noter parfois des phénomènes d'augmentation ou de réduction du caryotype menant parfois (en cas de non-létalité et de conservation) à des spéciations, suite à des événements de fission ou fusion de chromosomes.
 - Les Souris de Madère (revoir partie I : page 12) illustrent ce cas.

- ii. La possibilité de polyploïdisations : autopolyploïdisations et polyploïdisations par hybridation (allopolyploïdisations) (exemple des Spartines européennes)
- On parle de polyploïdisations lorsqu'un individu acquiert un génome comportant un lot de chromosome supérieur à 2n (3n, 4n...).
 → Cela peut être dû à une non réduction des gamètes, un cas de polyspermie (fécondations multiples), un doublement du nombre de chromosomes suite à une mitose mal opérée...
- On peut distinguer :
 - Les autopolyploïdisations qui sont des polyploïdisations à partir d'individus d'une même espèce.
 - Les allopolyploïdisations (= polyploïdisations par hybridation) qui sont des polyploïdisations à partir d'individus d'espèces différentes (les polyploïdes étant donc des hybrides).

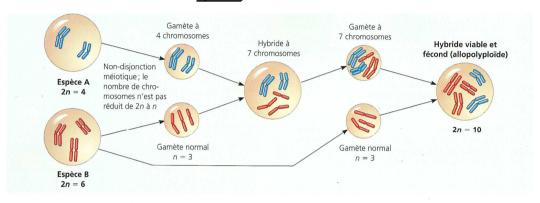


FIGURE 24.15 Un mécanisme de spéciation allopolyploïde chez certaines plantes. Les hybrides interspécifiques sont généralement stériles, car leurs chromosomes ne sont pas

homologues et ne peuvent s'apparier pendant la méiose. Cependant, les hybrides sont capables de se reproduire de façon asexuée. Le schéma montre l'un des mécanismes susceptibles de produire des hybrides féconds constituant une nouvelle espèce polyploïde. Celle-ci compte un nombre de chromosomes égal à la somme des chromosomes des deux espèces parentales.

A FIGURE 71. Un scénario de polyploïdisation par hybridation.

D'après LECOINTRE et al. (2009)

L'histoire des Spartines (figure 72)

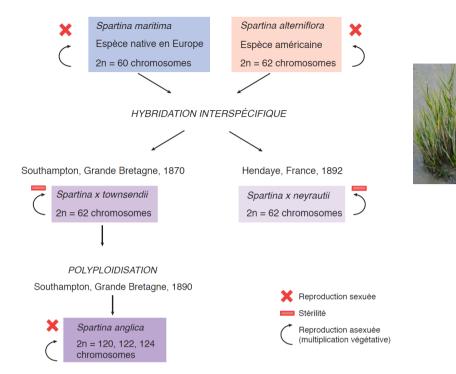
Les Spartines sont des Poacées vivant dans les vases littorales.

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.

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

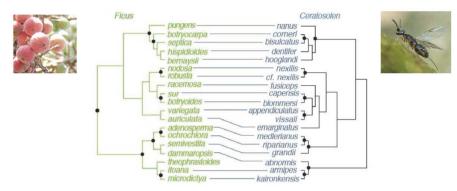
c. L'action des relations interspécifiques (notamment les relations étroites) sur l'évolution et la notion de coévolution

 Les relations interspécifiques, et notamment les relations durables à haute spécificité (symbioses ou parasitismes) peuvent engendrer une sélection mutuelle des protagonistes qui correspond à la co-évolution.

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

 Les phylogénies peuvent permettre de montrer une spéciation parallèle ou cospéciation d'organismes impliqués dans des relations interspécifiques étroites (prédation, parasitime, mutualisme...), particulièrement les interactions durables (parasitisme et symbiose essentiellement). On produit pour cela des phylogénies en miroir ou cophylogénies qui montrent la cospéciation (évolution en parallèle d'organismes impliqués dans des relations interspécifiques).

Les interactions interspécifiques étroites, durables et spécialisées que sont la plupart des symbioses ou des parasitismes sont des cas privilégiés d'observation de la cospéciation (figure 73) et de la coévolution.



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

A 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

 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.

y. Course aux armements et théorie de la Reine rouge

Les interactions des organismes avec l'environnement abiotique ou avec les congénères de la même espèce (sélection sexuelle, compétition pour les ressources...) ont longtemps été présentées comme les principaux moteurs de sélection naturelle et donc d'évolution. Dans un article de 1973 (pour lequel l'auteur dut créer une nouvelle revue scientifique car aucune autre n'accepta son papier), Leigh VAN VALEN rappelle et montre que les <u>relations interspécifiques</u> aussi sont un moteur important de sélection.

Van Valen constate que les taux d'extinction d'espèces sont constants dans l'évolution, ce qui laisse à penser que les nouveautés produites par l'évolution ne sont pas tellement plus efficaces dans la survie que les anciens attributs. L'auteur l'explique par une course aux armements, c'est-à-dire une course aux innovations, une course aux adaptations entre les espèces. Ainsi, si la sélection naturelle favorise les prédateurs les plus rapides, elle favorise aussi les proies les plus rapides, ce qui a pour résultat un rapport de forces inchangé entre les espèces. La course aux armements permet juste de « rester dans la course » et de survivre. Cela se vérifie particulièrement dans les interactions durables (symbioses, parasitisme...) où la spécificité de l'interaction favorise la coévolution.

De tempérament joueur, VAN VALEN baptise son hypothèse « la Reine rouge » (figure 74), en référence au personnage de Lewis Caroll dans De l'Autre côté du Miroir (suite d'Alice au Pays des Merveilles). Dans un chapitre du livre, Alice et la Reine rouge se retrouvent à courir rapidement mais sans avancer (car le monde tourne autour d'elles), simplement pour rester à la même place, un peu comme les organismes vivants qui s'adaptent en permanence de manière à rester dans la course et à survivre face aux espèces avec lesquelles ils interacissent.



