1 Théories de l'évolution

1.1 Origines des théories de l'évolution

Jusqu'au XVIIIe siècle, il était admis comme allant de soi que plantes et animaux étaient restés tels qu'ils avaient été créés. Dès le XVIIIe siècle cependant, à la suite de la découverte de nouvelles espèces de plantes et d'animaux, à la suite aussi des découvertes de nombreux fossiles, témoins d'espèces disparues, des théories de l'évolution ont vu le jour. Les progrès de la géologie confirmèrent que la terre avait constamment et lentement changé. Le naturaliste français **Jean-Baptiste LAMARCK** (1744-1829) fut amené par ses observations à conclure que les espèces changent au fil du temps et donc que le **fixisme**, la théorie de la **constance des espèces**, ne correspond pas à la réalité. La théorie de l'évolution qu'il proposa postule sans discussion l'hérédité des caractères acquis pendant la vie.

LAMARCK échafauda sa théorie de l'évolution à partir de l'observation de formes de vie simples, apparemment issues de matière organique «inerte», comme de la boue ou des excréments. Cette «génération spontanée» semblait à son époque aussi évidente que le fait que les êtres vivants puissent être classés le long d'une **échelle de complexité croissante**. Selon cette idée, l'échelon du bas représente les formes de vie les plus simples; au fil du temps, des formes de vies de plus en plus complexes sont apparues, conduisant aux échelons supérieurs. LAMARCK a cru discerner une telle augmentation de la complexité chez des fossiles de moules dans les couches sédimentaires du bassin de Paris. LAMARCK en conclut que les différents organismes de la nature étaient en **constante progression**.

D'après LAMARCK, ces progrès sont dus au fait que tous les êtres vivants ont une tendance innée au perfectionnement. De plus, il pensait que les **changements environnementaux** exercent une influence directe sur les êtres vivants: en conduisant à de nouveaux besoins, ils influencent leur comportement ou leurs capacités. Plus tard, LAMARCK crut également observer que les membres et les organes se modifient s'ils sont beaucoup utilisés ou au contraire peu utilisés. Il postula que ces propriétés acquises sont transmises à la descendance. Il conclut que, par la **transmission des caractères acquis**, les organismes se modifient de génération en génération afin de devenir toujours plus parfaits. LAMARCK publia sa théorie en 1809 dans un livre appelé «Philosophie zoologique». Le mot «évolution» n'étant pas encore utilisé à cette époque, sa théorie fut appelée le **transformisme**.

Les collègues de LAMARCK ne furent pas convaincus par sa théorie. Son adversaire le plus célèbre fut **Georges CUVIER** (1769-1832), un scientifique réputé pour sa connaissance des fossiles. L'argumentation de CUVIER se fondait sur le fait que les organismes étaient si parfaitement adaptés à leur environnement qu'ils ne survivraient pas à des changements environnementaux. Les fossiles montraient que de nombreuses espèces avaient disparu. CUVIER expliquait ces disparitions par sa théorie, le **catastrophisme**. Pour lui, à cause de catastrophes naturelles successives, des groupes entiers d'organismes ont été anéantis et de nouvelles espèces sont apparues et les ont remplacés dans ce nouvel environnement.

Cinquante ans plus tard, le naturaliste anglais **Charles DARWIN** (1809-1882) publia sa théorie de l'évolution. A la fin de ses études, il eut l'opportunité d'accompagner le capitaine du navire HMS Beagle dans un tour du monde qui dura cinq ans.

Observation 1:
A l'origine, uniquement les organismes les plus simples.

Observation 2:
Les organismes peuvent être classés le long d'une échelle de complexité croissante.

Conclusion A:
Progrès: augmentation de la complexité au cours du temps.

Hypothèse I:
Tendance innée vers la complexité.

Hypothèse II:
Les changements environnementaux conduisent à de nouveaux besoins qui mènent à des changements de comportement.

Observation 3:
Certaines propriétés des organismes sont modifiées par l'utilisation ou la non-utilisation de leurs capacités.

Hypothèse III:
Hérédité des caractères acquis.

Conclusion B:
Evolution.

362.1 Théorie de LAMARCK

Son voyage, qui l'emmena en particulier au sud de l'Amérique du Sud et aux îles Galápagos, lui permit d'observer et de récolter de nombreuses espèces d'animaux et de plantes ainsi que divers fossiles. Au cours de son voyage, DARWIN fut frappé par l'énorme diversité du monde vivant. Ce voyage éveilla en lui ses premiers doutes sur la croyance générale que les espèces *«ont été créées indépendamment les unes des autres»*. Lors de son retour en Angleterre, afin d'étayer ses idées naissantes au sujet de l'évolution, il analysa un groupe d'oiseaux moqueurs *(Nesominus)* qu'il avait capturés sur les îles Galápagos. Ces îles sont des îles volcaniques, apparues relativement récemment et situées à 900 km de la côte sud-américaine. DARWIN postula que tous les oiseaux moqueurs de ces îles descendent d'un petit groupe fondateur qui les avait colonisées. C'est ce qu'on appelle l'hypothèse de l'**ascendance commune** (angl. *common ancestry*). Il fit en outre l'hypothèse que les différences entre les espèces présentes sur ces îles proviennent bien des différentes conditions environnementales, mais pas d'une influence directe comme LAMARCK l'avait postulé. Pour DARWIN, il s'agissait plutôt d'une sorte de tri opéré par la nature, selon les probabilités différentes de survie et de reproduction des différents individus, probabilités qui varient d'un milieu à l'autre et d'un individu à l'autre. Un mécanisme qui fonctionne un peu à la manière des sélectionneurs, qui choisissent les individus reproducteurs en fonction de critères artificiels et non pas à l'aveugle. Seulement, dans les cas envisagés par DARWIN, il n'y avait pas de sélectionneurs... C'est pourquoi il qualifia ce mécanisme de **sélection naturelle**.

La **théorie de l'évolution** de DARWIN est fondée sur des observations. On peut les résumer en trois catégories. La première est que tous les organismes ont en principe la capacité de se multiplier de façon exponentielle. (▶ Reproduction) Cependant, deuxième catégorie d'observations, les populations naturelles ne sont en général pas en croissance, mais sont le plus souvent remarquablement stables. Les ressources n'étant pas illimitées, les individus sont donc en compétition, afin de se procurer les ressources rares qui leur sont nécessaires. Cette compétition, DARWIN l'a appelée le **combat pour la survie** (angl. *struggle for life*).

La troisième catégorie d'observations est que les individus d'une espèce sont différents les uns des autres et que la plupart de ces différences sont transmises par hérédité. (▶ Variabilité et adaptation) DARWIN postula que les individus les mieux adaptés à leur environnement auront plus de descendance que les autres et pourront donc plus fréquemment transmettre leurs caractéristiques. C'est ce processus de sélection naturelle qui a, d'après DARWIN, conduit au fil des générations à l'apparition de nouvelles espèces, à l'évolution. Les mêmes observations ont été faites par Alfred Russel WALLACE (1823-1913).

La théorie de l'évolution proposée par DARWIN en 1859 dans son ouvrage «De l'origine des espèces» a d'emblée rencontré un immense écho, tant de la part de fervents partisans, qui ont vu là une explication cohérente et globale du monde vivant, que de la part d'opposants convaincus, qui ont vu dans ces idées une menace pour leur vision d'un monde statique et rassurant. Au XXe siècle, la génétique et la génétique des populations sont venues compléter la théorie darwinienne et ont permis d'élaborer la **théorie synthétique de l'évolution**.

1. Expliquez le concept d'«ascendance commune».
2. Décrivez le transformisme, selon la théorie de LAMARCK.
3. Expliquez la théorie de l'évolution de DARWIN.
4. Comparez les théories de l'évolution de LAMARCK, de CUVIER et de DARWIN.

Observation 1:
Possibilité de croissance exponentielle des populations.

Observation 2:
Stabilité des populations.

Observation 3:
Ressources limitées.

Conclusion A:
Combat pour la survie (compétition entre individus dépendants des mêmes ressources).

Observation 4:
Les individus d'une même espèce proviennent d'un ancêtre commun.

Observation 5:
Héritabilité d'une grande partie des caractéristiques individuelles.

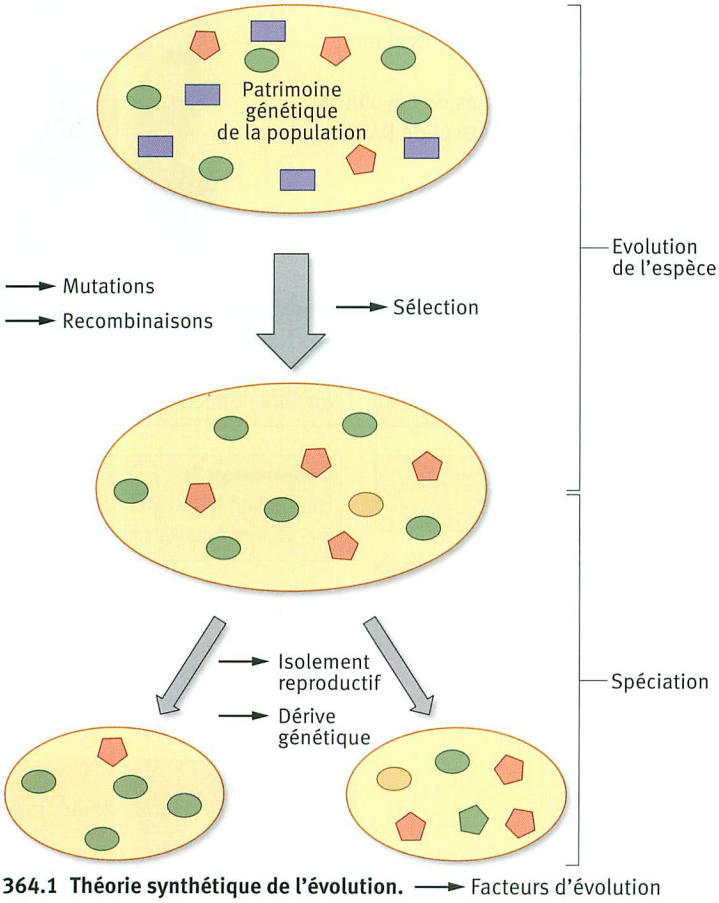
Conclusion B:
Chances de survie et de reproduction différentes selon les individus (sélection naturelle).

Conclusion C:
Evolution sur un grand nombre de générations.

363.2 Théorie de DARWIN

1.2 La théorie synthétique de l'évolution

Lorsque DARWIN a proposé sa théorie, il n'avait pas connaissance des lois de l'hérédité, découvertes par MENDEL et publiées en 1865, peu de temps après la publication de « De l'origine des espèces ». A l'époque, personne ne réalisa l'importance des découvertes de MENDEL. En 1900, le botaniste hollandais **Hugo DE VRIES** et deux autres biologistes aboutirent indépendamment aux mêmes conclusions que MENDEL. Un an plus tard, DE VRIES découvrit et décrivit les mutations, ce qui permit de comprendre l'origine des variations individuelles au sein des espèces, et fournit un premier support génétique à la théorie de l'évolution. Alors que DE VRIES avait reconnu le rôle joué par la sélection naturelle, la plupart des biologistes de l'époque ont d'abord pensé que les mutations étaient le seul moteur de l'évolution, et que celle-ci ne progressait que par mutations isolées majeures. La théorie darwinienne de la sélection naturelle, qui implique de petites variations, ne fut pas toujours reconnue.



364.1 Théorie synthétique de l'évolution. → Facteurs d'évolution

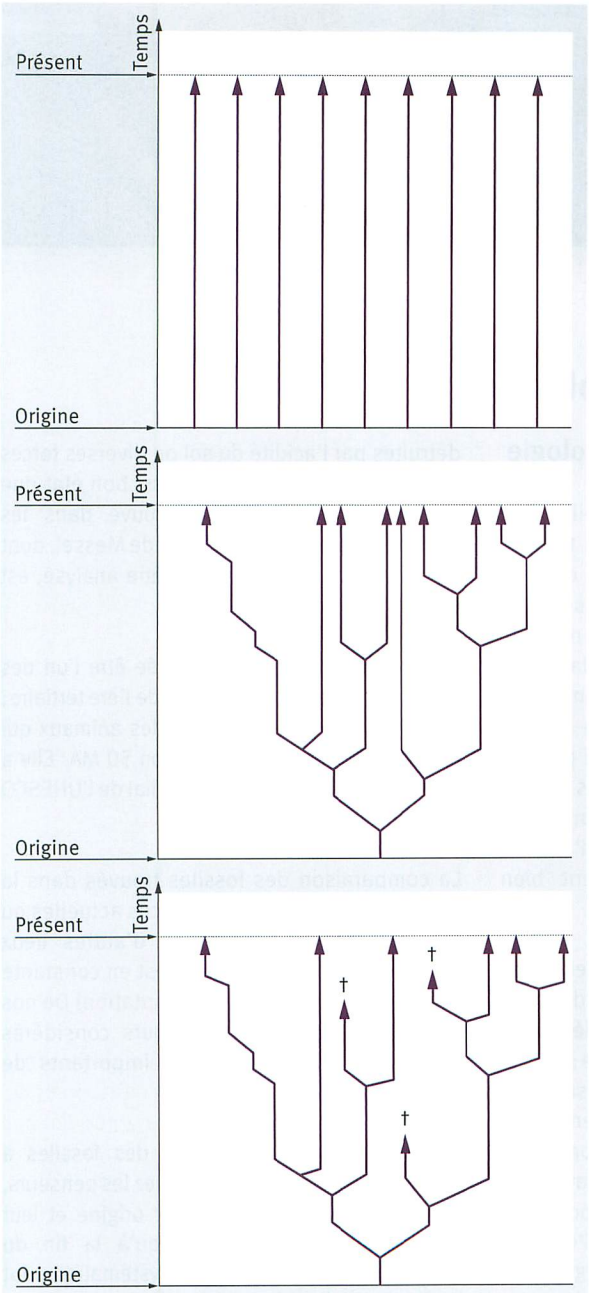
A partir des années 1940, les progrès de la génétique, en particulier de la génétique des populations, ainsi que la reconnaissance de l'importance des processus aléatoires (mutations et recombinaisons sont les « matières premières » de l'évolution), ont été intégrés à la théorie darwinienne de la **sélection naturelle**. C'est ce qui a permis d'élaborer la **théorie synthétique de l'évolution**. Au centre de la théorie synthétique de l'évolution se trouve la **population** qui est définie comme un groupe d'individus de la même espèce se reproduisant effectivement entre eux. L'ensemble des gènes d'une population est appelé le **patrimoine génétique de la population**, parfois aussi appelé **pool génique** (angl. *gene pool*). L'évolution peut être vue comme le changement des fréquences alléliques dans le **patrimoine génétique** de la population au cours des générations. Tout facteur qui influence la fréquence allélique mène à l'évolution de l'espèce. Il existe un autre facteur d'évolution en plus des mutations, des recombinaisons et de la sélection, c'est l'**isolement reproductif**, qui empêche tout croisement entre des populations, et donc tout échange de gènes. Il peut être dû à des barrières géographiques (îles, montagnes, etc.), mais aussi, chez les animaux, à des barrières comportementales. Dans des populations isolées, des processus d'évolution indépendants, comme les mutations, les recombinaisons et différents facteurs de sélection, vont conduire à des changements de la fréquence allélique propres à chaque population. Ainsi, l'espèce de départ peut être divisée en plusieurs espèces distinctes. C'est le phénomène de la **spéciation**.

Dans de petites populations isolées, un autre facteur d'évolution joue un rôle important : la **dérive génétique**. Imaginons par exemple qu'un individu portant un allèle unique dans la population meure sans avoir eu de descendance. Cette perte entraîne un changement du patrimoine génétique de la petite population, qui perd ainsi de la diversité génétique à cause d'un événement aléatoire. Bien qu'elle ne permette pas de répondre à toutes les questions, la théorie synthétique de l'évolution représente la meilleure explication des phénomènes évolutifs observés, celle qui permet de leur donner un sens. Comme toute théorie scientifique, elle est susceptible de connaître de nouveaux développements, au fur et à mesure de l'arrivée de nouvelles connaissances en biologie.

1 Expliquez pourquoi la théorie synthétique de l'évolution est également appelée théorie néodarwinienne.

EXERCICES Théories de l'évolution

1 Trois modèles de l'évolution



= même espèce = évolution de l'espèce = spéciation † = extinction de l'espèce

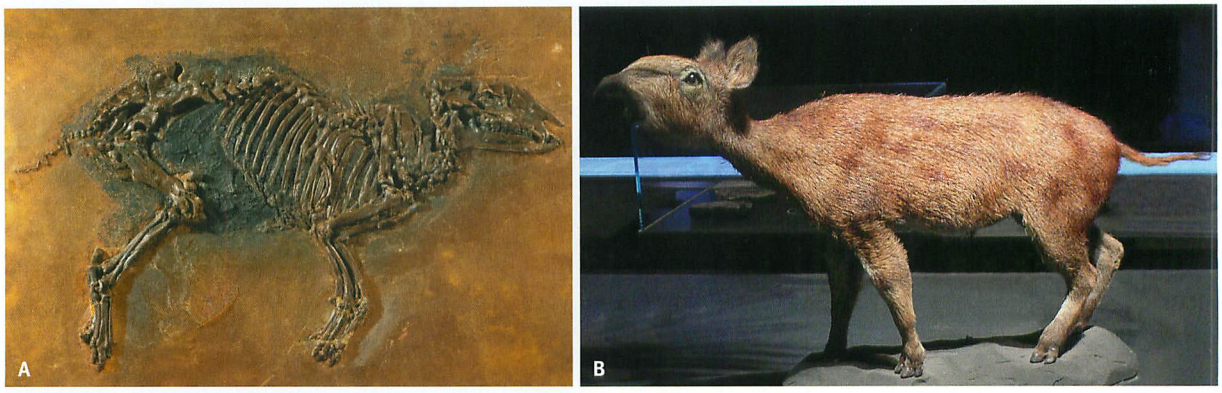
a) Comparez les trois modèles de l'évolution ci-dessus.
b) Quel modèle illustre le mieux la théorie synthétique de l'évolution ?

2 Animaux aveugles

Chez les animaux qui vivent constamment dans l'obscurité, comme les poissons aveugles des cavernes (par exemple, *Astyanax mexicanus*), les yeux sont souvent atrophiés et les pigments corporels absents. En contrepartie, les autres organes sensoriels sont très bien développés, entre autres la sensibilité tactile. Les descendants de ces poissons aveugles, même lorsqu'ils sont exposés à la lumière sur plusieurs générations, ne développent pas d'yeux fonctionnels. Décrivez comment LAMARCK et DARWIN, respectivement, auraient expliqué l'apparition de ces poissons.

3 Girafes et okapis

En 1901, on découvrit l'okapi dans les forêts pluvieuses de la partie supérieure du Congo. Pendant longtemps, on a cru qu'il s'agissait de l'ancêtre des girafes actuelles.
Des recherches plus approfondies ont démontré que ces animaux, qui possèdent beaucoup de caractéristiques communes avec leurs cousines de la savane, sont arrivés il y a 4,5 millions d'années (MA) dans ces forêts pluvieuses. A cette époque, les forêts pluvieuses recouvraient une grande partie de l'Afrique. La classification systématique actuelle montre qu'ils ont un ancêtre commun avec les girafes de la savane. Expliquez l'évolution de ces deux espèces issues d'un ancêtre commun en comparant les facteurs d'évolution qui les ont affectées.



366.1 Ancêtre du cheval européen. A Fossile **B** Reconstitution

2 Les indices de l'évolution

2.1 Indices tirés de la paléontologie

Il y a 47 MA, un mammifère de la taille d'un chien est mort sur les rives d'un lac tropical situé dans le cratère d'un volcan. Le cadavre coula en profondeur, où les processus de décomposition furent stoppés par le manque d'oxygène. Au fil du temps, le cadavre fut recouvert de sédiments qui se sont compactés en schistes bitumineux. Cet ancien cratère forme aujourd'hui la fosse de Messel près de Darmstadt; on en a extrait des schistes bitumineux depuis 1859. C'est dans cette ancienne carrière qu'a été trouvé un fossile de l'ancêtre du cheval européen particulièrement bien conservé. (▶ Evolution et parenté)

Les **fossiles** sont les restes ou les traces d'animaux ou de végétaux qui ont vécu dans un passé plus ou moins lointain. Les **paléontologues** (gr. *palaios*: ancien; *ontos*: l'être; *logos*: science), qui étudient les fossiles, pensent que 99% des espèces ayant vécu sur Terre sont éteintes. Pourtant, seule une infime partie de ces espèces parvient à la connaissance du monde scientifique: on estime que, pour une espèce fossile décrite, il y en a environ 7000 qui n'ont pas été trouvées. Afin qu'un organisme soit conservé sous forme fossile, il ne faut pas qu'il soit la proie de prédateurs, il faut qu'il soit rapidement recouvert de sédiments après sa mort, dans un milieu anaérobe, pour empêcher une décomposition complète. Les parties dures comme les os, les dents ou les coquilles, ont plus de chance d'être conservées que les parties molles, mais elles peuvent également être détruites par l'acidité du sol ou diverses forces mécaniques. Un fossile en aussi bon état que celui du cheval primitif retrouvé dans les schistes bitumineux de la fosse de Messel, dont le contenu de l'estomac a pu être analysé, est extrêmement rare.