1. LEIGH VAN VALEN (à gauche) a proposé, dans un article paru en 1973, d'expliquer la complexification du vivant par une «course» entre les êtres vivants, où chaque espèce reste en deça de son optimum adaptatif en raison des innovations continuelles de ses compétiteurs. Un tel mouvement auto-entretenu ne rend pas les espèces «meilleures», ce qui explique que la probabilité d'extinction ne varie pas en fonction de l'âge de la lignée évolutive. Leigh Van Valen a baptisé son hypothèse du nom de la Reine Rouge, le person-

nage de Lewis Caroll qui entraîne Alice, passée De l'autre côté du miroir, dans une course immobile; Alice s'étonne : «Dans notre pays, si l'on courait très vite pendant long-temps, comme nous venons de le faire, on arrivait généralement quelque part, ailleurs. » «Un pays bien lent! », répond la Reine. «Tandis qu'ici, il faut courir de toute la vitesse de ses jambes pour simplement rester là où l'on est. Si l'on veut aller quelque part, ailleurs, il faut courir au moins deux fois plus vite que ça!»

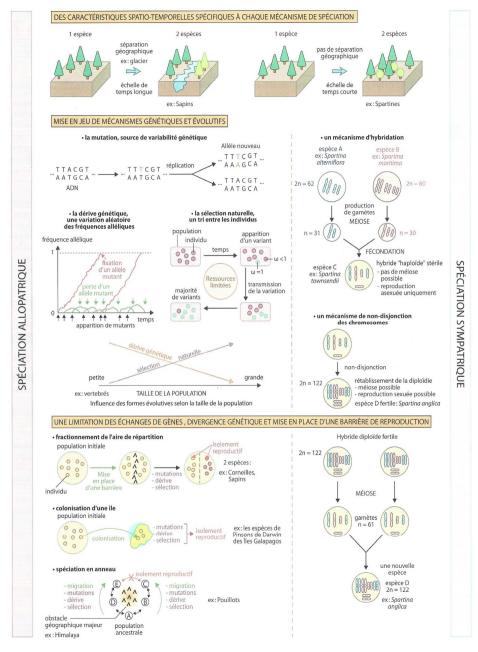
A FIGURE 74. L. VAN VALEN (1935-2010) et la Reine rouge.

D'après COMBES in LE GUYADER (1998).

 La théorie de la Reine rouge peut ainsi être énoncée comme suit : les organismes impliqués dans une relation interspécifique étroite subissent une sélection naturelle due à l'interaction qui sélectionne à chaque génération les organismes les mieux adaptés.

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

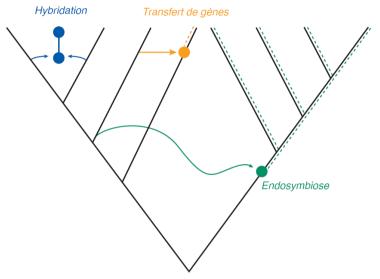
NB **Bilan** sur la **spéciation allopatrique** et **sympatrique** → voir figure 75.



A 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 »)

 L'évolution est a longtemps été largement envisagée comme un processus essentiellement vertical où les relations de descendance prédominent dans le cadre du processus; DARWIN lui-même – qui n'employait pas le terme « d'évolution » – parlait de « descendance avec modification ».



Arbre « divergent » prenant en compte les événements d'évolution réticulée

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

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

- Sans gommer cette dimension verticale, on peut que des transferts existent entre branches verticales par le biais de trois processus principaux (figure 76):
 - L'hybridation peut générer de nouvelles espèces ou au contraire fusionner des populations qui étaient en train de se séparer.
 - Les transferts horizontaux de gènes qui existent aussi bien chez les procaryotes que, quoique bien plus rarement, entre eucaryotes.
 - Les événements d'endosymbioses, qui impliquent également à plus ou moins long terme des phénomènes de transferts horizontaux de gènes.

En biologie, on appelle chimère un organisme formé de deux (ou plus) populations cellulaires génétiquement distinctes, souvent d'espèces différentes.

Comme l'évolution horizontale mélange des informations génétiques d'origines différentes et souvent d'espèces différences, on peut dire qu'elle produit une « chimérisation » des génomes (terme assez rare proposé par le Français Marc-André Selosse - 1968).

Le Pr M.-A. SELOSSE propose de parler d'évolution « réticulée » pour désigner le fait que l'évolution comprend à la fois une <u>dimension verticale forte</u> et de <u>nombreux échanges génétiques horizontaux</u> qui aboutissent à considérer l'évolution comme un <u>réseau</u> où les relations de descendance et les processus horizontaux s'interpénètrent et s'interconnectent (figure 76).

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]

 Certains auteurs opposent la microévolution (= évolution des populations jusqu'à la spéciation) à la macroévolution (= spéciation et genèse des grands groupes taxonomiques) qui sont en réalité les deux facettes d'un même continuum de processus.

En vérité, <u>micro- et macroévolution sont évidemment deux faces d'un même et unique processus</u> qui est l'évolution : la <u>macroévolution</u> procède de l'accumulation de changements <u>microévolutifs</u>. La distinction peut néanmoins présenter un intérêt dans le sens où l'évolution peut être étudiée à <u>des échelles de temps différentes</u>. Les <u>changements de plans d'organisation</u> notamment (relevant de la « macroévolution ») font appel à des <u>processus particuliers</u> qu'il peut être utile d'étudier séparément de la <u>génétique des populations</u>.