La fosse de Messel s'est révélée être l'un des sites fossilifères les plus riches de l'ère tertiaire; elle offre un excellent aperçu des animaux qui peuplaient l'Europe il y a environ 50 MA. Elle a été classée au patrimoine mondial de l'UNESCO en 1995.

La comparaison des fossiles trouvés dans la fosse de Messel avec les espèces actuelles ou d'autres fossiles trouvés en d'autres lieux indique que le monde vivant est en constante évolution. (▶ Variabilité et adaptation) De nos jours, les fossiles sont toujours considérés comme les indices les plus importants de l'évolution.

Depuis l'Antiquité, l'existence des fossiles a causé une certaine perplexité chez les penseurs, qui se sont interrogés sur leur origine et leur signification. Mais ce n'est qu'à la fin du XVIIIe siècle que leur étude systématique fut entreprise. CUVIER, le fondateur de la paléontologie, fut le premier à admettre que les espèces disparues pouvaient laisser des traces sous forme de fossiles. Il a également présumé que de très grandes catastrophes avaient fait disparaître de nombreuses espèces, qui ont été remplacées par d'autres. CUVIER, qui pensait que la Terre n'était âgée que de 6000 ans, rejetait la théorie

Premiers Hommes
➡ –2,5 MA
Premiers mammifères
➡ –200 MA
Premières plantes terrestres
➡ –444 MA
Premiers animaux
➡ –600 MA
Premiers pluricellulaires
➡ –600 MA
Premiers eucaryotes
➡ –2100 MA
Apparition de la photosynthèse
➡ –2900 MA
Premiers procaryotes
➡ –3500 MA
Formation de la Terre
➡ –4600 MA

366.2 Quelques jalons chronologiques de l'évolution

de l'évolution des espèces, car les fossiles qu'il avait observés ne présentaient pas de changements graduels. Cependant, il n'avait pas totalement tort en proposant sa théorie du **catastrophisme**. En effet, l'histoire de la Terre a connu plusieurs catastrophes majeures, qui ont causé des extinctions massives.

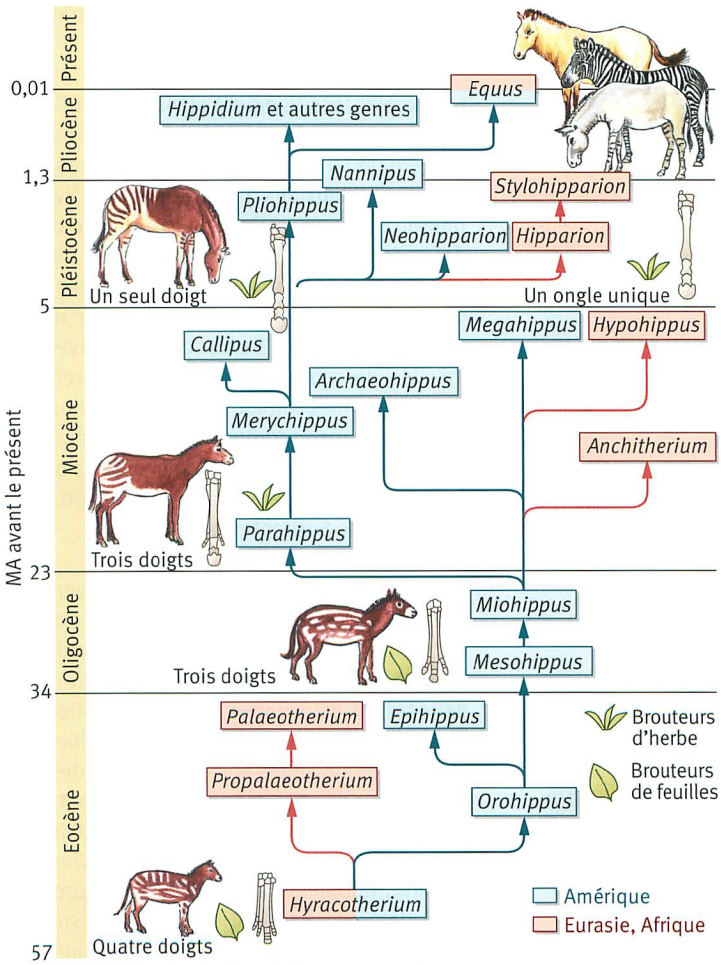
Le géologue **Charles LYELL** (1797-1875) fut le principal opposant à la théorie du catastrophisme de CUVIER. LYELL a travaillé intensivement sur les couches sédimentaires et les séries stratigraphiques. La **stratigraphie** (lat.*stratus*: couches; gr. *graphein*: écrire) est une science qui permet la datation relative des roches et des fossiles. Les terrains sédimentaires sont composés de différentes couches de sédiments superposées; dans les terrains peu plissés, les couches les plus jeunes se trouvent au-dessus des couches les plus vieilles. A l'aide de fossiles de référence, caractéristiques d'une période de l'histoire de la Terre et qu'on retrouve à plusieurs endroits, il est possible de dater différentes couches stratigraphiques et de les mettre en relation: deux couches se trouvant à deux endroits distincts, mais contenant les mêmes fossiles de référence, ont le même âge. On trouve plusieurs fossiles de référence parmi les **trilobites** apparentés aux arthropodes actuels, très nombreux à l'ère primaire. (▶ Evolution et parenté)

Par ses découvertes, LYELL conclut que la Terre est bien plus âgée que CUVIER ne le croyait et estima l'âge de la Terre à 240 MA. En étudiant la stratigraphie, LYELL arriva à la conclusion que les forces qui agissent sur la croûte terrestre et qui la modifient sont toujours à l'œuvre aujourd'hui. Il est le fondateur de l'**uniformitarisme** (ou **actualisme**) qui postule que les événements passés ont été causés par des processus qui se déroulent encore de nos jours. C'est seulement à partir du XXe siècle qu'on découvrit que la Terre était âgée de 4600 MA.

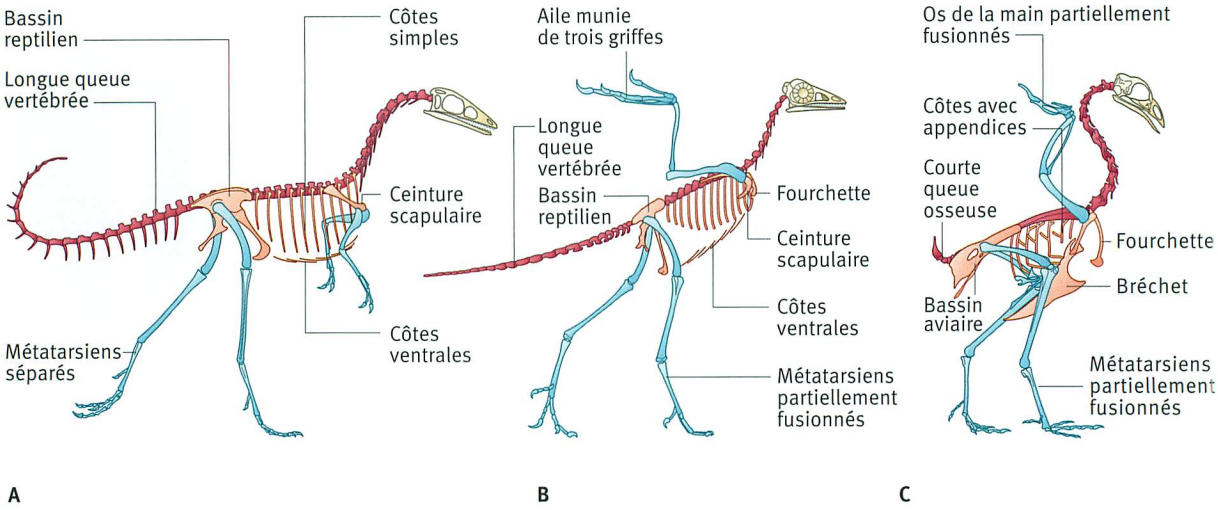
La série des fossiles des ancêtres du cheval nous offre un exemple parlant de l'évolution des espèces. Elle illustre parfaitement les changements des caractéristiques corporelles au fil du temps et les extinctions qui jalonnent l'évolution d'un groupe, dans ce cas le genre *Equus*. Actuellement, ce genre regroupe le cheval, l'âne et le zèbre. (▶ Evolution et parenté)

L'histoire évolutive du cheval illustre aussi le **principe de l'irréversibilité**: une espèce éteinte ne peut en aucun cas réapparaître. Il en va de même pour des caractéristiques qui ont disparu dans un groupe au cours de l'évolution. Par exemple, on ne retrouve plus aucune forme à quatre ou cinq doigts parmi les fossiles ultérieurs à *Mesohippus*, le premier ancêtre du cheval à n'avoir que trois doigts. En d'autres termes, l'évolution ne revient pas en arrière.

367.4 Trilobite



367.3 Chronologie de l'évolution du cheval



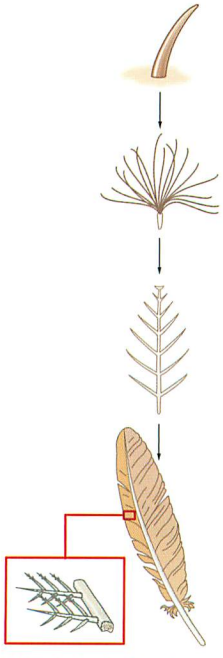
368.5 Anatomie comparée. **A** *Compsognathus* (reconstitution) **B** *Archaeopteryx* (reconstitution) **C** Poule actuelle

L'un des fossiles les plus célèbres, évalué à un million d'euros, est celui de l'***Archaeopteryx lithographica*** exposé depuis 2007 au Musée d'histoire naturelle de Berlin.

Le premier fossile de cet oiseau primitif a été découvert en 1861 par des ouvriers dans la carrière de Solnhofen en Bavière (Allemagne), seulement deux ans après la sortie du livre de DARWIN sur l'origine des espèces. Ce spécimen daté de –150 MA possédait des plumes comme les oiseaux actuels, mais également des dents, des griffes et une longue queue comme les reptiles. Sa ressemblance avec des fossiles de reptiles était telle que, pendant plusieurs années, il fut pris pour un dinosaure appelé *Compsognathus*. Ce dernier était un petit dinosaure qui se déplaçait sur ses pattes arrières ; il avait également été découvert dans la carrière de Solnhofen en 1858.

Les organismes comme l'archéoptéryx ayant des caractéristiques appartenant à deux groupes systématiques différents sont des organismes **intermédiaires**. Leur statut intermédiaire entre deux taxons est souvent remis en question par les opposants à la théorie de l'évolution. Les stades intermédiaires entre les écailles des reptiles actuels et les plumes des oiseaux sont longtemps restés un mystère. Celui-ci fut éclairci en 1996, lorsqu'on découvrit en Chine le *Sinosauropteryx*, apparenté au dinosaure *Compsognathus*, daté de –135 MA, qui possédait sur son dos une structure duveteuse – les protoplumes – rappelant les plumes des oiseaux. Depuis cette découverte, on a trouvé en Chine plus d'une dizaine de dinosaures possédant des plumes. Le célèbre *Velociraptor*, reconstitué dans le film «Jurassic Park», possédait certainement lui aussi des plumes.

Si l'archéoptéryx n'est pas reconnu comme l'ancêtre des oiseaux actuels par la plupart des paléontologues, il en est néanmoins très proche. Le plan de construction de l'archéoptéryx est un indice probant que la combinaison de caractéristiques peut donner naissance à de nouvelles structures. (▶ Variabilité et adaptation)



368.6 Evolution des plumes des oiseaux

1. Expliquez pourquoi, selon CUVIER, les fossiles ne sont pas une preuve de l'évolution et pourquoi aujourd'hui on les considère comme des indices probants de l'évolution.
2. Expliquez les étapes de l'évolution du cheval en vous fondant sur la figure 367.3.
3. Expliquez le concept « évolution et parenté » en vous aidant de la chronologie de l'évolution du cheval grâce aux fossiles.

COMPLÉMENTS Radiométrie

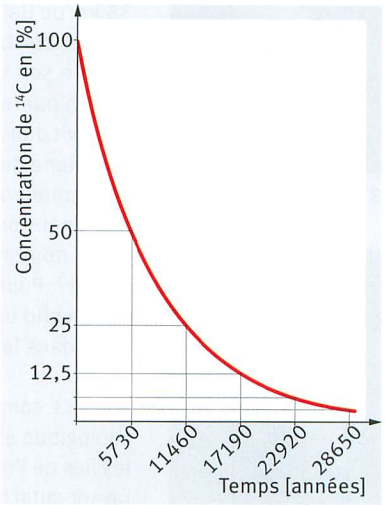
La **méthode de datation au carbone radioactif** est utilisée afin de déterminer l'âge de structures contenant des matières organiques. Elle est fondée sur la désintégration radioactive de l'isotope ^{14}C qui est instable. Cet isotope se dégrade à vitesse constante et forme du ^{14}N.

Le ^{14}C est formé dans la stratosphère sous l'influence des rayons cosmiques. Le ^{14}C se lie à l'oxygène afin de former du dioxyde de carbone et se retrouve comme le ^{12}C dans le cycle du carbone de la biosphère grâce à la photosynthèse. Cependant, la proportion de ^{14}C est faible : pour 10^{12} atomes de ^{12}C, il n'y a qu'un seul ^{14}C. Ce rapport se retrouve également dans les organismes vivants, mais, lorsqu'un organisme meurt, ce rapport change ; en effet, la proportion de ^{14}C diminue constamment avec le temps dès la mort de l'organisme, qui signe l'arrêt des échanges métaboliques. Le temps mis pour que la moitié d'une certaine quantité d'un isotope radioactif soit désintégrée est appelé **demi-vie** ; la demi-vie du ^{14}C est de 5730 ans. Après ce temps, la quantité initiale de ^{14}C de n'importe quel échantillon isolé est réduite de moitié. En étudiant le rapport $^{14}C/^{12}C$, on peut estimer la date de la mort d'un organisme et dater différentes découvertes archéologiques. La fiabilité de la méthode peut être vérifiée en datant au ^{14}C des organismes d'âge connu. Néanmoins, le ^{14}C ne permet pas de dater des fossiles de plus de 50 000 ans, car le rapport $^{14}C/^{12}C$ est tellement bas que la mesure n'est plus fiable.

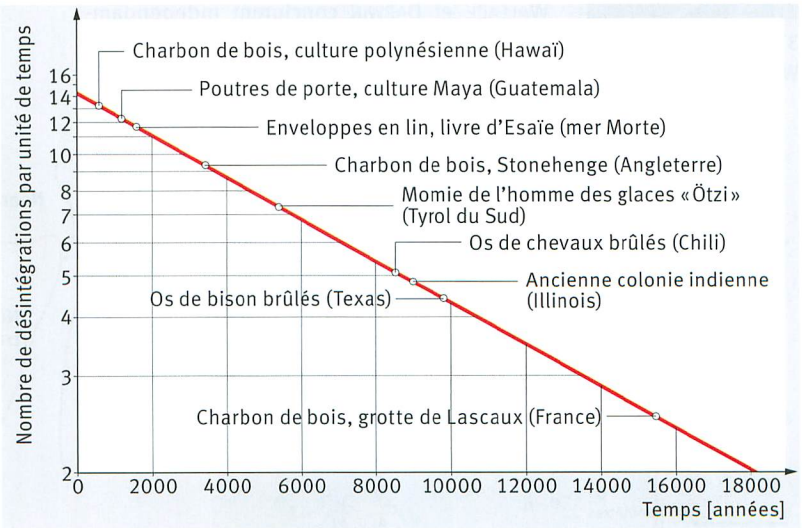
Afin de dater des fossiles plus anciens, il faut utiliser d'autres méthodes de datation comme celle du **potassium/argon**. Le potassium est un élément qui se trouve sous différents isotopes dans la nature. L'isotope ^{40}K est radioactif et a une demi-vie de 1300 MA ; il se désintègre en ^{40}Ca et ^{40}Ar, un gaz rare. Le problème avec ce gaz est qu'il s'échappe rapidement d'un organisme mort, ce qui rend les fossiles inaptes à la mesure K/Ar. Le gaz s'échappe aussi de la lave liquide lors de la solidification de la lave. Toutefois, le ^{40}Ar reste lié aux petits cristaux dans les roches volcaniques, ce qui permet la datation indirecte des fossiles se trouvant dans les mêmes couches.

Ces dernières années, la datation a été encore améliorée grâce au développement de la spectroscopie de masse et d'autres méthodes de mesure modernes. Chaque fois que c'est possible, plusieurs méthodes de datation sont utilisées simultanément afin de limiter les erreurs.

1. Décrivez les principes de la radiométrie.
2. Comparez la méthode de datation au ^{14}C avec celle au K/Ar.
3. Expliquez pourquoi la méthode de datation au ^{14}C permet de dater uniquement des fossiles relativement récents.



369.2 Désintégration radioactive du ^{14}C en fonction du temps



369.1 Datation radiométrique au ^{14}C

370.1 Cacatoès

370.2 Etourneau de Rothschild

370.3 Alfred Russel WALLACE

2.2 Indices tirés de la biogéographie

Lombok est une île qui se trouve à environ 35 km de Bali. Le naturaliste britannique **Alfred Russel WALLACE** passa par Lombok en 1856, lors de son voyage en Asie du Sud-Est, et fut frappé par les différences entre ces deux îles. Il écrivit dans son carnet de bord : *« Ces îles ont une faune qui diffère entre elles plus que celle de l'Angleterre diffère de celle du Japon. »* Comment peut-on expliquer qu'à Lombok, il y a un grand nombre de petits cacatoès blancs et pas à Bali ? Pourquoi y a-t-il des étourneaux de Rothschild uniquement à Bali et nulle part ailleurs dans le monde ?

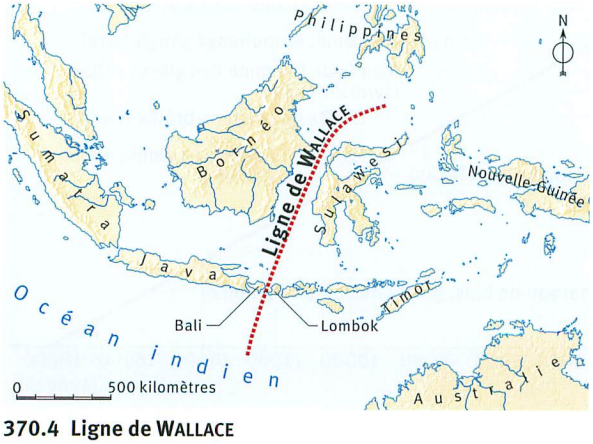
WALLACE comprit alors qu'il existe une barrière zoologique entre Bali et Lombok. Il postula que les îles de l'ouest et de l'est devaient être auparavant rattachées à des continents différents, ce qui pourrait alors expliquer la présence d'une faune et d'une flore très distinctes. De nos jours, on sait que, pendant les dernières glaciations, en raison de la baisse du niveau des eaux, les îles de l'ouest étaient rattachées à l'Asie, alors que celles de l'est étaient reliées à l'Australie.

Tout comme DARWIN aux îles Galápagos, WALLACE remarqua que la diversité des espèces est plus faible sur les îles que sur les continents. Beaucoup d'espèces qui vivent sur les îles sont **endémiques** (gr. *endemos* : natif), c'est-à-dire qu'elles ne sont présentes que sur l'île en question, et nulle part ailleurs. Cependant, certaines espèces continentales sont très similaires à celles des îles. A partir de ces observations, WALLACE et DARWIN conclurent indépendamment l'un de l'autre que les espèces des îles descendent d'espèces continentales. Ces découvertes ont convaincu WALLACE de l'évolution des espèces et il développa lui aussi, parallèlement à DARWIN, une théorie de la **sélection naturelle**.

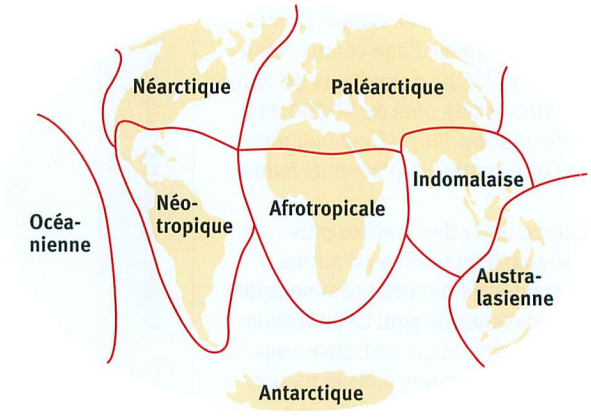
Bali et Lombok sont des deux côtés d'une limite, appelée ligne de WALLACE, qui fait frontière entre deux **régions biogéographiques** ou **écozones** : la zone indomalaise et la zone australasienne. Entre les deux îles, une fosse profonde sépare le plateau continental du sud-est asiatique de la plaque australienne. Cette séparation a subsisté pendant la dernière glaciation lorsque le niveau de la mer avait baissé. Pendant cette période, Bali était relié aux îles qui se trouvent plus à l'ouest, comme Java, Bornéo et Sumatra, ainsi qu'à la partie continentale de l'Asie du Sud-Est. L'île de Lombok, quant à elle, était reliée à l'Australie et à la Nouvelle-Guinée, ce qui permet de comprendre pourquoi il y a des cacatoès sur l'île de Lombok. Cela explique également la présence de l'orang-outan à l'ouest de la ligne de WALLACE et non pas sur l'île de Sulawesi qui se trouve, tout comme Lombok, du côté est.

Les oiseaux, contrairement aux orang-outans, peuvent traverser un bras de mer de 35 km de large ; c'est pourquoi l'absence de cacatoès sur l'île de Bali n'est due qu'au hasard.

1 Il n'y a pas que les facteurs écologiques qui influencent la distribution des êtres vivants. Justifiez cette assertion.



370.4 Ligne de WALLACE



370.5 Régions biogéographiques ou écozones

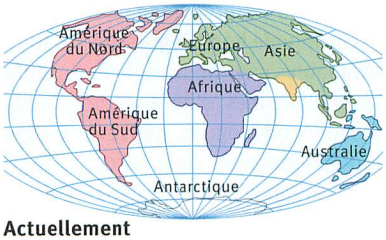
COMPLÉMENTS La dérive des continents

Le grand tremblement de terre qui secoua San Francisco le 18 avril 1906 fit plus de trois mille morts. Les services géologiques des USA ont récemment estimé à 99,7 % la probabilité qu'un séisme de même magnitude se produise dans les trente prochaines années en Californie. En cause, la faille de San Andreas, une faille transformante de plus de 1300 km de long qui sépare deux plaques de la croûte terrestre : la plaque du Pacifique, qui se déplace d'environ trois centimètres par année vers le nord, et la plaque nord-américaine, qui se déplace vers le sud-ouest. Le long de la faille, la tension est telle qu'elle conduit tous les cent cinquante ans environ à un séisme majeur.

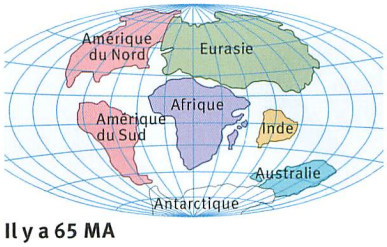
La théorie de la **tectonique des plaques** (gr. *tektonikós* : charpentier) est un principe de base de la géologie moderne. Grâce aux satellites GPS (angl. : *global positioning system*), on peut actuellement mesurer les mouvements précis des sept grandes plaques tectoniques et des nombreuses plaques plus petites.

La théorie de la tectonique des plaques complète la théorie de la **dérive des continents** proposée par le géographe et météorologue allemand **Alfred WEGENER** (1880-1930) lors d'une conférence en 1912. Son hypothèse peut être résumée de la façon suivante : il y a 250 MA, les continents actuels étaient rassemblés en un supercontinent, qu'il appela Pangée (gr. *pan* : entier ; *gaia* : terre). Celui-ci s'est ensuite fragmenté en différentes parties qui ont dérivé indépendamment les unes des autres pendant des millions d'années. Cette hypothèse permettait d'expliquer pourquoi les côtes d'Afrique de l'Ouest et d'Amérique du Sud s'emboîtent parfaitement. La découverte de fossiles identiques, mais uniquement antérieurs à 130 MA, des deux côtés de l'Atlantique confirme également l'hypothèse que les deux continents n'en formaient qu'un auparavant.

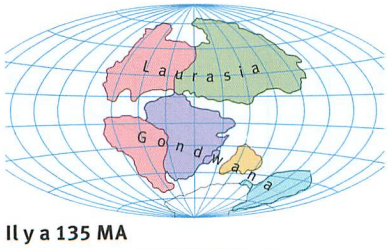
371.1 Faille de San Andreas



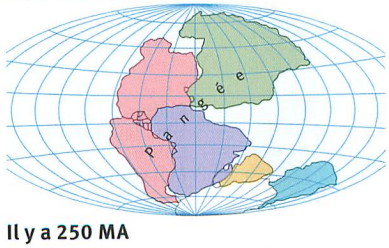
Actuellement



Il y a 65 MA



Il y a 135 MA



Il y a 250 MA

361.2 Dérive des continents

Toutefois, WEGENER ne pouvait pas expliquer la cause de la séparation et de la dérive des continents. Ce n'est que trente ans plus tard que sa théorie fut acceptée par les géologues. Actuellement, on estime que les courants de convection thermiques dans le manteau terrestre sont le moteur de la dérive des continents.

La Pangée commença à se dissocier vers –200 MA en un continent du nord, appelé Laurasie, et un continent du sud, nommé Gondwana. Ce dernier abritait une flore caractéristique composée de fougères arborescentes du genre *Glassopteris*. Dès le XIXe siècle, des fossiles de ces plantes actuellement éteintes ont été retrouvés en Amérique du Sud, Afrique, Australie, Antarctique et Inde. WEGENER avait déjà émis l'hypothèse que, autrefois, ces différentes régions avaient été reliées ensemble en un seul continent.

Il y a 150 MA, le Gondwana commença à se fragmenter. L'Afrique se détacha de l'Amérique du Sud et dériva vers le nord. Les Alpes ont commencé à se former en conséquence de la collision entre la plaque africaine et la plaque eurasienne à partir de –70 MA. L'Australie est une île depuis 55 MA. Dans 55 MA, Los Angeles se dissociera du continent américain et dérivera vers le nord avec la plaque du Pacifique.

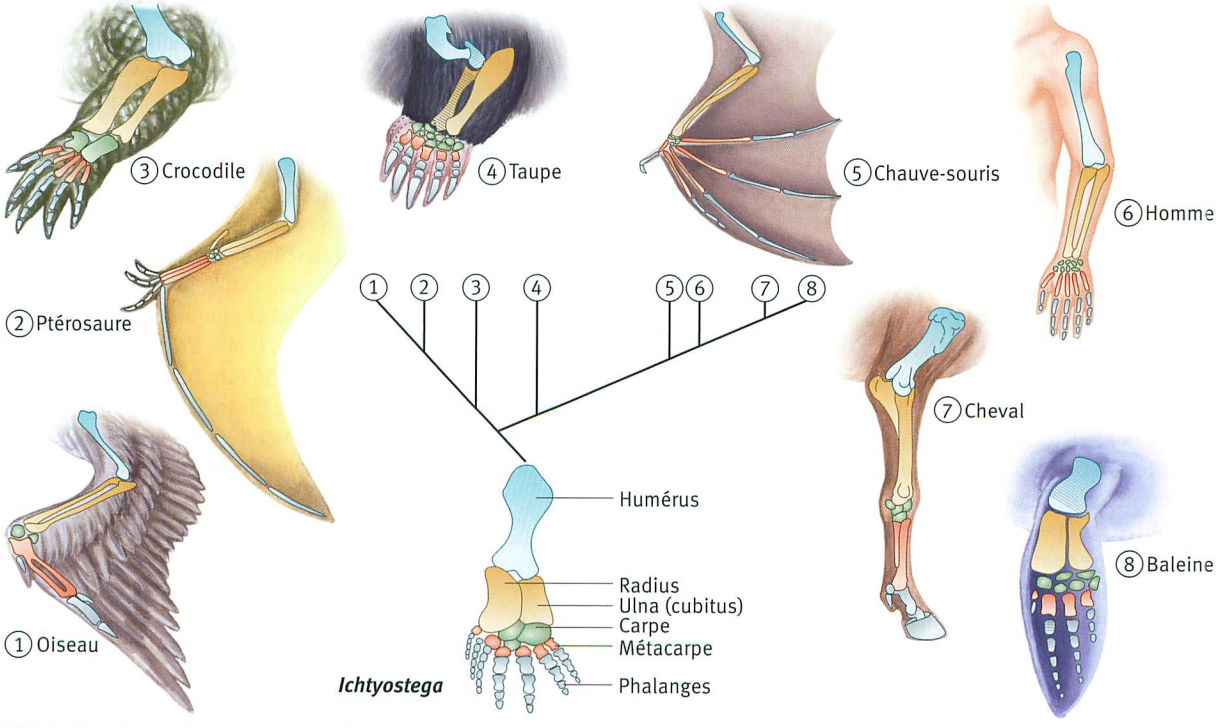
1 Expliquez en quoi la théorie de la dérive des continents est un indice en faveur de la théorie de l'évolution.

2.3 Indices tirés de la morphologie et de l'anatomie comparées

Les membres antérieurs des vertébrés terrestres présentent des similitudes fondamentales de leurs structures osseuses, bien que leurs fonctions respectives soient fort diverses. Les pattes fouisseuses des taupes sont composées des mêmes éléments squelettiques que les ailes des chauves-souris ou que la jambe d'un cheval. Le plan de construction est le même pour tous les vertébrés tétrapodes : une ceinture osseuse, un os (humérus) dans la partie supérieure du membre, deux os (radius et ulna, ou cubitus) dans la partie correspondant à l'avant-bras, plusieurs petits os (carpe) au niveau du poignet, plusieurs os allongés (métacarpe) au niveau de la main et plusieurs séries de petits os (phalanges) au niveau des doigts. Il en va de même pour les membres postérieurs. Le premier tétrapode ayant un tel squelette était un amphibien primitif, ***Ichtyostega***, qui vivait il y a 365 MA. On appelle **homologies** des caractéristiques semblables chez deux espèces différentes, qui ont été héritées d'un ancêtre commun. Des organes homologues peuvent avoir des formes ou des fonctions différentes, mais le plan de construction est le même. (▶ Evolution et parenté)

En raison d'une spécialisation ultérieure, des organes homologues peuvent diverger au cours du temps, au point de ne plus présenter de ressemblance morphologique. Par exemple, les nageoires des baleines et les ailes des chauves-souris dérivent tous deux des membres antérieurs de mammifères tétrapodes terrestres.

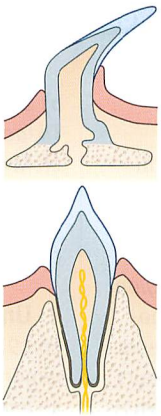
Au contraire, le requin et le dauphin se ressemblent beaucoup sur le plan morphologique, alors qu'ils ne sont que lointainement apparentés. En effet, le requin appartient au groupe des poissons cartilagineux, tandis que le dauphin est un mammifère. Tous deux ont un corps caréné adapté à la chasse en mer. Ces ressemblances proviennent d'une adaptation au cours des générations à un milieu de vie semblable. On appelle **analogie** une similarité entre deux traits (en général morphologiques) remplissant les mêmes fonctions biologiques, chez deux espèces différentes, qui n'est pas liée à un héritage évolutif commun. (▶ Variabilité et adaptation) En effet, des caractères analogues ont une fonction identique, mais une structure de base différente. Ils ont évolué de façon indépendante, mais sous la pression de facteurs environnementaux identiques. Ainsi, les homologies et les analogies sont toutes deux des indices en faveur de la théorie de l'évolution. En raison des modifications évolutives, il n'est



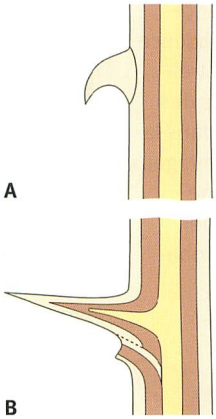
372.1 Homologie des membres antérieurs des vertébrés

guère aisé de reconnaître les homologies chez les divers groupes systématiques. Afin de distinguer les analogies des homologies, trois critères d'homologie ont été définis : selon le **critère de position**, des structures sont homologues lorsqu'elles occupent les mêmes positions. Les articles des membres des vertébrés répondent à ce critère. Selon le **critère de la qualité spécifique**, certaines structures peuvent également être reconnues comme homologues, même si leur position a été modifiée au cours de l'évolution, à condition qu'il y ait des correspondances au niveau de plusieurs unités individuelles. Ainsi, les écailles de la peau des requins et les dents des mammifères sont homologues, car elles sont construites à partir des mêmes composants. D'après le **critère de continuité**, des organes sont homologues même s'ils ne remplissent pas les conditions des deux premiers critères, et ce pour autant que chacun d'eux soit homologue à l'organe d'un organisme intermédiaire. Un bon exemple est celui des osselets de l'oreille moyenne des mammifères actuels : en effet, sur des fossiles et lors du développement embryonnaire des mammifères, on peut remarquer que les osselets de l'oreille moyenne appartenaient à l'origine à la mâchoire ; dans ce cas, il y a donc eu à la fois un changement de position et de fonction.

Aucun de ces critères ne s'applique aux organes analogues, qui ont pour seules similitudes une fonction et une morphologie semblables, mais pas une même origine. Les aiguillons des rosiers, par exemple, ont la même fonction que les épines des prunelliers. Tous deux offrent une protection efficace contre le broutage, mais leur origine et leurs structures internes sont complètement différentes. On appelle **convergence** le développement de structures analogues et **divergence** l'évolution différente d'organes homologues en raison de conditions de vie particulières.



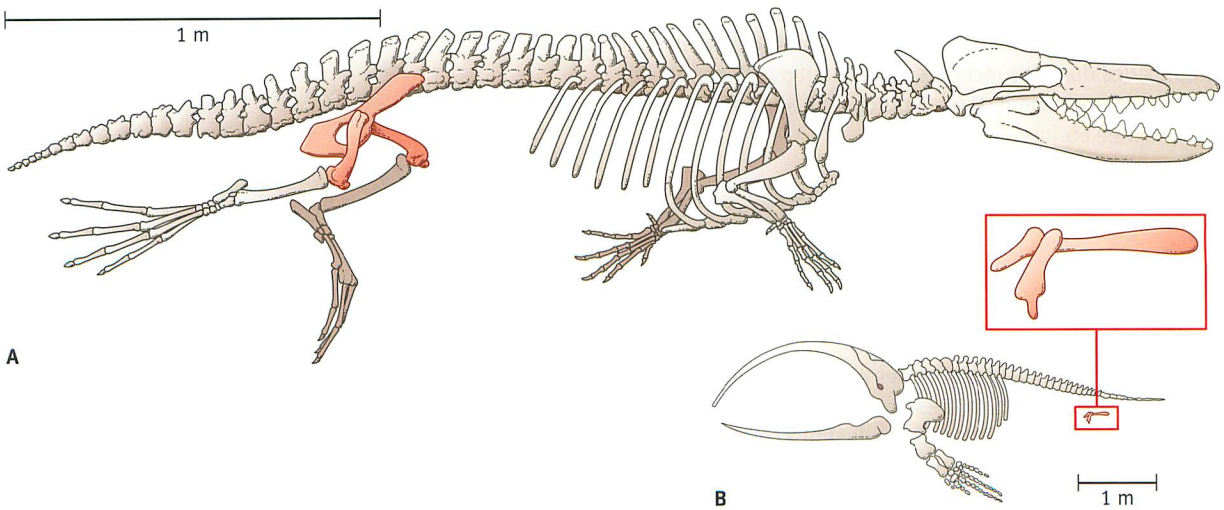
2 Organes homologues.
A Ecaille (requin)
B Dent (mammifère)



373.3 Organes analogues.
A Aiguillon de rosier
B Epine de prunellier

En plus des homologies et analogies, il existe d'autres indices de l'évolution fondés sur l'anatomie comparée. Des fossiles de baleines comme *Rodhocetus* possèdent encore des caractéristiques typiques des mammifères terrestres. Les baleines actuelles n'ont plus de membres postérieurs, mais le squelette de la baleine du Groenland présente des restes de ceinture pelvienne et de fémur. Ces restes d'organes et de structures qui, au cours de l'évolution, ont perdu leur fonction sans forcément en gagner une nouvelle sont appelés **organes vestigiaux**. Les os vestigiaux de la baleine sont la trace de l'ascendance des baleines actuelles : elles dérivent de formes ancestrales quadrupèdes. Lors du passage de la vie terrestre à la vie marine, les membres postérieurs ont perdu leur fonction déambulatoire. La régression des structures qui ne sont plus utilisées peut être bénéfique, car associée à une économie de matériaux et d'énergie. Les organes qui n'ont plus aucune fonction ne se retrouvent pas toujours sous forme d'organes vestigiaux, mais peuvent disparaître totalement. Dans le cas des restes de ceinture pelvienne des baleines, ces os servent au maintien des muscles ; il y a donc eu un changement de fonction.

1. Expliquez la différence entre homologies et analogies et pourquoi elles sont un indice de l'évolution.
2. Comment expliquer l'existence des dents de sagesse chez les humains ?

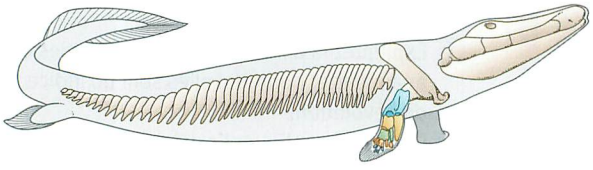


373.4 Baleines fossile et récente. **A** *Rodhocetus* **B** Baleine du Groenland avec organes vestigiaux

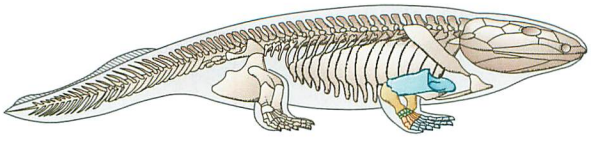
EXERCICES Indices en faveur de l'évolution

1 L'origine des vertébrés tétrapodes dans les eaux peu profondes ?

En 2004, les paléontologues ont découvert, au nord du Canada, un fossile d'un poisson vieux de 375 MA, qu'ils ont baptisé *Tiktaalik*. Ce grand poisson d'eaux peu profondes avait des nageoires charnues, c'est pourquoi on le rattache aux sarcoptérygiens (gr. *sarx*: la chair; *ptérugion*: l'aile ou la nageoire). Ses nageoires pectorales, composées d'un article, puis de deux articles, puis de plusieurs petits articles, sont homologues aux membres antérieurs des vertébrés tétrapodes. Il avait d'autres caractéristiques typiques des poissons, comme des rayons osseux au bout des nageoires, des écailles sur le corps et des branchies. Mais il avait également des poumons, un crâne plat, des yeux dirigés vers le haut et un cou mobile, caractéristiques typiques des vertébrés terrestres. Une autre différence entre *Tiktaalik* et la plupart des poissons tient à l'absence des plaques osseuses recouvrant les ouïes, qui restreignent le mouvement latéral de la tête. Les poissons des eaux profondes peuvent orienter leur corps entier dans la direction de leur proie. Mais un cou mobile est avantageux si l'on vit dans les eaux peu profondes ou sur la terre ferme, où l'on bouge moins facilement le corps entier. Les nageoires charnues de *Tiktaalik* lui servaient probablement aussi à s'appuyer sur le fond pour sortir la tête de l'eau afin de respirer l'air atmosphérique.



Un autre fossile célèbre, *Ichtyostega* (gr. *ichthys*: poisson; *stega*: crâne), a été découvert en 1931 au Groenland. Il a été considéré comme l'ancêtre des amphibiens, mais, d'après des données récentes, il ne serait pas l'ancêtre direct des amphibiens actuels parce qu'il appartiendrait à une lignée éteinte.



a) *Tiktaalik* et *Ichtyostega* sont des espèces intermédiaires, car ils représentent des formes de vie situées entre les poissons et les vertébrés terrestres. Justifiez cette affirmation en énumérant les caractéristiques de ces deux espèces qui appartiennent aux poissons et celles qui appartiennent aux vertébrés terrestres.