1. Les apports de la paléontologie évolutive

- La paléontologie la discipline scientifique qui s'intéresse aux organismes fossiles.
- La paléontologie évolutive est la partie de la paléontologie qui chercher à apporter des éclairages sur les modalités et les mécanismes de l'évolution.

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

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

 Les changements fauniques et floristiques dans les étages géologiques ne sont pas toujours graduels mais plutôt brusques à l'échelle de temps géologiques.
 À des périodes de relative stabilité des cortèges d'espèces (stases évolutives) succèdent de brèves crises biologiques (= périodes où l'on assiste massivement à des extinctions d'espèces) [voir plus haut : partie II.C]

L'histoire de la diversification du vivant est entrecoupée de périodes brèves (de l'ordre du million d'années) où de nombreuses espèces et groupes d'espèces disparaissent de façon massive (extinctions de masse). La libération de nombreuses niches écologiques produit ensuite le fleurissement évolutif de certains groupes qui se diversifient de manière importante et rapide (radiations évolutives).

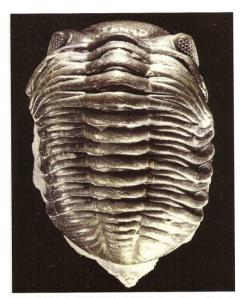
Depuis 500 millions d'années (= au cours du Phanérozoïque), la Terre a été marquée par cinq grandes crises biologiques et de nombreuses crises de moindre importance. Sur le terrain, on les remarque lorsque les familles de fossiles contenues entre deux strates géologiques qui se suivent géométriquement et chronologiquement (pas de hiatus ni de discordance) diffèrent fortement. Ces événements représentent des discontinuités majeures, très reconnaissables. Ils servent de repères chronologiques pour découper les temps géologiques.

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

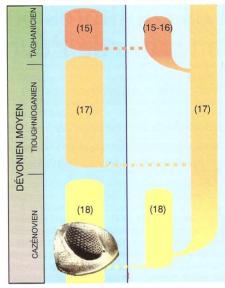
 Les Américains Niles Eldrede (1943) et Stephen J. Gould (1941-2002) font remarquer en 1972 que le gradualisme phylétique (= idée que l'évolution se fait selon un processus graduel par accumulation lente de micro-mutations) peine à expliquer le faible nombre de formes intermédiaires entres les taxons fossiles. Ils postulent alors que les changements de morphologie ne se produisent pas de manière régulière et continue mais qu'au contraire *l'évolution a lieu par brusques accélérations auxquelles succèdent des périodes de relative stabilité où les populations évoluent peu et restent à un relatif équilibre (= stases évolutives).* C'est la théorie des *punctuated equilibria* (= équilibre intermittents, équilibres « ponctués ») (figure 77).

 Pour ces auteurs, la spéciation a lieu dans de petites populations qui évoluent rapidement (modèle de <u>spéciation péripatrique</u>) après s'être <u>séparé</u> d'une population plus importante (figures 77-78 – revoir surtout ce qui a été vu plus haut).

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.



l. N. ELDREDGE ET S.J. GOULD, dans leur article de 1972, illustrent leur modèle des équilibres ponctués par l'exemple des trilobites du genre *Phacops* (à gauche), fossilisés au dévonien moyen dans une mer qui occupait l'emplacement de l'actuel état de New York. Les paléontologues distinguent différentes formes en fonction du nombre de rangées verticales d'ocelles composant les yeux (nombres



MER ÉPICONTINENTALE BASSIN MARGINAL

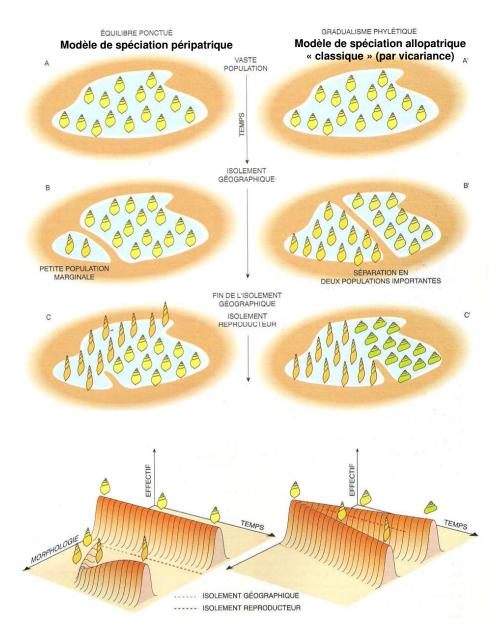
entre parenthèses, à droite). La succession des formes dans la mer épicontinentale s'explique, non par une évolution graduelle in situ, mais par des migrations (pointillés) dans un bassin marginal, où des isolats périphériques subissent une évolution rapide. Les formes résultantes prospèrent et envahissent la mer d'origine à la faveur de transgressions marines qui ont provoqué l'extinction des formes ancestrales.

A FIGURE 77. Les Trilobites Phacops et l'explication de leur évolution par les équilibres intermittents et une spéciation péripatrique.

D'après LEWONTIN in LE GUYADER (1998)

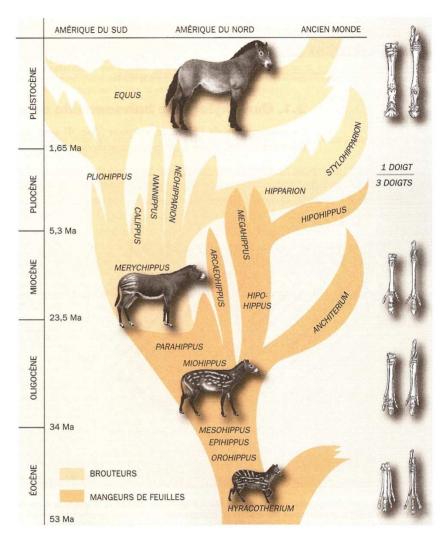
Remarque : ne pas confondre...