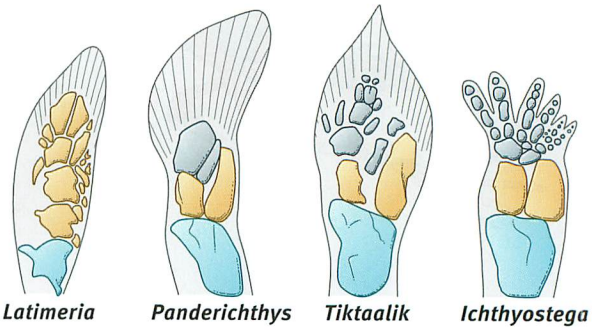
b) Expliquez en quoi des espèces fossiles comme *Tiktaalik* et *Ichtyostega* sont des indices essentiels en faveur de la théorie de l'évolution.

c) Justifiez pourquoi les partisans de l'*Intelligent Design* (voir p. 380) refusent de considérer ces formes de vie comme intermédiaires.

2 Un fossile vivant

En 1938, près des côtes sud-africaines, des pêcheurs remontèrent un poisson de près de deux mètres appartenant au groupe des cœlacanthes, considéré comme éteint depuis 65 MA. Le cœlacanthe *(Latimeria chalumnae)* vit dans les eaux profondes de l'océan Indien au large des côtes de Madagascar et de l'Afrique de l'Est.

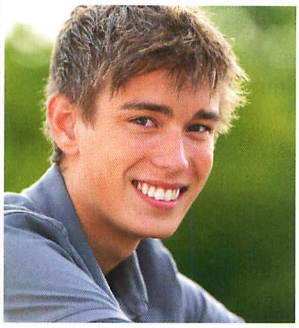
En 1998, un représentant d'une seconde espèce de ce groupe primitif fut découvert au large de l'île indonésienne Sulawesi. Les cœlacanthes font partie des sarcoptérygiens, groupe qui comprend également les dipneustes, dont les trois genres actuels vivent tous dans les eaux douces tropicales. Leurs caractéristiques morphologiques communes sont des nageoires pectorales robustes avec une structure osseuse homologue aux membres des vertébrés terrestres actuels. Les dipneustes possèdent aussi des poumons, qui leur permettent de respirer l'oxygène de l'air. Chez les cœlacanthes, il y a des reliquats de poumons, remplis de graisse.



a) Le cœlacanthe est souvent décrit comme un fossile vivant. Expliquez ce que cela signifie.

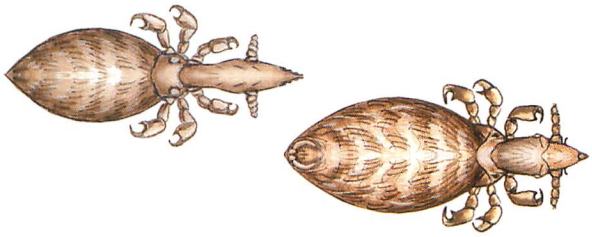
b) Comparez l'arrangement des os de la nageoire pectorale chez *Latimeria*, *Panderichthys*, *Tiktaalik*, et *Ichthyostega* selon un point de vue évolutif.

3 Mimiques chez les primates



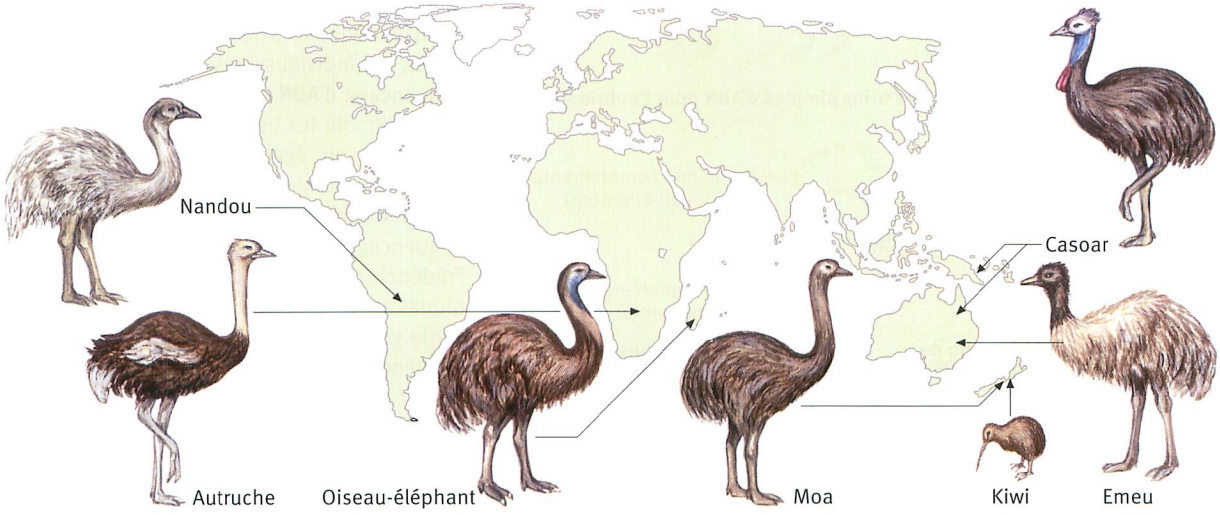
Les macaques à longue queue montrent leurs dents lorsqu'ils se sentent menacés. Les humains par contre montrent aussi leurs dents dans des situations agréables.
a) Comparez les mimiques des macaques à longue queue et des humains, et indiquez s'il s'agit d'une analogie ou d'une homologie.
b) Faites une hypothèse pour expliquer pourquoi les Hommes et les macaques à longue queue montrent leurs dents dans des situations différentes.

5 Poux du chameau et de l'Homme



Comme la plupart des parasites, les poux du genre *Microthoracius* et *Pediculus* sont parfaitement adaptés à leur hôte et ne peuvent donc parasiter qu'une seule espèce : ils sont spécifiques à leur hôte. On trouve *Microthoracius cameli* et *Microthoracius mazzai* dans la fourrure des chameaux de l'Ancien-Monde et des lamas du Nouveau-Monde. *Pediculus humanus* est un parasite de l'Homme et *Pediculus schaeffi* un parasite des chimpanzés.
Expliquez quelles conclusions peuvent être tirées des relations entre les poux et leurs hôtes respectifs d'un point de vue de l'évolution.

4 Biogéographie des oiseaux coureurs



L'autruche d'Afrique, le nandou sud-américain, l'émeu d'Australie, le casoar d'Australie et de Nouvelle-Guinée ainsi que le kiwi de Nouvelle-Zélande font partie des oiseaux coureurs. Les oiseaux-éléphants (le moa de Nouvelle-Zélande et l'*Aepyornis maximus* de Madagascar) faisaient également partie de ce groupe, et sont aujourd'hui éteints. Toutes ces espèces sont incapables de voler mais possèdent quelques restes du squelette qui le leur permettaient. Les autres os du corps sont lourds et robustes. La plupart ne possèdent ni sac aérien, ni bréchet, ni site d'insertion de la musculature de vol. Les plumes de leurs ailes et de leur queue sont également réduites.
a) Les caractéristiques communes des oiseaux coureurs sont-elles analogues ou homologues ?
b) Expliquez la présence des oiseaux coureurs fossiles et actuels sur des continents différents, d'un point de vue évolutif.

2.4 Indices tirés de la biologie moléculaire

On trouve aussi des homologies dans le domaine moléculaire, qui permettent d'étudier la parenté entre individus ou espèces d'une façon plus quantitative. L'exemple le plus célèbre est celui du **code génétique**. Ce dernier est universel, ce qui signifie qu'il est le même pour tous les être vivants : procaryotes, eucaryotes, plantes, mycètes et animaux. C'est donc une **homologie universelle**. La présence de cet élément de base chez tous les êtres vivants suggère qu'il est apparu tout au début de l'histoire de la vie. (▶ Evolution et parenté)

Jusqu'à présent, seules quelques rares exceptions au code génétique universel ont été trouvées, dans les mitochondries et chez quelques unicellulaires procaryotes et eucaryotes. Par exemple, dans les mitochondries, le triplet UGA ne code pas pour un codon arrêt, mais pour l'acide aminé tryptophane. Cependant, ces quelques variations ne remettent pas en cause l'universalité du code génétique.

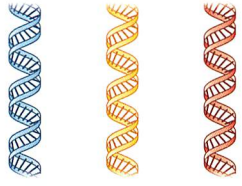
La parenté entre espèces se manifeste en premier chef par les ressemblances de leur séquence d'ADN. De nos jours, le séquençage des gènes est un procédé courant, afin de comparer des gènes et des génomes. Les premières méthodes moléculaires utilisées pour établir des relations de parenté entre espèces ont été des méthodes indirectes, comme l'**hybridation ADN–ADN**, à partir de 1970. Ce procédé est fondé sur le fait que les brins simples d'ADN ont tendance à s'associer spécifiquement à des brins monocaténaires complémentaires pour former des doubles brins hybrides plus stables ; plus il y a de correspondances entre les deux brins, plus il y aura de ponts hydrogène entre les deux, et plus la double hélice sera stable.

Pour des résultats plus précis, on utilise aujourd'hui une méthode qui compare directement les séquences des gènes, voire le génome entier, des individus à tester. Les résultats d'un **séquençage d'ADN** ne permettent pas uniquement d'établir les liens de parenté entre deux espèces, mais également d'estimer à quand remonte le dernier ancêtre commun aux deux espèces étudiées. A partir de la méthode de séquençage de l'ADN inventée en 1975 par Frédérick SANGER, on a développé des techniques automatisées qui ont permis de séquencer le génome entier de plusieurs espèces. Le séquençage de tout le génome humain fut un exploit achevé en 2003 dans le cadre du **projet génome humain (HUGO)**. On a alors découvert avec étonnement que le nombre de gènes des humains est considérablement plus petit que ce qui avait été supposé auparavant : avec environ 21 000 gènes, les humains ont à peine plus de gènes qu'une souris domestique. D'autres résultats ont montré qu'il n'y a pas de corrélation simple entre la complexité d'un organisme et le nombre de ses gènes.

L'étude de l'**ADN mitochondrial (ADNmt)** joue un rôle prépondérant dans la recherche sur les origines de l'espèce humaine. Une cellule

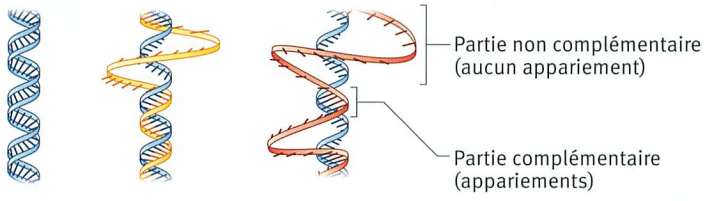
EXERCICES Hybridation ADN-ADN

1. Extraction et fragmentation de l'ADN

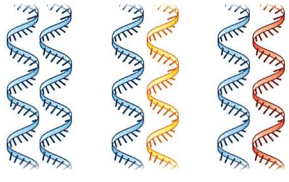


2. Dénaturation de l'ADN (séparation des deux brins par la chaleur)

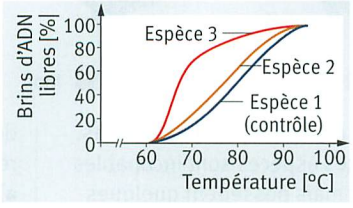
3. Refroidissement et mélange des brins simples d'ADN pour l'hybridation



4. Nouvelle dénaturation afin de déterminer le niveau d'hybridation dans l'échantillon



5. Résultats : température de dénaturation pour trois espèces



a) Décrivez le principe de l'hybridation ADN–ADN au moyen de l'illustration ci-dessus.
b) Expliquez pourquoi les ADN hybrides se dénaturent à des températures différentes.
c) Déterminez les liens de parenté entre les trois espèces.

eucaryote contient un grand nombre de mitochondries, chacune pourvue de plusieurs copies d'ADNmt. Il y a donc bien plus de copies d'ADNmt que d'ADN chromosomique dans les cellules. C'est ce qui a permis d'extraire de l'ADNmt des os des Hommes de Néandertal. De plus, l'ADNmt ne subit aucune recombinaison lors de la reproduction, ce qui signifie que les enfants possèdent le même ADNmt que leur mère ; cela permet donc de retracer les lignées maternelles. Un autre avantage à travailler avec l'ADNmt est que son taux de mutation est relativement élevé mais constant, ce qui permet de déterminer les origines, les migrations et les métissages des populations beaucoup plus facilement qu'avec l'ADN chromosomique. La comparaison des ADNmt de deux populations permet d'indiquer assez précisément le moment de leur séparation.

DARWIN avait déjà compris que la parenté entre espèces pouvait être estimée par des niveaux de ressemblances. La biologie moléculaire des protéines a confirmé cette thèse depuis plusieurs décennies. Le cytochrome c est une protéine qui se trouve chez tous les organismes aérobies et qui joue un rôle important dans la chaîne respiratoire. Sa présence presque universelle en fit un bon candidat pour montrer les liens de parenté entre différents organismes. La structure primaire du cytochrome c des humains se compose de 104 acides aminés ; elle est parfaitement identique à celle des chimpanzés. Ces similitudes ne sont que de 75 % en moyenne avec les autres vertébrés et seulement de 44 % avec la levure *Saccharomyces cerevisiae*.

Dans de rares cas, il a été possible d'analyser les séquences d'acides aminés d'espèces éteintes depuis longtemps. En 2007, des chercheurs ont réussi à isoler du collagène, la protéine des tissus conjonctifs, à partir de restes d'os d'un tyrannosaure. La comparaison des séquences d'acides aminés a montré de grandes ressemblances entre cette protéine fossile et le collagène de lézard et de crocodile, mais c'est avec le collagène d'un oiseau, la poule, que les similitudes sont les plus grandes.

1. Quelles conclusions peuvent être tirées de la comparaison de la séquence d'acides d'aminés du collagène du tyrannosaure avec celle des vertébrés terrestres actuels ?
2. Tous les changements dans la séquence des acides aminés d'une protéine sont dus à des mutations. Mais cela ne reflète pas le taux de mutation réel au cours de l'évolution. Justifiez cette affirmation.
3. Comment peut-on expliquer que la structure primaire du cytochrome c a relativement peu changé au cours de centaines de millions d'années d'évolution ?

Ala/A:	Alanine
Arg/R:	Arginine
Asn/N:	Asparagine
Asp/D:	Acide aspartique
Cys/C:	Cystéine
Gln/Q:	Glutamine
Glu/E:	Acide glutamique
Gly/G:	Glycine
His/H:	Histidine
Ile/I:	Isoleucine
Leu/L:	Leucine
Lys/K:	Lysine
Met/M:	Méthionine
Phe/F:	Phénylalanine
Pro/P:	Proline
Ser/S:	Sérine
Thr/T:	Thréonine
Trp/W:	Tryptophane
Tyr/Y:	Tyrosine
Val/V:	Valine

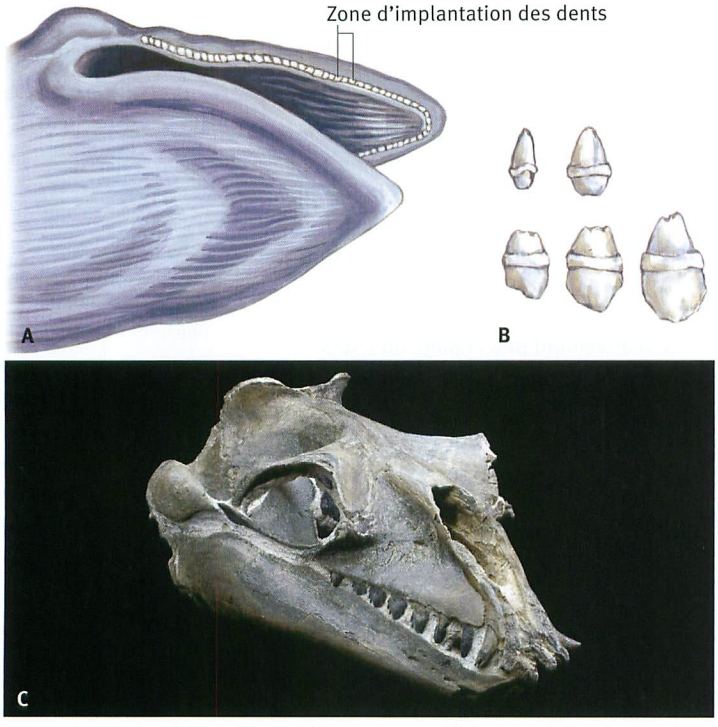
377.2 Code international des acides aminés

										10										20										30					
Homme	G	D	V	E	K	G	K	K	I	F	I	M	K	C	S	Q	C	H	T	V	E	K	G	G	K	H	K	T	G	P	N	L	H	G	...
Chimpanzé	G	D	V	E	K	G	K	K	I	F	I	M	K	C	S	Q	C	H	T	V	E	K	G	G	K	H	K	T	G	P	N	L	H	G	...
Lapin	G	D	V	E	K	G	K	K	I	F	V	Q	K	C	A	Q	C	H	T	V	E	K	G	G	K	H	K	T	G	P	N	L	H	G	...
Pigeon	G	D	I	E	K	G	K	K	I	F	V	Q	K	C	S	Q	C	H	T	V	E	K	G	G	K	H	K	T	G	P	N	L	H	G	...
Xénope	G	D	V	E	K	G	K	K	I	F	V	Q	K	C	A	Q	C	H	T	C	E	K	G	G	K	H	K	V	G	P	N	L	Y	G	...
Drosophile	G	D	V	E	K	G	K	K	L	F	V	Q	R	C	A	Q	C	H	T	V	E	A	G	G	K	H	K	V	G	P	N	L	H	G	...
Blé	G	N	P	D	A	G	A	K	I	F	K	T	K	C	A	Q	C	H	T	V	D	A	G	A	G	H	K	Q	G	P	N	L	H	G	...
Levure	G	S	A	K	K	G	A	T	L	F	K	T	R	C	E	L	C	H	T	V	E	K	G	G	P	H	K	V	G	P	N	L	H	G	...

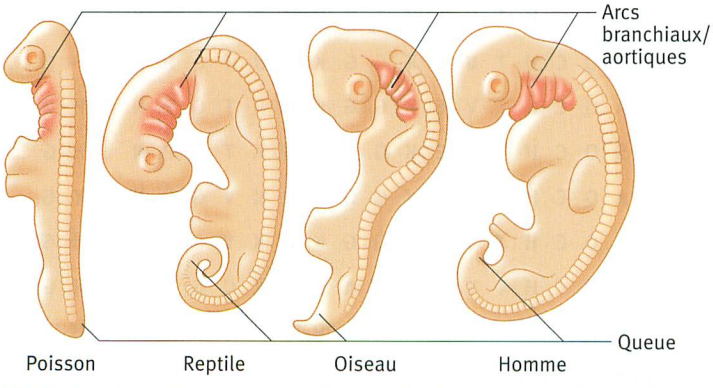
377.1 Séquence des 34 premiers acides aminés du cytochrome c chez plusieurs espèces.
Les acides aminés différents de ceux du cytochrome c humain sont marqués en jaune.

2.5 Indices tirés de l'embryologie

Les baleines comme la baleine bleue ou le rorqual commun (sous-ordre des mysticètes) ne possèdent pas de dents, mais des fanons. Ces derniers, orientés verticalement et très serrés, forment une sorte de filtre qui retient le krill (petites crevettes) lorsque la baleine expulse l'eau de sa bouche. Curieusement, au stade embryonnaire, les baleines possèdent des dents, qui disparaissent ensuite au cours du développement. Si les baleines possèdent des dents à un moment de leur développement, c'est qu'elles proviennent d'ancêtres qui en possédaient. On a en effet trouvé des baleines fossiles dont les mâchoires sont munies de dents.



378.1 Baleines. A Tête d'un embryon avec emplacements des dents **B** Dents embryonnaires **C** Tête de baleine fossile



378.2 Arcs branchiaux, resp. aortiques, chez les embryons de vertébrés

Tout comme les baleines, beaucoup d'organismes possèdent à un moment de leur développement embryonnaire des caractéristiques de leurs ancêtres, ce qui aide à retracer leur évolution. Les vertébrés primitifs, qui n'ont pas de colonne vertébrale dorsale, comme les lamproies, ou les céphalocordés, comme l'*Amphioxus*, possèdent une tige dorsale cartilagineuse, la corde, qui leur sert de soutien. Or, cette corde est présente au stade embryonnaire chez presque tous les vertébrés, bien qu'elle n'ait plus aucune fonction de soutien et disparaisse lors du développement. Un autre exemple est celui des arcs branchiaux caractéristiques des poissons, présents sous forme d'arcs aortiques au stade embryonnaire dans la région du cou chez tous les vertébrés terrestres.