- 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.



A FIGURE 78. Modèles ponctualiste vs. gradualiste en lien avec les modèles de spéciation privilégiées par chaque vision. D'après LEWONTIN in LE GUYADER (1998)

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



A FIGURE 79. « Phylogénie » (pas au sens hennigien !) des Chevaux vue par Simpson (1951) et qui tendrait à montrer une « tendance » à la réduction du nombre de doigts dans l'autopode des Équidés. D'après LECOINTRE et al. (2009)

 L'arbre du vivant est un buisson d'organismes qui, tantôt acquièrent des innovations (comme les plastes ou la pluricellularité), tantôt les perdent en fonction des pressions sélectives qui s'exercent sur eux au cours de leur histoire. Quand des caractères sont perdus, c'est qu'ils sont contre-sélectionnés parce qu'ils n'apportent plus d'avantage sélectif voire peuvent devenir un gaspillage d'énergie dangereux ou un handicap réel ; d'autres innovations sont souvent acquises par ailleurs.

<u>L'évolution n'est pas un processus « orienté »</u>, il n'existe <u>pas de « tendances</u>
 <u>évolutives »</u> (= idée [fausse] que l'évolution suivrait une orientation, notamment lors du développement d'organes particuliers qui tendraient vers un inévitable perfectionnement).

Il y a des innovations qui sont sélectionnées à une date donnée face à des pressions de sélection données (c'est ce qu'on nomme une <u>adaptation évolutive</u>!), qui <u>perdurent</u> voire sont développées par la suite <u>si elles confèrent un avantage sélectif aux organismes</u> ou bien sont régressées voire éliminées si elles s'avèrent devenir <u>désavantageuses chez d'autres êtres vivants</u>.

 Citons ci-dessous deux exemples jadis interprétés comme des tendances évolutives.

Exemple 1 : l'accroissement du cerveau dans la lignée humaine

L'évolution de l'homme n'avait pas pour tendance un accroissement du volume du cerveau. Il s'est trouvé que le cerveau que nous possédons aujourd'hui est passé par de nombreux états intermédiaires (sélectionnés) qui a abouti à son état actuel. Mais ce n'est que parce que nous nous intéressons spécifiquement à notre espèce que nous sommes tentés de voir une tendance à notre émergence et l'acquisition de nos caractéristiques. Notons que Neandertal avait un plus gros cerveau qu'Homo sapiens et a pourtant disparu, illustration de la non-réalité de la suprématie évolutive du gros cerveau!

Exemple 2 : la diminution du nombre de doigts chez les Équidés (figure 79)
L'exemple classique de l'évolution des Équidés montrant la diminution du nombre de doigts et l'allongement de l'autopode est en fait un oubli délibéré des nombreuses petites lignées qui n'ont pas suivi cette « tendance » et ont perduré longtemps (même si elles sont éteintes aujourd'hui).

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

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

 On appelle (ou appelait) espèce panchronique ou fossile vivant une espèce qui semble exister depuis un grand âge géologique sans avoir été perceptiblement modifiée depuis ses origines.

En réalité, la morphologie n'étant commandée que par 5 % des gènes exprimés au maximum, une morphologie semblant constante n'est pas un indice de non-évolution. D'autre part, les fossiles ne préservent souvent que les parties dures et squelettiques et l'on n'a pas accès aux parties molles... qui ont tout à fait pu se transformer.

La notion de fossile vivant est donc sans pertinence.

β. La recherche désespérante des « chaînons manquants »

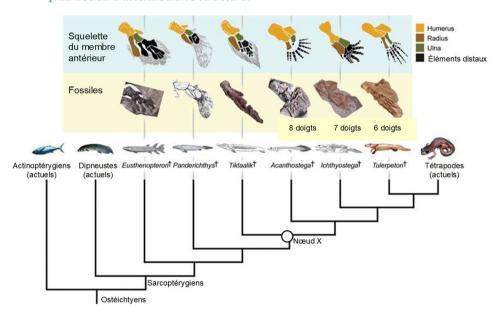
 Comme nous l'avons vu dans le chapitre sur la phylogénie (chapitre 21), les ancêtres sont toujours hypothétiques (notons que les fossiles sont traités de la même facon que les taxons actuels, en bouts de branches), tant il est improbable de tomber exactement sur l'ancêtre d'un groupe dans les archives géologiques.

Attention, ces ancêtres existent mais la probabilité pour que des individus précis de la population à l'origine d'un groupe aient été fossilisés est extrêmement faible, de même que la probabilité pour que, de surcroît, un paléontologue les découvre.

Par exemple, l'Archaeopteryx n'est pas l'ancêtre des Oiseaux mais les Oiseaux et l'Archaeopteryx possèdent un ancêtre commun qui est (et restera certainement) inconnu, même s'il devait ressembler davantage aux Archaeopteryx qu'aux Oiseaux actuels. Cet ancêtre peut être défini par les apomorphies du groupe Oiseaux + Archaeopteryx qui constituent une sorte de « portrait-robot » (hypothétique).

 Aussi, la recherche d'espèces ancestrales de groupe, parfois appelées chaînons manquants (en référence à l'idée qu'elles permettraient de relier une lignée à son branchement sur l'arbre du vivant), paraît aujourd'hui un vœu pieu et la notion est désormais peu usitée.