Le zoologiste **Ernst HAECKEL** formula en 1866 la **loi biogénétique fondamentale** sur la base de ses observations en embryologie. Cette loi affirme que le développement embryonnaire de chaque individu, appelé aussi **ontogenèse**, récapitule de façon incomplète et accélérée l'histoire évolutive du groupe auquel appartient l'individu, la **phylogénèse**. Des recherches plus approfondies ont montré que cette loi ne s'applique que partiellement. En effet, au cours du développement embryonnaire de l'individu, on retrouve bien certaines caractéristiques ancestrales qui disparaissent ensuite, mais ce sont des caractéristiques des embryons des formes ancestrales, pas celles des formes adultes. Par exemple, les arcs aortiques des embryons des vertébrés terrestres ressemblent aux arcs branchiaux des embryons de poissons, mais pas aux branchies des poissons adultes. C'est pourquoi, plutôt que de loi, on préfère le terme de règle biogénétique. (▶ Evolution et parenté)

La biologie évolutive du développement (angl. *evolutionary development biology*, abrégé: **Evo-Devo**) a pour objet l'étude des relations entre le développement embryonnaire et la phylogénie. Une des hypothèses centrales de cette science est que l'évolution modifie la fonction de gènes déjà existants plutôt qu'elle n'en façonne de nouveaux. En conséquence, on peut penser que la modification de gènes régulateurs a dû prendre une part importante dans les changements évolutifs.

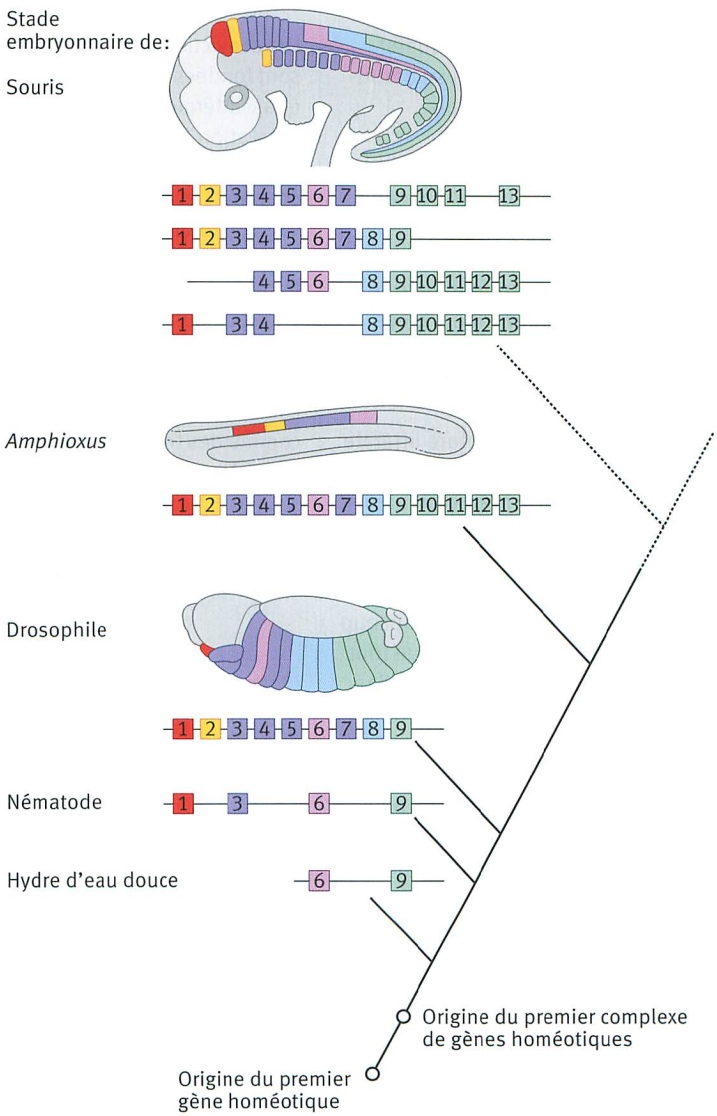
En parallèle des avancées des recherches en biologie évolutive du développement, le séquençage des génomes a progressé rapidement. On s'est aperçu que de nombreux gènes possèdent des séquences similaires, bien qu'ils appartiennent à des espèces ou à des groupes systématiques différents. On peut citer comme exemple les **gènes homéotiques** (ou gènes Hox) retrouvés chez tous les organismes pluricellulaires étudiés jusqu'à présent. Ces gènes déterminent le plan d'organisation des animaux. Ces gènes sont regroupés en complexes (angl. *cluster*) et codent pour des facteurs de transcription grâce auxquels d'autres gènes sont activés ou au contraire réprimés; par exemple, chez l'*Amphioxus*, ils sont regroupés en un complexe de 14 gènes. Au cours de l'évolution, de nombreux gènes, complexes de gènes ou même des génomes entiers, ont été dupliqués. Cela explique pourquoi les vertébrés comme les humains ou les souris ont quatre complexes homéotiques répartis sur quatre chromosomes différents. Il y a également eu des pertes de gènes lors de l'évolution, raison pour laquelle les complexes des gènes homéotiques des mammifères possèdent moins de 14 gènes.

L'expression des gènes Hox suit un motif bien précis. La concentration des produits géniques des gènes Hox détermine, dès les premiers stades embryonnaires, le destin des cellules embryonnaires – en quels organes elles vont se développer – selon leur position le long de l'axe du corps de l'embryon.

Les séquences nucléotiques des gènes homéotiques, leur position ainsi que leur motif d'expression sont en grande partie les mêmes chez les différentes espèces animales et dans les différents groupes systématiques. Cela indique qu'ils sont **homologues**, c'est-à-dire que tous ces groupes ont un ancêtre commun. Il s'ensuit que les divers plans d'organisation des différentes espèces animales remontent à un plan de base ancestral. Les mutations qui influencent le motif d'expression des gènes homéotiques provoquent des variations du plan de construction. Des modifications des concentrations des produits des gènes homéotiques peuvent mener à un changement des proportions corporelles, par exemple des différences de longueurs de cou ou de queue chez les diverses espèces de mammifères.

La découverte des gènes homéotiques a permis de comprendre pourquoi toutes les espèces animales ont une apparence semblable dans les premiers stades embryonnaires: au début, leur développement se déroule selon le plan de base ancestral. A ce stade, ce sont des gènes archaïques qui sont activés, ce qui provoque l'apparition transitoire de caractéristiques ancestrales communes, comme les arcs aortiques chez les vertébrés terrestres.

1 Justifiez l'affirmation suivante: « L'évolution fait du bricolage. Elle se sert seulement de ce qu'elle a sous la main. »



379.3 Arbre phylogénique des gènes homéotiques de différents groupes animaux. Les mêmes numéros représentent des gènes avec une haute homologie de séquence.

COMPLÉMENTS Le créationnisme

L'hypothèse de l'évolution proposée par DARWIN a été amplement confirmée par les résultats expérimentaux dans les divers domaines de la biologie. Les observations effectuées en géologie, géophysique et astronomie, n'ont fait que la renforcer. Par sa force explicative et son pouvoir prédictif, cette hypothèse est depuis longtemps devenue une théorie. Actuellement, elle n'est pas seulement le principe central de la biologie, mais partie intégrante d'une vision scientifique du monde, qui admet que tous les processus qui se déroulent sur Terre suivent des lois naturelles générales.

Mais l'évolution et tous les concepts qui l'accompagnent ne sont pas reconnus par tout le monde. En effet, les **créationnistes** soutiennent que tous les êtres vivants ont été créés indépendamment les uns des autres par un créateur.

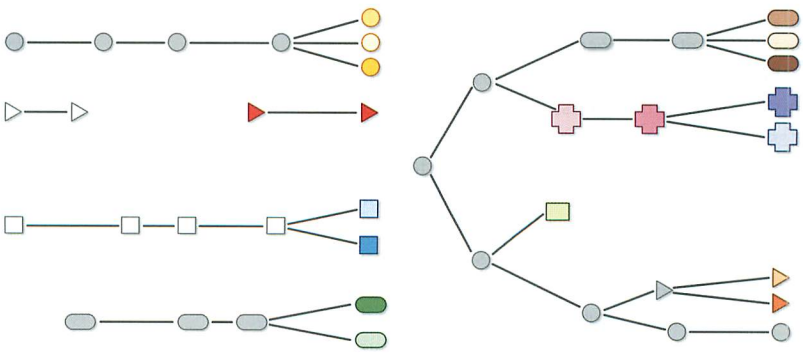
En se fondant sur une lecture littérale des récits de la Bible, les créationnistes les plus intégristes croient en une création en six jours qui remonte à environ 6000 ans. Pour réconcilier leur conviction avec les datations, qui font appel à des durées beaucoup plus longues, ils prétendent que tout a été créé avec une apparence d'âge. D'autres créationnistes croient en une création plus ancienne et acceptent quelques principes de la théorie de l'évolution ; mais ils pensent que les mutations et la sélection n'agissent et ne provoquent de modifications qu'au sein des espèces sans jamais en créer de nouvelles.

Une vision plus récente du créationnisme propose l'*Intelligent Design* comme une alternative scientifique à la théorie de l'évolution. Les représentants de ce courant de pensée estiment que les organismes vivants et leurs organes sont bien trop complexes pour être apparus sous l'influence des mutations aléatoires et de la sélection naturelle. Ils affirment que seul un créateur supérieur a pu concevoir et créer les êtres vivants. D'après eux, les différentes espèces animales et végétales qui ont été créées ne peuvent se modifier qu'à l'intérieur de l'espèce, sans franchir les limites de leur groupe. Il existe plusieurs variations de ces différents courants de pensée créationnistes.

Les convictions des créationnistes sont fondées sur une interprétation quasi littérale des récits bibliques de la création. Or, ces deux récits, qu'on trouve dans le livre de la Genèse, chapitre 1 et chapitre 2 à partir du verset 4, n'ont pas pour but d'expliquer les modalités de la formation de la Terre et des êtres vivants, mais sont des témoignages de la foi de ceux qui les ont rédigés. C'est pourquoi ils ne doivent pas être compris littéralement ni considérés comme des théories scientifiques.

Les travaux scientifiques se fondent sur l'hypothèse fondamentale que tout processus dans la nature se produit toujours selon les mêmes règles simples, les lois de la nature. Sur la base de ces règles, on a pu poser des hypothèses à propos d'observations ou de phénomènes naturels non expliqués, et réaliser les expériences nécessaires pour tester ces hypothèses. Par contre, les énoncés de la foi ne sont pas de même nature et ne peuvent pas être vérifiés par les méthodes scientifiques. L'affirmation « un créateur a créé tous les êtres vivants » ne peut être ni vérifiée ni réfutée par l'expérimentation scientifique. C'est pourquoi le créationnisme, en ramenant les énoncés de la foi sur le terrain de la réalité matérielle, transgresse les frontières des sciences naturelles et ne peut pas être valablement reconnu comme hypothèse ou théorie scientifiques.

EXERCICES Arbres phylogénétiques

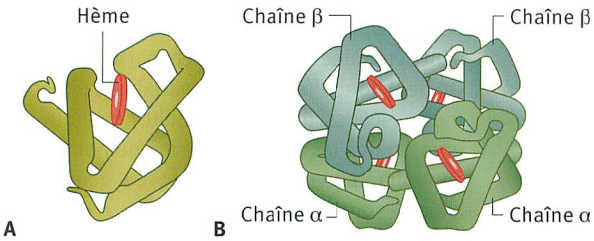


Formes = espèces Nuances de couleur = variation à l'intérieur d'une espèce

Les deux arbres phylogénétiques ci-dessus illustrent deux représentations différentes expliquant l'origine des espèces vivantes actuelles.
Précisez lequel de ces arbres correspond aux croyances des créationnistes et lequel représente la théorie de l'évolution des scientifiques. Expliquez ensuite ces deux points de vue différents sur l'apparition des espèces actuelles.

EXERCICES Mise en relation Globines

1 Structure de l'hémoglobine et de la myoglobine



La myoglobine (A) est une protéine qui stocke l'oxygène dans les cellules musculaires. Elle est composée d'une chaîne polypeptidique de 153 acides aminés. L'hémoglobine (B) est composée de quatre chaînes polypeptidiques : deux chaînes α de 141 acides aminés et deux chaînes β de 146 acides aminés. Cette protéine des globules rouges est responsable du transport de l'oxygène dans le sang. Expliquez la structure des protéines au moyen des exemples de la myoglobine et de l'hémoglobine.

2 Comparaison des séquences d'acides aminés des chaînes α et β de l'hémoglobine

	α	β		α	β		α	β		α	β
	Val	Val		Thr	Arg		Met	Leu		Phe	Phe
		His		Tyr	Phe		Pro	Lys		Thr	Thr
	Leu	Leu		Phe	Phe		Asn	Gly		Pro	Pro
	Ser	Thr		Pro	Glu		Ala	Thr	120	Ala	Pro
	Pro	Pro		His	Ser	80	Leu	Phe		Val	Val
	Ala	Glu		Phe	Phe		Ser	Ala		His	Gln
	Asp	Glu			Gly		Ala	Thr		Ala	Ala
	Lys	Lys		Asp	Asp		Leu	Leu		Ser	Ala
	Thr	Ser		Leu	Leu		Ser	Ser		Leu	Tyr
	Asn	Ala		Ser	Ser		Asp	Glu		Asp	Gln
10	Val	Val	50	His	Thr		Leu	Leu		Lys	Lys
	Lys	Thr		Gly	Pro		His	His		Phe	Val
	Ala	Ala		Ser	Asp		Ala	Cys		Leu	Val
	Ala	Leu		Ala	Ala		His	Asp	130	Ala	Ala
	Trp	Trp			Val	90	Lys	Lys		Ser	Gly
	Gly	Gly			Met		Leu	Leu		Val	Val
	Lys	Lys			Gly		Arg	His		Ser	Ala
	Val	Val			Asn		Val	Val		Thr	Asp
	Gly	Asn			Pro		Asp	Asp		Val	Ala
	Ala			Gln	Lys		Pro	Pro		Leu	Leu
20	His			Val	Val		Val	Glu		Thr	Ala
	Ala	Val		Lys	Lys		Asn	Asn		Ser	His
	Gly	Asp		Gly	Ala		Phe	Phe		Lys	Lys
	Glu	Glu		His	His		Lys	Arg	140	Tyr	Tyr
	Tyr	Val		Gly	Gly	100	Leu	Leu		Arg	His
	Gly	Gly	60	Lys	Lys		Leu	Leu			
	Ala	Gly		Lys	Lys		Ser	Gly			
	Glu	Glu		Val	Val		His	Asn			
	Ala	Ala		Ala	Leu		Cys	Val			
	Leu	Leu		Asp	Gly		Leu	Leu			
30	Glu	Gly		Ala	Ala		Leu	Val			
	Arg	Arg		Leu	Phe		Val	Cys			
	Met	Leu		Thr	Ser		Thr	Val			
	Phe	Leu		Asn	Asp		Leu	Leu			
	Leu	Val		Ala	Gly	110	Ala	Ala			
	Ser	Val	70	Val	Leu		Ala	His			
	Phe	Tyr		Ala	Ala		His	His			
	Pro	Pro		His	His		Leu	Phe			
	Thr	Trp		Val	Leu		Pro	Gly			
	Thr	Thr		Asp	Asp		Ala	Lys			
40	Lys	Gln		Asp	Asn		Glu	Glu			

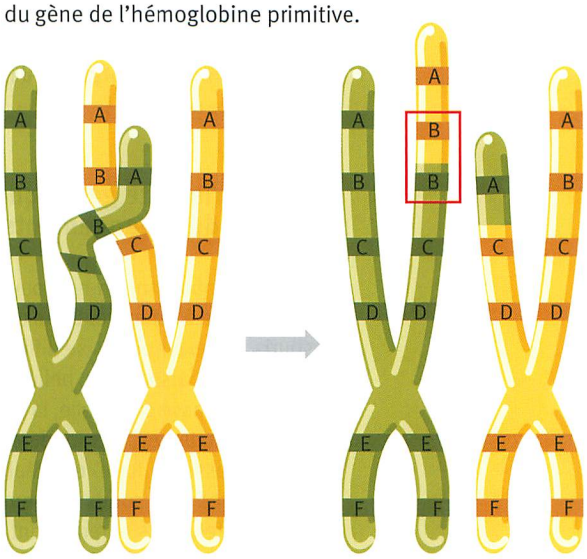
Le tableau qui précède montre la séquence d'acides aminés des chaînes α et β de l'hémoglobine humaine. Les acides aminés qui se trouvent également dans la myoglobine sont encadrés. La séquence des acides aminés est passablement conservée entre les deux chaînes, ce qui permet la comparaison entre la chaîne α et la chaîne β, légèrement plus longue. Des lacunes peuvent être observées à certains endroits de la séquence.

a) Déterminez les nombres d'acides aminés identiques entre la chaîne α et la chaîne β ainsi qu'entre l'hémoglobine et la myoglobine.

b) Faites une hypothèse plausible afin d'expliquer les similitudes et les différences.

3 Evolution de la globine

Le gène d'une globine primitive s'est vraisemblablement dupliqué pour la première fois il y a environ 500 MA. C'est ainsi qu'on obtint le gène de la myoglobine et celui de l'hémoglobine primitive. Au cours de l'évolution, les gènes de la chaîne α et de la chaîne β se sont différenciés à partir du gène de l'hémoglobine primitive.



a) Esquissez un arbre phylogénétique représentant l'évolution de la globine primitive vers les globines actuelles.

b) Expliquez, en vous fondant sur la figure ci-dessus, comment les crossing-over peuvent permettre une duplication, et expliquez dans ce contexte l'importance de la duplication génique dans l'évolution.

c) Chez les humains, le gène codant pour la chaîne α de l'hémoglobine se trouve sur le chromosome 16 et le gène codant pour la chaîne β sur le chromosome 11. Faites une hypothèse qui permette d'expliquer la localisation des gènes des globines sur deux chromosomes différents.

3 Les mécanismes de l'évolution

382.1 Variabilité phénotypique dans une population de souris

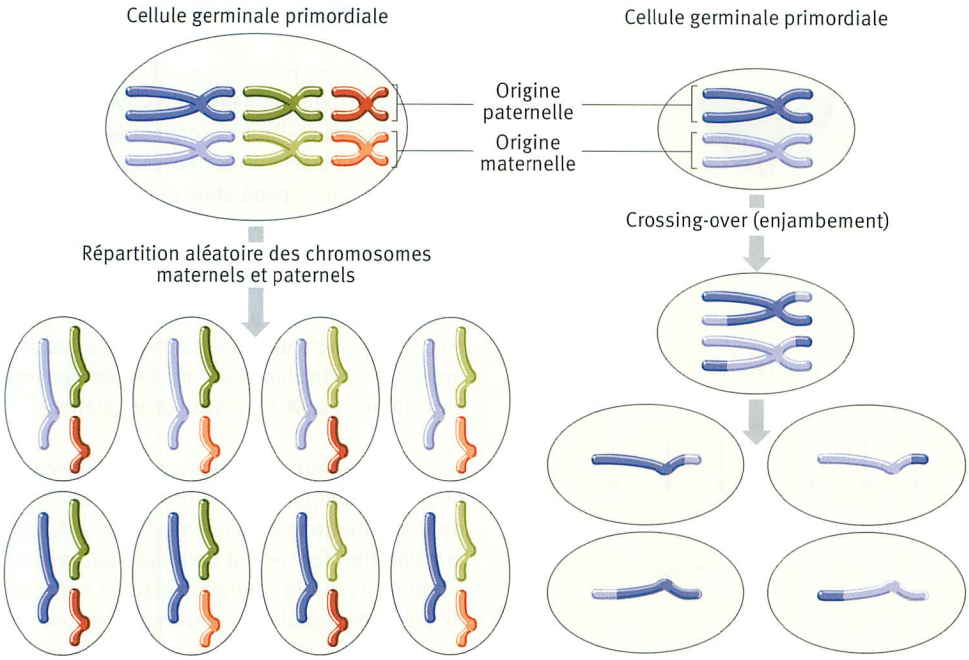
3.1 La variabilité génétique, base des changements évolutifs

Dans une population, on ne trouve aucun individu identique à un autre. Dans une population de souris, par exemple, ils se différencient par la couleur ou l'épaisseur du pelage, la longueur des poils, la masse corporelle, la susceptibilité à différentes maladies, les préférences alimentaires, la vitesse de fuite, etc. Malgré ces différences, toutes les souris ressemblent à des souris. En effet, leurs parents sont des souris et les caractéristiques de la descendance sont héritées des parents. (▶ Variabilité et adaptation)

L'apparence d'un organisme, ses caractéristiques visibles ou mesurables, constitue son **phénotype**; celui-ci dépend des gènes de l'individu et de l'environnement dans lequel il évolue. La masse corporelle d'une souris, par exemple, dépend en grande partie de ce qu'elle mange et en quelle quantité. Les variations du phénotype qui ne sont pas héréditaires sont appelées des **variations d'origine environnementale**. Mais la masse corporelle est non seulement dépendante de la quantité de nourriture ingérée mais également de comment elle est assimilée. Or, l'assimilation dépend des enzymes dont l'organisme dispose. Et le taux et les types d'enzymes sont déterminés génétiquement par le **génotype**. On peut donc affirmer que la variabilité phénotypique est aussi due à la variabilité génétique. En effet, toutes les souris d'une même population sont différentes du point de vue génétique; chaque souris a un génotype qui lui est propre. Les gènes responsables de la couleur du pelage, par exemple, existent en différentes versions, différents **allèles**. Chaque combinaison allélique est responsable d'une couleur de pelage caractéristique.