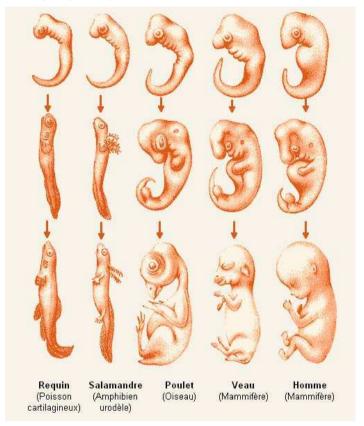
y. La notion d'intermédiaire structural



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

- Les fossiles apparentés se succédant sur la planète présentent des caractères qui se suivent au fil des temps géologiques et dérivent les uns des autres (ce sont des clines morphologiques, ou morphoclines) (figure 80).
- L'acquisition d'un caractère passe donc par un ensemble d'états intermédiaires, plus ou moins documentés selon la richesse du registre fossile pour le groupe considéré. Les organismes chez lesquels on observe des états intermédiaires pour certains caractères sont parfois appelés intermédiaires structuraux (= fossiles transitionnels = formes de transition) (revoir la figure 10).

- 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...

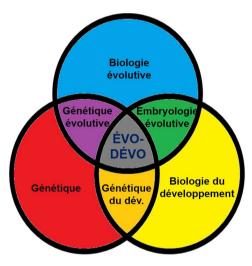


A FIGURE 81. <u>Embryologie comparée de quelques Vertébrés.</u> <u>http://www.theonoptie.com/spip.php?article134</u> (consultation 2014)

- L'embryologie est la partie descriptive de la biologie du développement.
 Pendant très longtemps, les études liant développement et évolution se sont bornées à l'embryologie comparée, c'est-à-dire la comparaison des différentes étapes du développement embryonnaire ou post-embryonnaire mais sans que ces descriptions ne renseignent vraiment sur les mécanismes de l'évolution (ces études racontaient l'évolution, mais n'en expliquaient pas les modalités); on parle parfois d'embryologie évolutive pour désigner ces recherches.
- La zoologie classique s'est beaucoup appuyée sur l'embryologie comparée pour construire sa vision tant de l'évolution que de la classification animale.

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

- Depuis les années 1980, avec les progrès fulgurants de la biologie moléculaire, le déterminisme du développement tend à être peu à peu élucidé et la génétique du développement est aujourd'hui une discipline en plein essor. Sans gommer les études d'embryologie comparée, la comparaison du déterminisme génétique du développement entre organismes apparentés (génétique comparée du développement = génétique évolutive du développement) a permis d'envisager l'évolution du développement non plus sous le seul aspect descriptif mais comme un puissant outil de compréhension des mécanismes à l'œuvre dans l'évolution.
- La biologie évolutive du développement ou évo-dévo (evolutionnary developmental biology) est la synthèse des données de la biologie évolutive, de l'embryologie descriptive et de la génétique du développement envisagées sous un angle comparé et global (figure 81).
- Elle permet d'examiner de nombreuses problématiques évolutives en apportant des éclairages nouveaux, notamment sur les processus macroévolutifs car on s'aperçoit que <u>de petites modifications du déterminisme génétique du</u> <u>développement (même sur un seul gène) peuvent modifier drastiquement un</u> <u>plan d'organisation.</u>



A FIGURE 81. <u>Position disciplinaire de l'évo-dévo : une confluence entre évolution,</u> <u>développement et génétique</u>. 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

- On sait depuis longtemps que la modification des rythmes de développement a des conséquences importantes sur le plan d'organisation. Les paléontologues étudient ce point depuis assez longtemps et GOULD a largement théorisé cela (voir figure 82).
- On appelle hétérochronie du développement une modification de la durée et/ou de la vitesse du développement de l'organisme au cours de l'évolution.

LES HÉTÉROCHRONIES DU DÉVELOPPEMENT

a perspective temporelle que les paléontologues ont de l'évolution est conditionnée par la qualité du registre fossile. Le modèle des équilibres ponctués prédit de brusques variations du taux d'évolution entre des périodes de stase et des épisodes de spéciation. Cette prédiction, pour être testée, nécessite des séries sédimentaires exceptionnellement complètes, contenant des fossiles abondants. Ces conditions ne sont presque jamais réunies pour les vertébrés: en effet, la fossilisation d'un squelette, a fortiori en milleu terrestre, est trop aléatoire pour que les paléontologues vertébristes disposent de matériel complet et abondant.

Les paléontologues invertébristes bénéficient parfois d'un registre fossile quasi continu. En milieu marin, la fossilisation est excellente pour les invertébrés possédant un exosquelette, tels que les oursins. Les tests des oursins morts, rapidement enfouis et parfaitement préservés, sont fossilisés en abondance dans les séries géologiques et souvent omniprésents sur plusieurs dizaines de mètres de coupe. En outre, ces fossiles comportent de nombreux jeunes, ce qui donne un aperçu du mode de développement de l'individu, ou ontogenèse. Cette dernière information est essentielle pour l'interprétation de certaines lignées évolutives, où les changements dans le temps géologique reflètent ceux de la succession des phases du développement de l'individu. De tels phénomènes

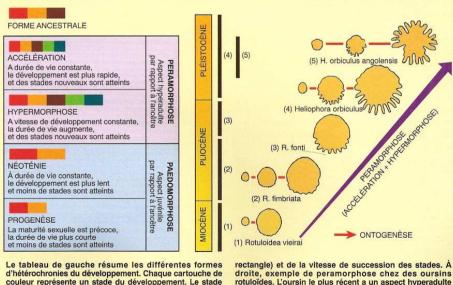
atteint à la maturité dépend de la durée de vie (longueur du

sont nommés «hétérochronies du développement»; définies par S.J. Gould, elles ont notamment été étudiées par K.J. McNamara et, en France, par J.L. Dommergues, B. David et D. Marchand. On distingue deux cas symétriques: soit l'individu mature présente les caractéristiques du jeune de formes antérieures de la lignée évolutive (paedomorphose), soit il présente un aspect «hyperadulte», atteignant des stades de développement non observés chez les formes antérieures (peramorphose). Dans les deux cas, le résultat peut être obtenu par un ralentissement (respectivement une accélération) de la succession des stades de développement, ou par un raccourcicement (respectivement un allongement) de la durée de vie.