De nouvelles combinaisons alléliques apparaissent grâce à la reproduction sexuée. Les organismes qui se reproduisent de façon asexuée produisent des descendants identiques entre eux, ayant le même génotype que leur parent. En revanche, lors de la reproduction sexuée, il y a formation de **gamètes** différents, qui ont subi des **recombinaisons** génétiques. En effet, pendant la méiose, la recombinaison inter- et intrachromosomique produit une multitude de gamètes génétiquement différents. L'association de deux gamètes par la fécondation permet la procréation d'un organisme génétiquement original, différent de ses deux parents. Ce phénomène permet l'immense variabilité génétique des organismes eucaryotes.

Lors de la formation des gamètes, les chromosomes d'origine paternelle et maternelle sont distribués au hasard. Les souris domestiques possèdent un nombre diploïde de $2n = 40$ chromosomes. Elles peuvent donc produire plus d'un million (2^{20}) de cellules germinales différentes grâce à la recombinaison interchromosomique. Après la fécondation (stade diploïde), il n'y a qu'une chance sur 1000 milliards ($2^{20} \times 2^{20} = 1\,099\,511\,627\,776$) pour que deux individus soient génétiquement identiques. En plus de la recombinaison interchromosomique, la recombinaison intrachromosomique augmente la diversité des gamètes par les crossing-over, qui permettent l'échange de bouts de chromatides entre les chromosomes d'origine paternelle et maternelle pendant la méiose. Les chances d'obtenir deux individus génétiquement identiques par la reproduction sexuée sont donc pratiquement nulles, et la diversité génétique est sans limites.



A 2^3 possibilités de gamètes différents

B Nombreuses possibilités de gamètes différents

383.2 La recombinaison, source de variabilité génétique.
A Recombinaison inter-chromosomique
B Recombinaison intra-chromosomique

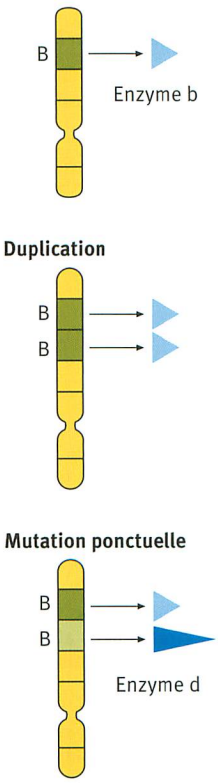
Les mutations sont la deuxième source de variabilité génétique. Les mutations sont des modifications aléatoires et imprévisibles du matériel génétique. Elles peuvent se produire lors d'erreurs dans la réplication de l'ADN et ainsi permettre l'apparition de variabilité génétique aussi chez les organismes qui se reproduisent de façon asexuée. Chez les eucaryotes, le taux de mutations se situe entre 10^{-4} et 10^{-6} par paire de nucléotides et par génération. Les mutations sont en dernier ressort la cause première de la variabilité génétique, car, contrairement à la recombinaison génétique, qui ne fait que redistribuer les allèles, les mutations permettent la création de nouveaux allèles.

Les mutations qui touchent une zone codante du génome modifient un système fonctionnel et sont la plupart du temps néfastes pour l'individu. Toutefois, il existe également des mutations neutres et d'autres qui peuvent même avoir un effet positif. Dans l'exemple de la population de souris, une mutation provoquant un changement de couleur du pelage peut n'avoir aucun impact; elle peut être négative si elle rend la souris affectée plus visible pour ses prédateurs; elle peut aussi avoir un effet positif si le changement de couleur permet un meilleur camouflage. Une mutation est positive ou négative selon certaines conditions environnementales: une mutation qui provoque un assombrissement du pelage aura un effet positif sur le mulot sylvestre, qui vit dans la pénombre des forêts, mais aura un effet négatif sur la souris des sables vivant dans un environnement clair.

En plus des mutations ponctuelles, la duplication de gènes, de chromosomes, ou du génome entier, contribue à la variabilité génétique en offrant du matériel génétique supplémentaire, non essentiel à la survie de l'organisme qui peut être touché par différents types de mutations, en particulier des mutations ponctuelles, sans conséquences néfastes. Ces mutations peuvent modifier des gènes et entraîner la formation de protéines ayant de nouvelles propriétés.

La variabilité génétique à l'intérieur d'une espèce constitue la base de l'adaptation aux changements environnementaux. (▶ Variabilité et adaptation)

1. Expliquez la différence entre variabilité phénotypique et génétique.
2. Expliquez le concept « variabilité et adaptation » en prenant l'exemple de la couleur du pelage des souris.
3. Expliquez, en vous fondant sur la figure 383.3, la signification des mutations dans l'évolution.



383.3 Duplication et mutation ponctuelle

Génération parentale (P)

Phénotypes			
Nombre d'individus	400	400	200
Génotypes	AA	Aa	aa
Fréquence des génotypes dans la population	0,4 (400/1000)	0,4 (400/1000)	0,2 (200/1000)
Nombre des allèles dans la population	400 + 400 + 400 = 1200 A		400 + 200 + 200 = 800 a
Fréquence des allèles dans la population	p = 1200/2000 = 0,6		q = 800/2000 = 0,4
Gamètes	A		a

1re génération filiale (F_1)

♀ \ ♂	Gamètes A = p = 0,6	Gamètes a = q = 0,4
Gamètes A = p = 0,6	AA (p^2) = 0,6 x 0,6 = 0,36	Aa (pq) = 0,6 x 0,4 = 0,24
Gamètes a = q = 0,4	aA (qp) = 0,4 x 0,6 = 0,24	aa (q^2) = 0,4 x 0,4 = 0,16

Somme des fréquences alléliques dans la population	p + q = 1
Somme des fréquences des génotypes en F_1	$p^2 + 2\,pq + q^2$ = 0,36 + 0,48 + 0,16 = 1

384.1 Structure génétique d'une population de 100 phalènes du bouleau selon la loi de HARDY-WEINBERG

3.2 Génétique des populations

Les phalènes du bouleau sont des papillons de nuit. Certains ont des ailes claires avec des marbrures foncées et d'autres sont entièrement foncés. Les phalènes claires et foncées appartiennent toutes à la même **population** et se reproduisent les unes avec les autres sans préférence. Une population est un groupe d'individus appartenant à la même espèce, qui partagent un même habitat et se reproduisent effectivement entre eux. Selon les populations de phalènes, les proportions d'individus clairs ou foncés peuvent être différentes. (▶ Variabilité et adaptation)

Les allèles pour la coloration des ailes des phalènes font partie du patrimoine génétique de la population des phalènes. L'allèle A pour la coloration foncée est dominant par rapport à l'allèle a pour la coloration claire. Les individus de cette population peuvent donc avoir les combinaisons alléliques suivantes : AA ou Aa si leurs ailes sont foncées et aa si leurs ailes sont de couleur claire. Les individus foncés peuvent être soit homozygotes (génotype AA), soit hétérozygotes (génotype Aa) ; les fréquences des allèles A et a dans le patrimoine génétique de la population ne peuvent cependant pas être déterminées uniquement en observant le phénotype des différents individus. C'est la **fréquence allélique** qui détermine la variabilité génotypique et phénotypique de la population.

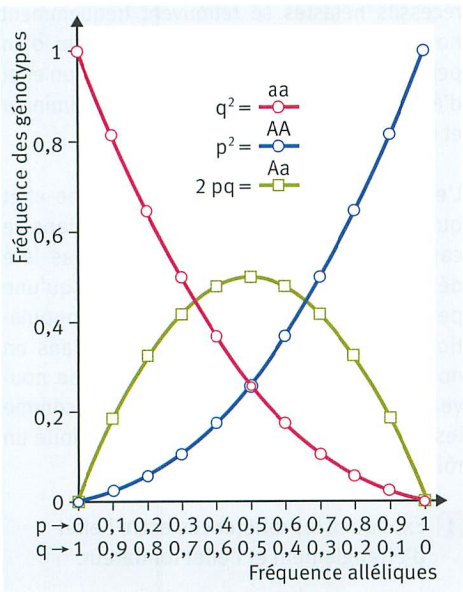
La **génétique des populations** analyse la structure génétique des populations, c'est-à-dire les fréquences alléliques, génotypiques et phénotypiques dans les populations, ainsi que leurs changements au cours des générations.

Admettons que, sur 100 phalènes, 16 ont les ailes claires (génotype aa) et 84 les ailes foncées, dont 36 avec le génotype AA et 48 avec le génotype Aa. Dans le patrimoine génétique de cette population, il y a 120 A (2 x 36 + 1 x 48) et 80 a (2 x 16 + 1 x 48). La fréquence allélique de A est de 60 % (ou 0,6) et celle de a est de 40 % (ou 0,4). La fréquence de l'allèle dominant A est représentée par la lettre p et celle de l'allèle récessif a par la lettre q. Avec deux allèles uniquement, on a : p + q = 1.
Parallèlement à la variabilité géno- et phénotypique, la fréquence allélique d'une population détermine également la proportion des gamètes porteurs de l'allèle considéré.

Dans la population ci-dessus, la probabilité qu'un spermatozoïde avec l'allèle A (fréquence p = 0,6) rencontre un ovule avec l'allèle A (fréquence p = 0,6) est $p^2 = 0{,}6 \times 0{,}6 = 0{,}36$. De façon symétrique, la probabilité que deux gamètes avec a se rencontrent est de $q^2 = 0{,}4 \times 0{,}4 = 0{,}16$. La probabilité que deux allèles A et a se rencontrent est $2pq = 2 \times 0{,}6 \times 0{,}4 = 0{,}48$. La probabilité d'avoir une phalène aux ailes foncées est donc 0,36 + 0,48 = 0,84 (84 %) et celle d'avoir une phalène claire est 0,16 (16 %). Si le nombre d'individus dans la population ne change pas, il y aura de nouveau 84 phalènes foncées et 16 claires dans la génération suivante. La somme des fréquences génotypiques est bien de 1 (100 %), selon la formule :

$$\mathbf{p^2 + 2pq + q^2 = 1.}$$

Cette formule est appelée **équation de HARDY-WEINBERG**. Elle affirme que les fréquences géno- et phénotypiques dans une population en équilibre restent constantes au cours des générations. Elle postule donc que les fréquences alléliques ne sont pas modifiées par les recombinaisons. Cet équilibre est appelé **équilibre de HARDY-WEINBERG**. Godfrey H. HARDY était un mathématicien anglais et Wilhelm WEINBERG un médecin allemand. Ils ont formulé cette règle indépendamment l'un de l'autre au début du XXe siècle.



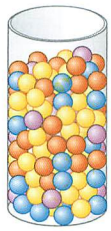
385.2 Equilibre de HARDY-WEINBERG pour deux allèles

On peut modéliser le patrimoine génétique d'une population par un bocal et les allèles par des boules de différentes couleurs : lorsqu'on secoue le bocal, les allèles vont s'arranger de façon différente, mais leur fréquence sera toujours la même.

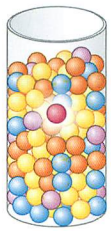
Cependant, l'équilibre de HARDY-WEINBERG ne peut être réalisé que dans des **populations idéales**, remplissant les conditions suivantes :
- il n'y a pas de mutations ;
- il n'y a pas de sélection qui modifie le succès reproductif ;
- les accouplements se font au hasard (panmixie) ;
- la population est de grande taille, donc les processus aléatoires n'ont pas d'effet ;
- il n'y a ni immigration, ni émigration.

Dans les populations réelles, ces conditions ne sont pas respectées. En effet, les fréquences alléliques sont constamment modifiées par les mutations, les migrations et la sélection naturelle, qui sont justement des causes de l'évolution des espèces.

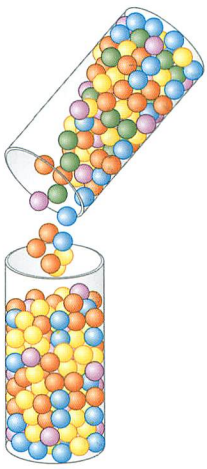
1. Expliquez l'équilibre de HARDY-WEINBERG en vous aidant de la figure 385.2.
2. Calculez la fréquence des génotypes si la fréquence allélique p = 0,3 et comparez ensuite vos résultats aux valeurs de la figure 385.2.
3. Expliquez pourquoi il n'y a jamais plus de 50 % d'hétérozygotes dans une population.
4. La phénylcétonurie (PCU) est la maladie métabolique héréditaire la plus fréquente. Elle est transmise de façon autosomique récessive. Les patients atteints de PCU ne peuvent pas dégrader l'acide aminé phénylalanine. Non traitée, cette maladie conduit à de sérieux problèmes lors du développement, entraînant une déficience mentale grave. En Europe, environ un enfant sur 8000 est atteint de PCU.
   Calculez le pourcentage de la population européenne hétérozygote pour le gène de la PCU.
5. Expliquez pourquoi l'équilibre de HARDY-WEINBERG n'est valable que dans les populations idéales.



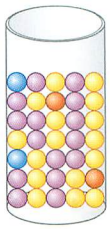
Patrimoine génétique de la population de départ



Mutation



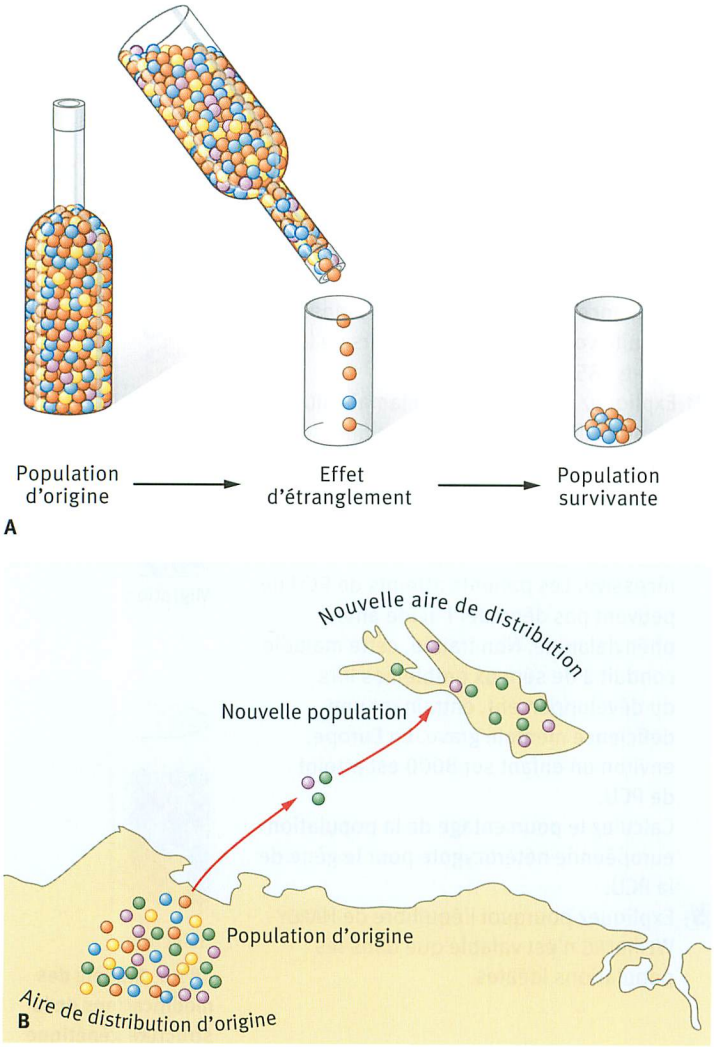
Migration



Sélection

385.3 Modèle des modifications de la structure génétique dans une population

386.1 Eléphants de mer sur une côte californienne



386.2 Modèle représentant la dérive génétique. A Effet d'étranglement **B** Effet fondateur

3.3 Dérive génétique

Chaque été, plus de 100 000 éléphants de mer peuplent les côtes californiennes. Or, l'ADN de tous ces individus est très similaire, comme l'ont montré des analyses récentes. Cette surprenante uniformité génétique s'explique par l'histoire de cette espèce : au XIXe siècle, l'espèce a presque disparu en raison des activités humaines ; il ne restait plus que 20 individus. A partir de 1922, l'espèce a été protégée, et les individus restants se sont reproduits sans restriction. Mais beaucoup d'allèles ont été perdus à cause de l'éradication d'une grande partie de la population d'origine. Voilà pourquoi la variabilité génétique de la nouvelle population est très faible.

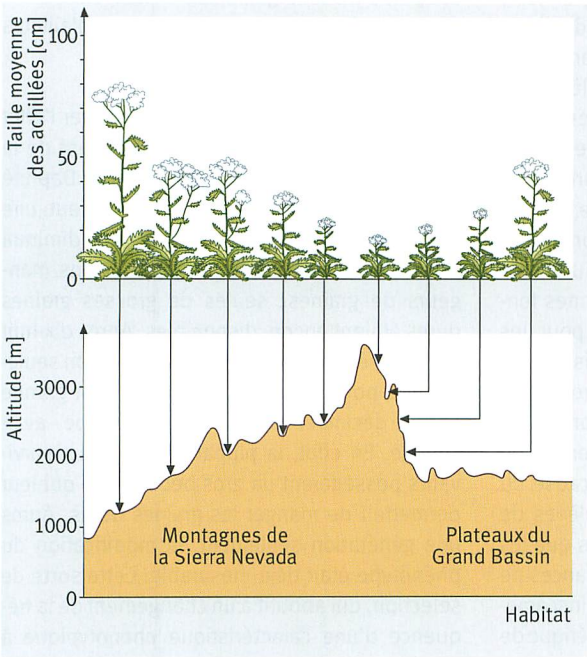
Un changement aléatoire de la fréquence allélique dans le patrimoine génétique d'une population est appelé **dérive génétique**. Dans le cas ci-dessus, on est en présence d'un **effet d'étranglement**. Ce phénomène se produit dans le cas d'une catastrophe qui élimine une grande partie de la population, dont les survivants forment ensuite la base d'une nouvelle population. Mais les survivants ne représentent qu'une infime partie de la variabilité génétique de la population d'origine. Un tel appauvrissement génétique peut avoir de lourdes conséquences sur la population issue des rares survivants. Tout comme une monoculture est plus susceptible aux maladies infectieuses, ou comme des gènes récessifs néfastes se retrouvent fréquemment homozygotes par consanguinité au sein d'un petit groupe, une population ayant subi un effet d'étranglement est fragilisée ; elle peut diminuer et s'éteindre définitivement.

L'**effet fondateur** a à peu près le même effet que l'effet d'étranglement, sauf que, dans ce cas, la population d'origine n'a pas été détruite. L'effet fondateur se produit lorsqu'une petite partie non représentative d'une population fonde une nouvelle population dans un nouvel endroit. Dans la colonisation de nouveaux habitats difficiles à atteindre, comme les îles Galápagos, l'effet fondateur a joué un rôle important. (▶ Reproduction)

1 Expliquez les différences entre l'effet d'étranglement et l'effet fondateur.

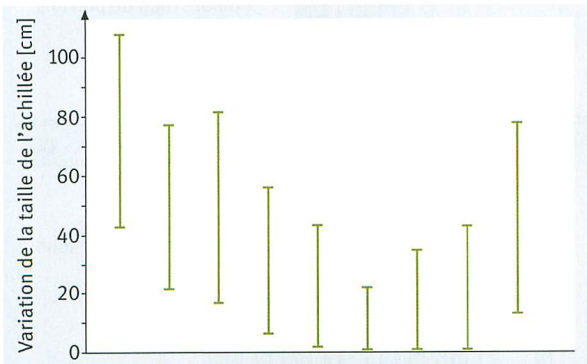
EXERCICES Les mécanismes de l'évolution

1 La variabilité



La taille moyenne de l'achillée, *Achillea lanulosa*, varie selon son habitat : elle décroît à mesure que l'altitude augmente.

Des scientifiques sont allés récolter des graines de plantes se trouvant aux différentes altitudes et les ont semées en plaine dans des champs séparés, mais toutes dans les mêmes conditions de vie. Ils ont ensuite déterminé et comparé leur taille.

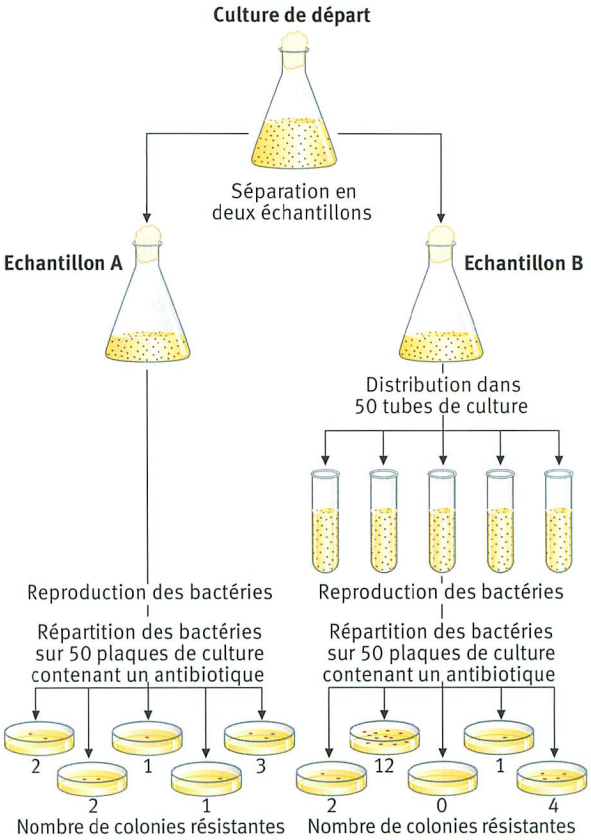


A Plantes provenant de graines d'achillée de différents lieux

a) Identifiez la question à la base de cette expérience.
b) Evaluez les résultats expérimentaux.

2 Test de fluctuation

Les antibiotiques sont utilisés en médecine afin de lutter contre les infections bactériennes. Peu de temps après le début de leur utilisation, certains médicaments se sont révélés inefficaces, parce que différentes souches bactériennes ont développé une résistance.
Jusqu'en 1943, cette apparition de résistance était interprétée comme une adaptation au sens de LAMARCK. Salvator LURIA et Max DELBRÜCK ont étudié, grâce au test de fluctuation, si les mutations étaient aléatoires ou si elles étaient dirigées par les conditions environnementales pour conduire à une adaptation orientée. Si leur test concernait en premier la résistance aux bactériophages, il est applicable à la résistance aux antibiotiques.



a) Décrivez l'approche expérimentale et ses résultats.
b) Interprétez les résultats à la lumière de la question de LURIA et DELBRÜCK.
c) Expliquez à quelle phase de l'expérimentation doivent se produire les mutations qui confèrent la résistance aux bactéries.
d) Justifiez pourquoi les résultats obtenus avec le test de fluctuation contredisent l'interprétation adaptative de LAMARCK.

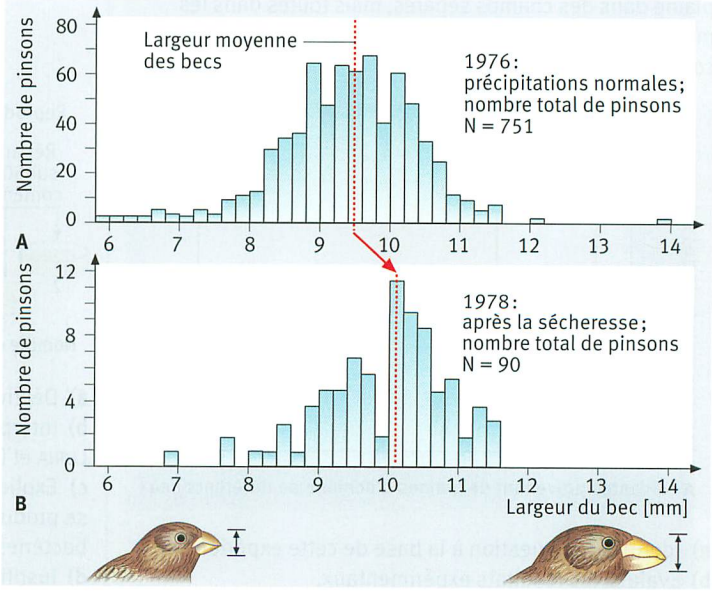
3.4 La sélection naturelle, base de l'adaptation biologique

Les phalènes du bouleau, déjà abordées en page 384, ne sont actives que de nuit; de jour, elles sont immobiles sur des troncs d'arbres. Jusqu'au début de l'industrialisation, vers 1850, on ne rencontrait guère que des phalènes du bouleau de forme claire, bien camouflées sur les troncs clairs des bouleaux couverts de lichen. Avec l'industrialisation, les troncs d'arbres au voisinage des villes furent recouverts de suie, ce qui fit périr les lichens. Cette modification de leur habitat rendit les phalènes du bouleau claires beaucoup plus vulnérables que les formes foncées, car elles étaient plus visibles pour les oiseaux, posées sur les troncs désormais foncés. Il s'ensuivit une augmentation de la proportion des phalènes foncées dans la population.

Cet exemple illustre un mécanisme central de l'évolution: la **sélection naturelle**. A cause du changement environnemental, les phalènes de couleur foncée furent mieux camouflées que les formes claires, ce qui améliora leurs chances de survie et de reproduction; elles purent ainsi amener plus d'allèles dans le patrimoine génétique de la génération suivante. Les phalènes du bouleau foncées possédaient un meilleur succès reproductif, ou **fitness reproductif**. (▶ Reproduction). Contrairement aux autres facteurs d'évolution déjà traités, comme les mutations ou la recombinaison, qui sont des processus aléatoires qui augmentent la variabilité génétique d'une population, la sélection naturelle est un processus orienté qui restreint la variabilité génétique. Elle conduit, au cours de l'évolution, à une meilleure adaptation des organismes à leur environnement. Le résultat de ce processus est d'ailleurs appelé **adaptation**.

Prenons un autre exemple afin d'illustrer l'effet de la sélection naturelle: le changement de la largeur du bec chez les pinsons de l'île Daphné Major des Galápagos. En 1977, il y eut une grande sécheresse sur cette île, qui diminua drastiquement la nourriture des pinsons mangeurs de graines; seules de grosses graines dures étaient encore disponibles. Après dix-huit mois vint enfin la pluie. A ce moment, non seulement la population de pinsons était en grande partie décimée, mais leur phénotype avait changé. En effet, la plupart des oiseaux survivants possédaient un gros bec robuste qui leur permettait de manger les graines dures. Après une génération seulement, la modification du phénotype était déjà mesurable. Cette sorte de sélection, qui aboutit à un changement de la fréquence d'une caractéristique phénotypique à l'intérieur d'une population, est appelée **sélection directionnelle**. Elle se produit souvent lorsqu'il y a un changement environnemental ou lorsqu'une partie d'une population migre dans un nouvel habitat ayant des conditions environnementales différentes. Les phénotypes situés à

388.1 Phalènes du bouleau: formes claire et foncée sur un tronc de bouleau

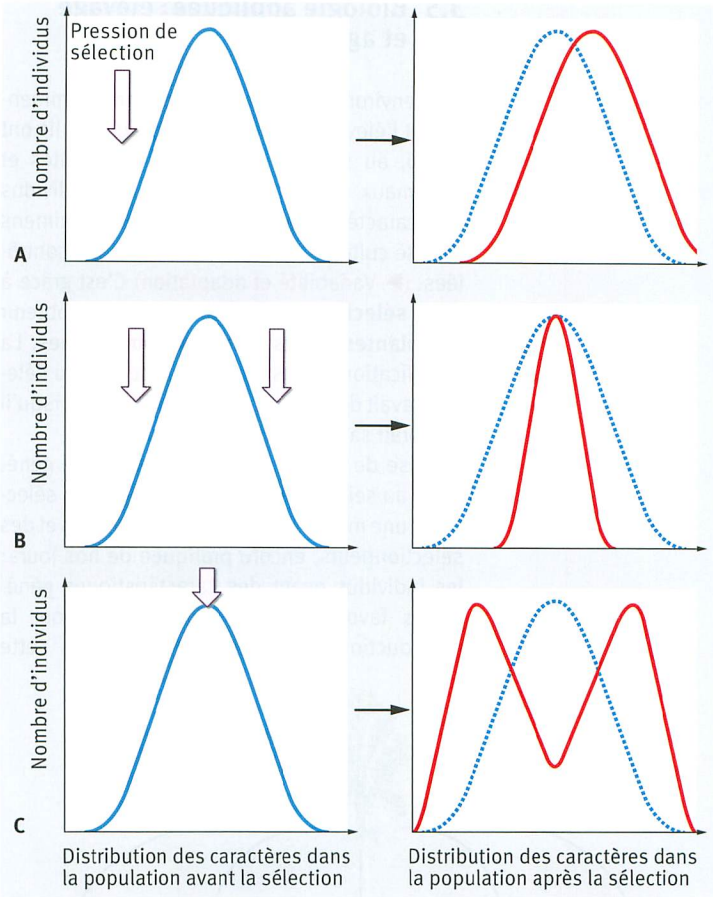


388.2 Largeur du bec des pinsons. A Précipitations normales **B** Après la sécheresse

une des extrémités de la courbe normale de distribution sont favorisés.

Dans une population bien adaptée à son environnement, la sélection naturelle tend à éliminer les individus ayant des caractéristiques déviant de la moyenne. Elle réduit ainsi la variabilité génétique de la population sans changer la fréquence des caractéristiques moyennes. La masse corporelle des humains à la naissance est un exemple classique de cette **sélection stabilisante**. Les nouveau-nés largement en dehors d'une fourchette de poids moyen de 3 à 4 kg ont un taux de mortalité plus élevé. Ce mode de sélection élimine les phénotypes extrêmes.

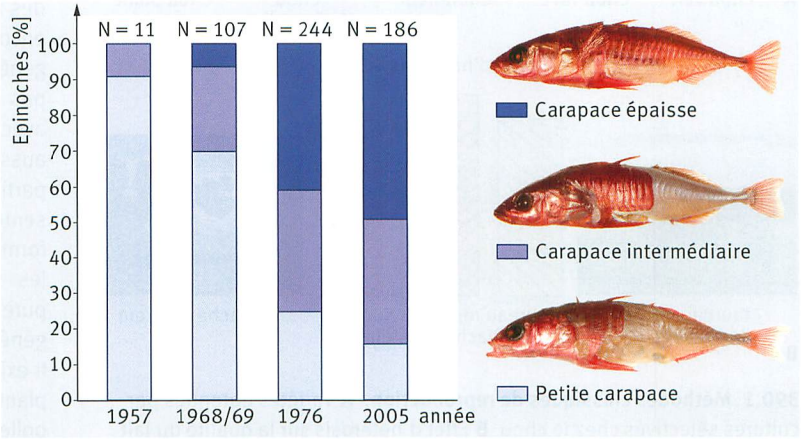
Une autre forme de sélection est la **sélection diversifiante**. Elle tend à éliminer les individus se trouvant dans la moyenne et favorise les individus présentant des caractéristiques extrêmes. Ce type de sélection est plutôt rare ; on en trouve un exemple chez les pinsons d'Afrique dont la population d'origine a été séparée en deux selon la taille du bec. (▶ Variabilité et adaptation) Les individus à gros bec mangent des graines dures, alors que ceux ayant un petit bec mangent des graines tendres. La sélection désavantage les pinsons ayant une taille de bec intermédiaire, qui ne sont bien adaptés ni pour manger les graines tendres, ni pour manger les graines dures. Ce mode de sélection favorise les phénotypes extrêmes.



389.3 Modes de sélection. A Sélection directionnelle **B** Sélection stabilisante **C** Sélection diversifiante

EXERCICE Sélection naturelle chez les épinoches

Il y a environ cinquante ans, les eaux du lac Washington près de Seattle étaient très troubles en raison d'une forte pollution. En effet, des eaux usées contenant des phosphates se déversaient dans ce lac, favorisant une croissance exagérée des algues. Dans les années 1960, plusieurs mesures ont été prises, ce qui a permis d'améliorer l'écologie du lac et de drastiquement diminuer la turbidité des eaux. Les épinoches du lac Washington possèdent une sorte de carapace composée d'un chevauchement de plaques qui les protégent des prédateurs. Expliquez l'évolution de cette caractéristique en utilisant vos connaissances en biologie de l'évolution.



389.4 Carapace des épinoches du lac de Washington. N représente le nombre d'épinoches étudiées

3.5 Biologie appliquée : élevage et agriculture

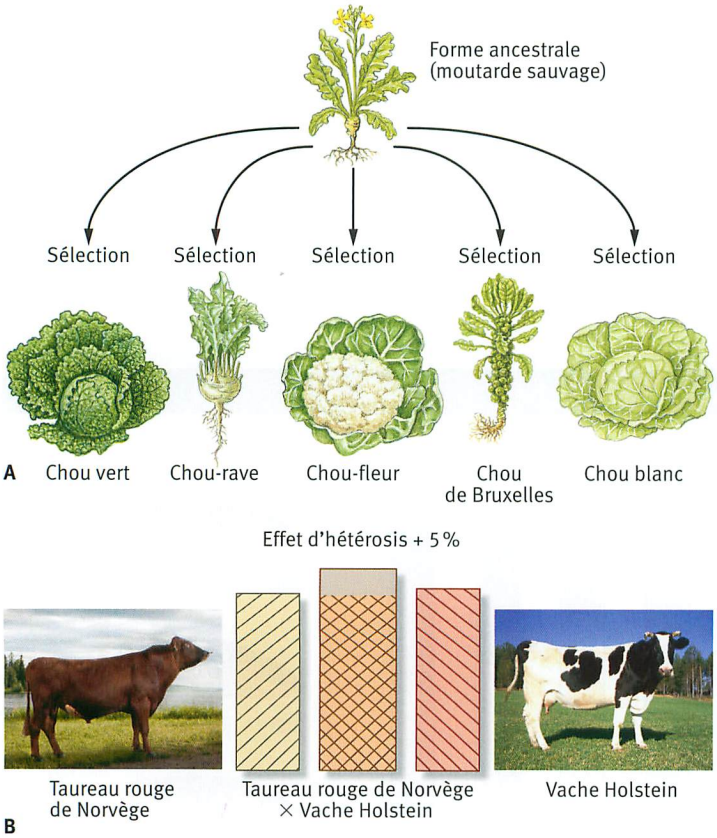
Il y a environ 12 000 ans, nos ancêtres commencèrent l'élevage du bétail et l'agriculture. Ils ont choisi, au sein de populations de plantes et d'animaux d'espèces sauvages, des individus aux caractéristiques désirées. Ces spécimens ont été cultivés ou élevés en conditions contrôlées. (▶ Variabilité et adaptation) C'est grâce à cette **sélection artificielle** qu'on a pu obtenir des **plantes** et des **animaux domestiques**. La modification des espèces par la culture ou l'élevage avait déjà été reconnue par DARWIN lorsqu'il élaborait sa théorie de l'évolution.

La base de tout élevage est la variabilité génétique au sein d'une population. L'élevage sélectif est une méthode classique des éleveurs et des sélectionneurs, encore pratiquée de nos jours : les individus ayant des caractéristiques génétiques favorables sont sélectionnés pour la reproduction. En répétant maintes fois cette sélection, on finit par obtenir des races ou des variétés homozygotes pour les caractéristiques recherchées. L'augmentation de la production des vaches laitières ou l'obtention des diverses variétés de choux en sont deux exemples.

L'élevage sélectif implique la réalisation de croisements, afin d'obtenir de nouvelles combinaisons des propriétés recherchées. Par exemple, le lupin doux est une plante comestible qui ne possède pas de substances amères, mais dont les feuilles se cassent très facilement ; cette caractéristique provoque des pertes importantes. Pour améliorer cette situation, on a croisé cette variété fragile avec une autre variété possédant des substances amères, mais des feuilles plus résistantes. La génération F1 n'était constituée que de plantes contenant des substances amères et aux feuilles fragiles. Mais la génération F2 comportait des plantes ne possédant plus de substances amères et ayant des feuilles résistantes. En sélectionnant et en multipliant ces plantes, on a obtenu une nouvelle variété aux caractéristiques désirées.

L'**hétérosis** désigne l'amélioration des caractéristiques des individus hybrides par rapport aux individus de race pure. On a remarqué que le croisement d'individus de lignées pures différentes produit souvent une génération F1 qui présente des performances (vitalité, résistance aux maladies, rendement) qui surpassent celles de la génération parentale homozygote. Cet **effet d'hétérosis** de la F1 est également qualifié de **vigueur hybride**. Par exemple, les vaches hybrides résultant du croisement de bovins de race Holstein avec des bovins de la race rouge de Norvège produisent un lait plus riche en protéine et ont une vitalité accrue par rapport à leurs parents. Si les parents homozygotes possèdent des allèles dominants avantageux, ils le seront encore plus sous forme hétérozygote dans la génération F1. La cause de cette propriété n'est pas totalement élucidée, mais est en rapport avec les effets pervers d'autres gènes qui sont aussi à l'état homozygote chez les parents. Une partie des descendants de la génération F1 présente encore un effet d'hétérosis, mais sous forme atténuée. C'est pourquoi les éleveurs et les sélectionneurs maintiennent des lignées pures pour obtenir chaque fois une nouvelle génération F1.

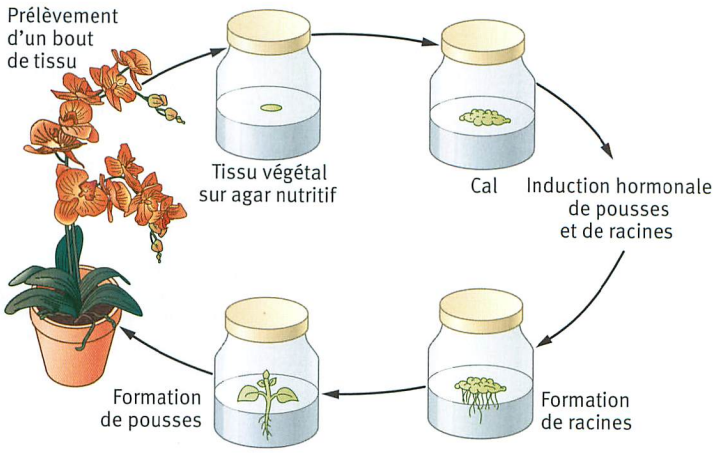
Il existe d'autres méthodes de reproduction des plantes, fondées sur les capacités des tissus, du pollen, des cellules individuelles ou des **protoplastes** (cellules sans paroi), de pouvoir régénérer des plantes entières.