L'intérêt des hétérochronies du développement est qu'elles rendent compte de modifications parfois importantes par un mécanisme simple. Là où la simple comparaison morphologique des stades matures de formes successives d'une lignée conduirait à majorer par endroits le taux d'évolution, la prise en compte des hétérochronies du développement illustre la possibilité d'un passage plus régulier, par la seule modification progressive de la chronologie du développement. La discontinuité morphologique masque alors la continuité d'une évolution de l'ontogenèse.

Didier Néraudeau Université de Rennes I - Laboratoire de paléontologie

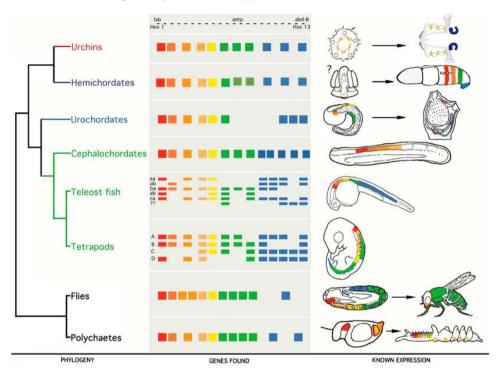
par rapport à son ancêtre du miocène (d'après



A FIGURE 82. Rôle des hétérochronies dans l'évolution.
D'après NÉRAUDEAU in LE GUYADER et al. (1998)

 On sait aujourd'hui que ces modifications sont la conséquence de la mutation de certains gènes du développement qui contrôlent le développement et la mise en place des organes.

c. Le contrôle génétique du développement et l'évolution



A FIGURE 83. Les gènes Hox chez les Métazoaires : des gènes homéotiques très conservés qui codent très globalement le positionnement antéro-postérieur des organes.

Wikipédia.

- Nous avons pu voir que le développement est contrôlé par un programme génétique, ce que notre programme illustre chez les Amphibiens (chapitre 17) et chez les Angiospermes (chapitre 18, mais surtout chapitre 12 avec le modèle ABCDE).
- Il apparaît que certains changements d'apparition / de régression / de positionnement d'organes, sont le fait de subtiles modifications de ce programme génétique. Une petite mutation peut engendrer une modification profonde du plan d'organisation.

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 Burl [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 1º 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 and 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. 2° édition (1° édition 2012). Dunod. Paris.
- Breuil, M. (2007). Biologie 1^{re} année BCPST-véto. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- BREUIL, M. (2009). *Biologie 2^e 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 (1985a). 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 1^{re} 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 2º année. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1º 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 2º année. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- GODINOT, Č., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). Biologie-Géologie 1^{re} année BCPST-véto. Tec & Doc Lavoisier Paris
- HALL, B. K. & B. HALLGRIMSSON (2008). *Strickberger's evolution*. Jones and Bartlett, Sudbury, MA (USA), 4^e édition (1^e 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. 4º édition (1º édition 2001), Belin, Paris.
- LECOINTRE, G. & H. LE GUYADER (2017). Classification phylogénétique du vivant. Tome 2. 4º édition (1º 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, 2^e édition (1^e édition 2004).
- MORÈRE, J.-L., R. PÚJOL (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 (2010a). *Biologie tout-en-un BCPST 1^{re} année*. Dunod, Paris, 2^e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1^e édition 2006).
- PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CÁRIOU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010b). Biologie tout-en-un BCPST 2° année. Dunod. Paris. 2° édition (1° 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 1^{re} année*. Dunod, Paris, 3^e édition (1^e 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 2º année. Dunod, Paris, 3º édition (1º 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, 2º édition (1º 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* 1^{re} et 2^e années. Vuibert, Paris.
- SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). Biologie BCPST 1^{re} année. Ellipses, Paris.
- SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ & C. MEUNIER (2015). *Biologie BCPST 2^e année*. Ellipses, Paris.
- SOLIGNAC, M., G. PERIOUET, D. ANXOLABÉHÈRE & C. PETIT (1995a). Génétique et évolution. Tome I. La variation, les gènes dans les populations. Hermann, Paris.
- SOLIGNAC, M., G. PERIQUET, D. ANXOLABÉHÈRE & C. PETIT (1995b). 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), 2^e édition (1^e 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 ntroduction	1 2
. 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 3 3
α. Activité, variabilité et stabilité des systèmes biologiques	
β. Le métabolisme	4
 d. L'unité physiologique : les grandes fonctions du vivant α. Les fonctions de relation 	
β. Les fonctions de relation β. Les fonctions de nutrition	4
y. Les fonctions de rigination γ. Les fonctions de reproduction	4
e. L'unité génétique	4
	5
α. L'ADN, support universel de l'information génétique	5
 β. Des mécanismes d'expression et de régulation semblables y. Une information héréditaire 	5
γ. One information hereditaire δ. Une information présentant une certaine variabilité	5 5 5 5 5 5 5 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 reproductive et offiogenetique	6
β. Une édification de l'organisme par le développement	6
g. L'unité de certains plans d'organisation	7
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
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	g
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	
2. L'action de la sélection naturelle dans la microévolution	99
a. L'exemple historique du mélanisme industriel chez la Phalène du Boulot	9
b. Les phénomènes de résistance : cas des Bactéries (résistance aux antibiotiq	ues) 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 : e	xemple des
Drosophiles (DODD, 1989)	11
b. Les polyploïdisations végétales : exemple historique des Blés	11
c. Les espèces en anneaux : des continuums de populations contiguës interféc	
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

. L'evolution : un paradigine central et lederateur des savoirs en sciences de la vie	13
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 corri	
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 d	
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 man	
spontanée ou induite	16
 i. Un exemple d'altération chimique pouvant engendrer une mutation spontanée dépurination 	16
ii. Un exemple d'altération de l'ADN engendrée par le rayonnement UV (un aç	gent
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 a	
correctrice des ADN polymérases (activité exonucléasique)	17
β. Une correction des altérations de l'ADN hors réplication impliquant des endonucléases	
y. Des corrections hors réplication pouvant recourir à des mécanismes particulie	
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 fréque	
variable f. Des modifications locales de la séquence nucléotidique qui peuvent avoir	19 des
conséquences cellulaires et se répandre dans les populations	20
α. Des mutations classables selon leur effet sur l'information génétique : mutations fa	
sens, non-sens, neutres	20
β. Des mutations qui sont forcément transmises à la descendance chez les Bactéries	-
d'autres unicellulaires) mais pas forcément chez les pluricellulaires	20
y. Des mutations qui se répandent ou non dans les populations sous l'effet de la sélec	tion
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 chromosomiq	
(= mutations chromosomiques au sens strict)	21
α. Les <i>crossing-over</i> inégaux, un processus permettant la duplication de gènes	21
β. Les crossing-over inégaux ou anormaux, un processus permettant des remanieme	
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	
chromosomes homologues ou de chromatides lors de la méiose	23
β. Les euploïdies, des modifications caryotypes affectant le nombre total de paires	ae 24
chromosomes Méisea et fécandation, des processus générateurs de recombinaisons (- réassociation)	
 Méiose et fécondation, des processus générateurs de recombinaisons (= réassociation génétiques dans le cadre de la sexualité 	24
gonotiquos dans le caute de la sexualite	4

a. La méiose, un processus où un brassage génétique permet la production d'une	
recombinaison génétique 24	3. Les types de sélection et leur action sur le polymorphisme
α. Notions de recombinaison génétique et de brassage génétique 24	
β. Un brassage interchromosomique lors de l'anaphase I assurant une répartition aléatoire	b. La sélection balancée : un maintien du polymorphisme 33
des chromosomes paternels et maternels 24	 α. La favorisation de l'hétérozygotie : la superdominance (exemple de la drépanocytose e
γ. Un brassage intrachromosomique lors de la prophase I 25	du paludisme chez l'Homme) 34
i. Les crossing-over (CO): des échanges habituellement réciproques de portions de	β. L'avantage du rare ou du fréquent : la sélection fréquence-dépendante (cas du sex-ratio
chromatides entre chromosomes appariés en prophase I 25	34
ii. Un processus permis par le complexe synaptonémal et le nodule de recombinaison 25	c. L'action de la sélection sur les traits quantitatifs : sélections directionnelle, stabilisante (=
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	a. Au niveau de l'individu 35
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	Pro transfer to the control of the c
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	
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 29	
2. Les hypothèses testées : mutation induite ou spontanée	
3. La réalisation de l'expérience	
The state of the s	The state of the s
The second secon	
5. Extrapolation : la transmissibilité de la variation génétique, point de départ à l'action des forces évolutives 30	
lorces evolutives	
III L'évolution un processus de tri des veriente per le célection peturelle et le dérive	
III. L'évolution, un processus de tri des variants par la sélection naturelle et la dérive génétique	
· ·	
A. L'évolution des populations, une variation du polymorphisme due à quatre forces évolutives	
 a. La variation génétique (mutation au sens le plus large) : un phénomène rare et générateur de diversité 	' ' '
b. Les migrations : des déplacements d'individus entre populations qui génèrent des flux	population in a govern a chain grown (construction)
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	
0 1	
B. La sélection naturelle, un tri orienté parmi des variants en fonction de leur adaptation au	
milieu 1. Mise en évidence : le mélanisme industriel de la Phalène du Bouleau 32 32 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 (= <i>fitness</i>) 33	
a. La <i>fitness</i> 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	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'a	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'u	
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 variat	
intraspécifique	47
γ. Un concept qui contient une subjectivité d'appréciation intrinsèque, malgré l'exister	
aujourd'hui d'approches biométriques rigoureuses	47
4. D'autres conceptions	
 a. Le concept phylogénétique (= évolutif), un concept basé sur le critère de descendar assez peu opérationnel dans la pratique 	48
b. Le concept écologique, un concept basé sur la niche écologique qui est elle-même u	
notion difficile à circonscrire	48
B. La genèse de nouvelles espèces : la spéciation	48
La nécessité d'un isolement reproducteur La nécessité d'un isolement producteur La nécessité d'un isolement producteur pr	48
 a. Un isolement entraînant généralement l'impossibilité de produire un zygote : l'isolem prézygotique 	1e11 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 po	
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 (exemp	ole
Écureuils américains)	49
β. La spéciation par effet fondateur : la spéciation péripatrique (exemples : Moustiques	
métro londonien, Drosophiles hawaïennes, Souris de Madère)	49
y. La spéciation avec zone étroite de cohabitation et d'hybridation entre les entités	
spéciation parapatrique (exemple des Corneilles européennes)	50
δ. Un cas particulier (inclassable ?) de spéciation allopatrique partielle et en cours :	
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	
chromosomes (exemple des Souris de Madère)	52
ii. La possibilité de polyploïdisations : autopolyploïdisations et polyploïdisations	
hybridation (allopolyploïdisations) (exemple des Spartines européennes)	53
 c. L'action des relations interspécifiques (notamment les relations étroites) sur l'évolution e notion de coévolution 	در برد 53
HOUGH AC COCYCIAUMII	J

 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,	
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 : quelq	
éclairages sur la macroévolution [limite programme]	56
Les apports de la paléontologie évolutive	56
a. Une évolution au rythme variable au cours de temps géologiques : crises biologique	
stases évolutives	56
α. Une évolution marquée par des crises biologiques entrecoupées de stases évolutives	
β. Une évolution par à-coups? La théorie des équilibres intermittents (équilibres intermittents (équilibres intermittents)	
« 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 »	
l'introduction du concept d'intermédiaire structural	58 58
α. Les fossiles vivants (espèces panchroniques), une conception ancienne et erronée	
 β. La recherche désespérante des « chaînons manquants » γ. La notion d'intermédiaire structural 	58 59
2. Les apports de l'évo-dévo, alliance de la biologie du développement et de la biologie du de la biologie du développement et de la biologie du developpement et de la biologie du développeme	
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	
développement	60
c. Le contrôle génétique du développement et l'évolution	61
cc control gonorque de conseppendit et constant.	٠.
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 Introduction
I. L'évolution, une évidence scientifique : quelques preuves de l'évolution A. L'unité et la diversité du vivant 1. L'unité du vivant 2. La diversité, une autre caractéristique du vivant B. Des données issues de la géologie et de la paléontologie 1. Le temps long 2. Les données paléontologiques 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 2. L'action de la sélection naturelle dans la microévolution 3. Des spéciations récentes ou en cours 1. L'évolution : un paradigme central et fédérateur des savoirs en sciences de la vie
II. L'évolution, un processus initié par la variation génétique A. Panorama de la diversité des innovations génétiques 1. Les mutations ponctuelles, des modifications génétiques aléatoires généralement corrigé mais pouvant être transmises 2. Les mutations étendues (= chromosomiques) et les modifications du caryotype 2. Méiose et fécondation, des processus générateurs de recombinaisons (= réassociations génétiques dans le cadre de la sexualité 4. Des réassociations génétiques entre organismes sans lien de filiation : les transfert horizontaux de gènes 5. Bilan : les processus générateurs de diversité B. Les mutations ponctuelles, un processus aléatoire : mise en évidence chez le Bactéries (expérience de Luria & Delbrück, 1943) 1. Les constats de départ : l'apparition d'une résistance aux phages chez les Bactéries 2. Les hypothèses testées : mutation induite ou spontanée 3. La réalisation de l'expérience 4. Des résultats démontrant le caractère spontané et donc aléatoire de la mutation 5. Extrapolation : la transmissibilité de la variation génétique, point de départ à l'action de forces évolutives 2. Des résultats demontrant le caractère spontanée et donc aléatoire de la mutation 5. Extrapolation : la transmissibilité de la variation génétique, point de départ à l'action de forces évolutives
III. L'évolution, un processus de tri des variants par la sélection naturelle et la dériv génétique A. L'évolution des populations, une variation du polymorphisme due à quatre force évolutives B. La sélection naturelle, un tri orienté parmi des variants en fonction de leur adaptation a milieu 1. Mise en évidence : le mélanisme industriel de la Phalène du Bouleau 2. La sélection, une force évolutive quantifiable par la valeur sélective (= fitness) 3. Les types de sélection et leur action sur le polymorphisme 4. Les niveaux de sélection 5. Discussion du caractère adaptatif de l'évolution C. La dérive génétique, un tri aléatoire des variants 1. Mise en évidence chez les Drosophiles par l'expérience de Buri (1956) 2. Un processus qui serait majeur à l'échelle moléculaire : la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire (KIMURA, 1968) 3. Un processus qui agit notamment et plus rapidement sur les populations à faible effectif

4. Dérive et sélection : un équilibre ?	42
5. Une dérive de la biodiversité à l'échelle des temps géologiques ? la dérive phylogéne	étique
(l'exemple de la crise Crétacé-Tertiaire)	42
V. 125 ratultian um musacara mui canduit à la manàca de manuscrut barana	45
V. L'évolution, un processus qui conduit à la genèse de nouveaux taxons	45
A. L'espèce, un concept objectif?	45
Une discussion ancienne et insoluble	45
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
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	
transferts horizontaux et de l'endosymbiose à l'évolution (+ notion de « chimérisation	n des
génomes »)	55
D. L'évolution au long terme et les grands changements de plan d'organisation : quel	iques
éclairages sur la macroévolution [limite programme]	56
Les apports de la paléontologie évolutive	56
2. Les apports de l'évo-dévo, alliance de la biologie du développement et de la biologie du developpement et de la biologie du de la biologie du developpement et de la biologie du developpeme	ologie
évolutive	59
Pour faire une fiebe de révision : quelques nietes	61
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 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 Introduction	2
 L'évolution, une évidence scientifique : quelques preuves de l'évolution 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 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 B. Les mutations ponctuelles, un processus aléatoire : mise en évidence chez Bactéries (expérience de LURIA & DELBRÜCK, 1943)	15 les 29
III. L'évolution, un processus de tri des variants par la sélection naturelle et la dé génétique	31
 A. L'évolution des populations, une variation du polymorphisme due à quatre for évolutives 	rces
 B. La sélection naturelle, un tri orienté parmi des variants en fonction de leur adaptation milieu 	n aเ 32
C. La dérive génétique, un tri aléatoire des variants	38
IV. L'évolution, un processus qui conduit à la genèse de nouveaux taxons A. L'espèce, un concept objectif ?	45 45
B. La genèse de nouvelles espèces : la spéciation	48
C. La notion d'évolution « réticulée » (= en réseau) : participation de l'hybridation, transferts horizontaux et de l'endosymbiose à l'évolution (+ notion de « chimérisation génomes »)	
 D. L'évolution au long terme et les grands changements de plan d'organisation : quelc éclairages sur la macroévolution [limite programme] 	ques 56
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes	61
Références	62 63
Plan du chapitre 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.