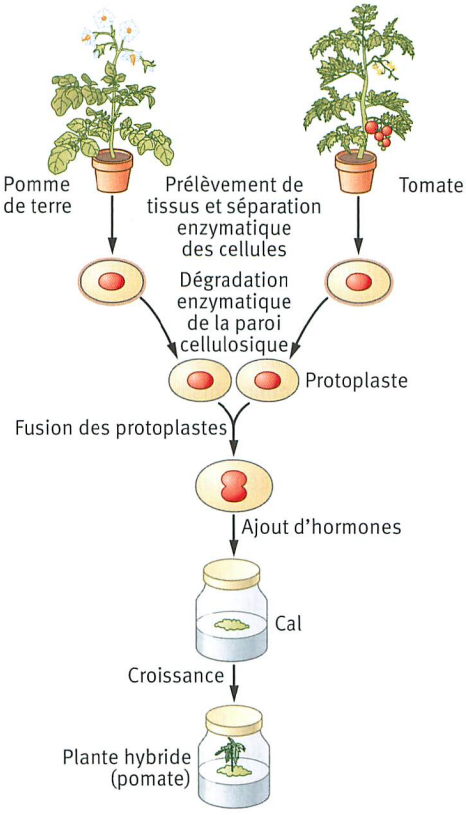
390.1 Méthodes classiques de reproduction. A Variétés obtenues par cultures sélectives chez le chou **B** Effet d'hétérosis sur la qualité du lait chez les hybrides provenant du croisement d'une vache Holstein avec un taureau rouge de Norvège

Pour les plantes qui se cultivent difficilement, comme les orchidées, on utilise des techniques de **culture de cellules** ou de **tissus** et de **clonage**. Par ces techniques, on peut obtenir des milliers de descendants identiques à la plante mère. Pour cela, on extrait un bout de tissu de la plante mère qu'on dépose sur un milieu nutritif gélosé avec des hormones de croissance. Au niveau de la surface découpée apparaît une zone de prolifération de cellules indifférenciées, le **cal**. Dès que celui-ci atteint une certaine taille, on peut en prélever des fragments et les déposer sur un nouveau milieu nutritif gélosé avec des hormones favorisant la différenciation cellulaire. Dès que des racines et une tige se sont formées, on peut mettre la plantule en terre. On obtient finalement une plante génétiquement identique à la plante mère. Ce processus, qui peut être effectué un grand nombre de fois en parallèle, permet d'obtenir un **clone** de plantes identiques.

La culture de protoplastes consiste à prélever des fragments d'un tissu végétal et à digérer les parois cellulaires à l'aide d'enzymes dans un milieu isotonique. On obtient ainsi des cellules isolées sans paroi, limitées par leur seule membrane plasmique, qui prennent une forme sphérique et qu'on appelle **protoplastes**. On les place ensuite sur un milieu nutritif en présence d'hormones favorisant la division cellulaire. Chaque protoplaste peut en principe donner naissance à un cal ; des plantes entières se développeront à partir de chaque cal.
Dans quelques cas, il a été possible de fusionner les protoplastes de plantes d'espèces différentes, qui ne peuvent normalement pas se croiser. Lors de la première mitose, les noyaux fusionnent, ce qui engendre un **protoplaste hybride** qui donne ensuite une plante entière, un hybride interspécifique. On peut citer comme exemple l'obtention de la « pomate », issue du croisement de la **pom**me de terre avec la tom**ate**. Mais le souhait d'avoir une plante « frites en bas, ketchup en haut » ne s'est pas réalisé : les tubercules et les fruits sont trop petits et presque toujours stériles.
Les caractères sélectionnés ne sont pas forcément utiles à la survie ou à la reproduction de la variété sélectionnée. Les plantes cultivées ou les animaux domestiques constituent des variétés entièrement dépendantes des soins qui leur sont apportés par les cultivateurs ou par les éleveurs pour garantir leur perpétuation. Il y a eu coévolution artificielle, biologique d'un côté, culturelle de l'autre.

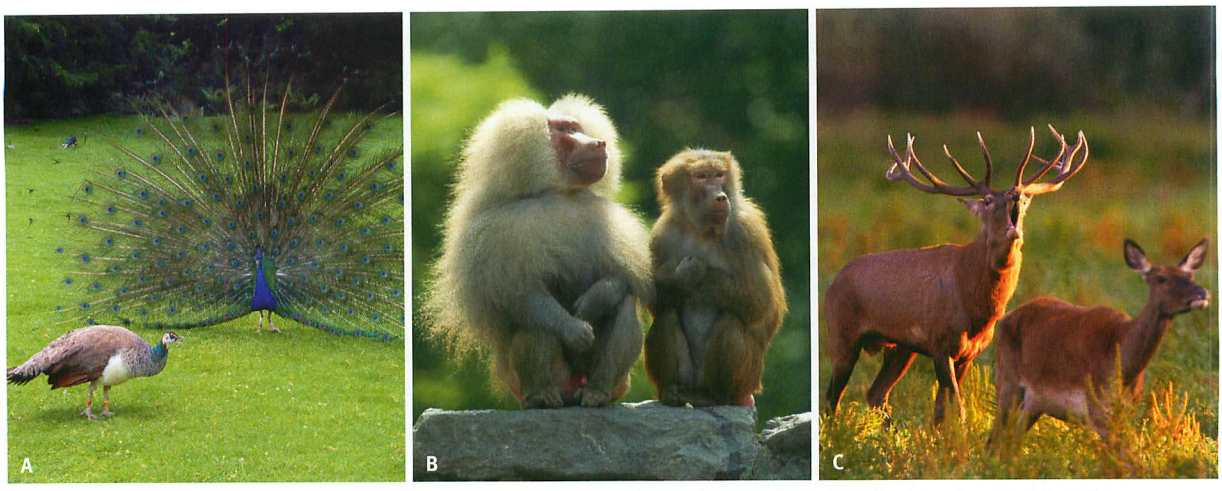


391.2 Clonage de végétaux



391.3 Fusion de protoplastes

1. Comparez la sélection artificielle et la sélection naturelle.
2. Expliquez pourquoi l'effet d'hétérosis est diminué après la génération F1.
3. Expliquez, en vous aidant de la figure 391.3, le principe de fusion de protoplastes.



392.1 Dimorphisme sexuel. A Paons femelle et mâle **B** Babouins hamadryas mâle et femelle **C** Cerf mâle et femelle

3.6 Sélection sexuelle

On peut facilement distinguer les paons mâles des paons femelles, car ils possèdent des plumes rectrices pouvant mesurer jusqu'à 150 cm de long qu'ils déploient en forme de roue lors des parades nuptiales. Les plumes de leur corps sont également plus colorées et plus contrastées que le plumage brun-gris des femelles. Ces différences physiques entre les deux sexes, qui concernent des caractères sexuels secondaires, sont qualifiées de **dimorphisme sexuel**.

Le dimorphisme sexuel est très répandu chez les animaux. En général, les mammifères mâles sont plus gros et plus forts que les mammifères femelles, comme c'est le cas chez les éléphants de mer ou chez les gorilles. La crinière des lions ou des babouins hamadryas mâles est un autre exemple qui illustre le dimorphisme sexuel. On peut encore citer les cas des cerfs mâles, qui possèdent des bois imposants, alors que les femelles en sont dépourvues, ou des épinoches mâles, qui présentent un ventre rouge vif durant la période de reproduction, contrairement aux femelles, qui restent de couleur terne.

Le développement de ces caractéristiques ne peut pas être expliqué par la sélection naturelle uniquement. En effet, lorsqu'un caractère améliore le succès reproductif ou les chances de survie, il devrait être présent chez les deux sexes. En outre, des caractères exagérés, comme les longues plumes chez les paons mâles, qui les rendent incapables de voler et donc vulnérables aux prédateurs, sont plutôt des handicaps. Pour expliquer ce phénomène, DARWIN développa la théorie de la **sélection sexuelle**: les caractères sexuels secondaires accentués augmentent le succès reproductif de l'individu qui les possède. Les avantages qu'ils procurent l'emportent sur les inconvénients qu'ils provoquent.

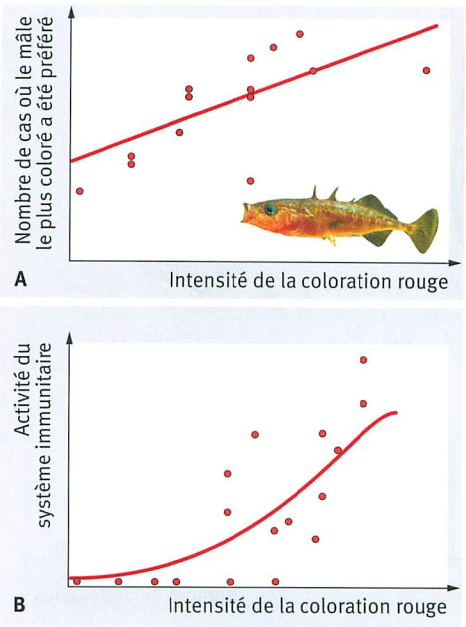
Pour DARWIN, on peut distinguer deux formes de sélection sexuelle chez les animaux. La **sélection intrasexuelle** opère entre individus de même sexe. Citons comme exemple le combat des cerfs pour s'accoupler avec une femelle: l'individu ayant les plus gros bois l'emportera sur les autres mâles, ce qui lui permettra de s'accoupler et de transmettre ses caractères à la descendance.

La **sélection intersexuelle** opère dans le choix du partenaire du sexe opposé. En général, ce sont les mâles qui sont choisis par les femelles d'après l'attractivité de leurs caractères sexuels secondaires. Ce peut être la longueur des plumes, la couleur de certaines parties du corps ou l'exécution de la parade nuptiale.

On peut expliquer ce choix par l'hypothèse suivante: les femelles choisissent les mâles d'après des caractéristiques physiques indiquant qu'ils sont forts, en bonne santé, et qu'ils sont parvenus à bien se nourrir; en bref, qu'ils possèdent de **bons gènes** qu'ils transmettront ensuite à leurs descendants. Les femelles s'assurent ainsi que leur progéniture possédera un matériel génétique bien adapté.

Par exemple, les femelles épinoches préfèrent les mâles présentant un ventre rouge vif, qui indique que le partenaire est en bonne santé et qu'il a un système immunitaire efficace. (▶ Reproduction)

La longueur des plumes des paons peut également être expliquée par cette hypothèse. Le fait qu'un mâle avec une longue queue a été capable de survivre malgré le handicap que cela présente, indique qu'il est en pleine vitalité et possède des gènes adéquats.

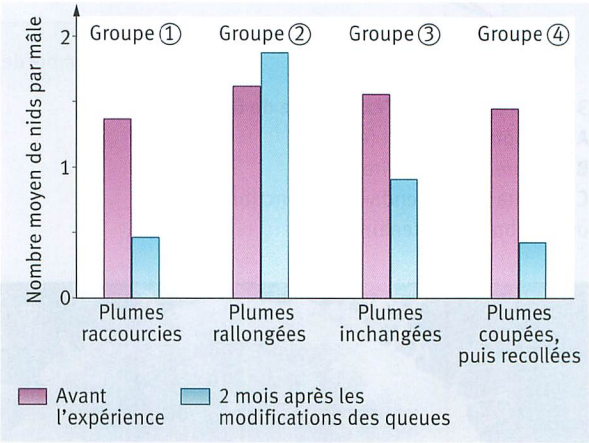


393.2 Epinoches.
A Choix du partenaire par les femelles
B Coloration rouge des mâles

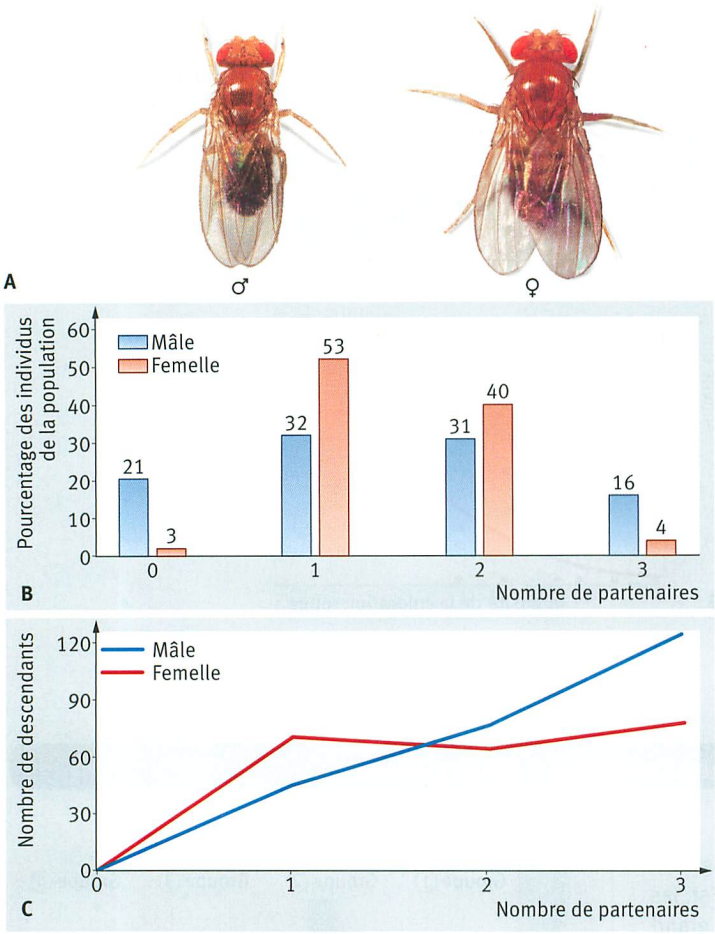
EXERCICE Choix du partenaire chez l'euplecte à longue queue

Chez les euplectes à longue queue de l'Afrique de l'Est, les mâles sont un tiers plus grand que les femelles. Lors de la saison de reproduction, ils défendent leur territoire. En effet, un mâle s'accouple avec plusieurs femelles ayant construit leur nid sur son territoire. Au début de la saison de reproduction, les plumes de la queue des mâles peuvent atteindre 50 cm. Quand ils survolent leur territoire, ils déploient leur longue queue afin d'être repérés par les femelles. Cette queue ne leur est cependant d'aucune utilité dans la concurrence intrasexuelle pour la possession d'un territoire.

Ces oiseaux ont été étudiés par le biologiste Malte ANDERSSON. Tout d'abord, il départagea les oiseaux étudiés en quatre groupes et détermina combien de nids chaque mâle possédait dans son territoire. Les mâles de chaque groupe furent traités de la façon suivante :
groupe ① : raccourcissement de la queue de 14 cm ;
groupe ② : allongement des plumes de la queue ;
groupe ③ : plumes de la queue inchangées ;



groupe ④ : plumes de la queue coupées, puis immédiatement recollées.
Après deux mois, il détermina de nouveau combien de nids possédait chaque mâle dans son territoire.
a) Décrivez et expliquez les résultats de cette expérience.
b) Expliquez l'intérêt des groupes ③ et ④ dans le cadre de cette étude.
c) Faites une hypothèse qui permettrait d'expliquer l'évolution de la longueur de la queue des coqs.



394.1 Résultats de l'expérience de BATEMAN.
A Drosophiles mâle et femelle
B Nombre de partenaires
C Nombre de descendants en fonction du nombre de partenaires

394.2 Ovule et spermatozoïdes humains

3.7 Systèmes d'accouplement

DARWIN avait déjà remarqué que les sexes ne se différenciaient pas uniquement par leur apparence physique, mais également par leur comportement lors de la reproduction. Tandis que les mâles d'une population se battent pour avoir accès aux femelles, ces dernières sont beaucoup plus sélectives que les mâles sur le choix de leur partenaire. A son époque, DARWIN n'avait pas trouvé d'explication à cela.

En 1948, les recherches d'un généticien, **Angus BATEMAN**, ont apporté une réponse à ce mystère. Pour cela, il fit se reproduire plusieurs drosophiles et détermina ensuite grâce à des marqueurs génétiques le père et la mère de chaque descendant. De cette manière, il découvrit deux corrélations significatives : premièrement, les différences de succès reproductif étaient plus importantes entre les mâles qu'entre les femelles. La plupart des mâles s'étaient accouplés avec plusieurs femelles, alors que certains n'avaient trouvé aucune femelle, tandis que 90 % des femelles ne s'étaient accouplées qu'avec un ou deux mâles tout au plus. Deuxièmement, le succès reproductif des mâles était proportionnel au nombre de partenaires sexuelles, tandis que le succès reproductif des femelles n'augmentait pas lorsqu'elles s'accouplaient avec plus d'un mâle. (▶ Reproduction)

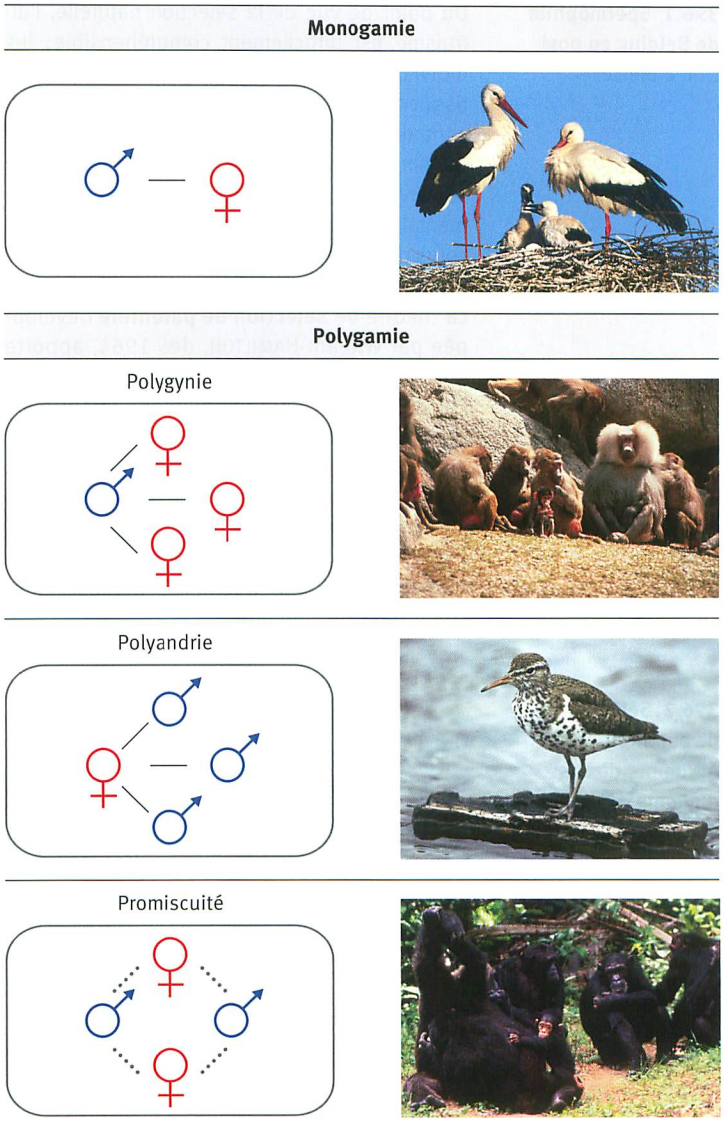
Les découvertes de BATEMAN sont également valables pour beaucoup de mammifères, entre autres pour les humains. Les spermatozoïdes des mâles sont petits, mobiles et en grand nombre, alors que les ovules des femelles sont gros, non mobiles et en petit nombre. Les mâles peuvent produire une quantité énorme de spermatozoïdes, car la production de ces cellules nécessite peu d'énergie en raison de leur petite taille. C'est pourquoi ils peuvent maximiser leur succès reproductif en s'accouplant avec plusieurs femelles. Simultanément, la concurrence intrasexuelle pour les femelles est aussi augmentée. Les femelles, quant à elles, produisent un nombre réduit d'ovules avec toutes les ressources nutritives nécessaires au début du développement de l'embryon. Elles investissent plus d'énergie que les mâles dans leur progéniture, car ce sont elles qui portent l'embryon et nourrissent le petit. Contrairement aux mâles, l'accouplement multiple ne permet pas d'améliorer le succès reproductif des femelles. Leur succès

reproductif sera plus élevé si la progéniture possède des caractéristiques génétiques avantageuses et si les femelles reçoivent aide, protection et nourriture pour élever les petits. Si les femelles sont exigeantes sur le choix de leur partenaire, c'est que la qualité passe avant la quantité, alors que c'est exactement l'inverse pour les mâles.

Les différences entre les sexes en rapport avec la gamétogenèse n'influencent pas seulement le comportement sexuel des mâles et des femelles, mais également les **systèmes d'accouplement**. Ce concept est utilisé par les biologistes afin de caractériser les relations entre les mâles et les femelles chez les mammifères et les oiseaux, principalement. Les systèmes d'accouplement peuvent être divisés en deux catégories. La **monogamie** (gr. *monos*: seul, unique; *gamos*: mariage) est un partenariat sexuel exclusif entre deux individus, à durée limitée ou durable pour la vie. Ce mode de vie peut être avantageux pour le succès reproductif du mâle, s'il augmente les chances de survie du jeune. Cependant, à survies adulte et juvénile égales, un mâle augmente son aptitude en ayant plus de jeunes, donc en s'accouplant avec plusieurs femelles. Par contre, la monogamie est en général avantageuse pour la femelle, car le mâle l'aide à s'occuper de sa progéniture. Certaines espèces d'oiseaux et de singes ainsi que quelques autres espèces animales vivent exclusivement de façon monogame.

Le système d'accouplement le plus commun dans la nature est la **polygamie** (gr. *poly*: beaucoup), plus spécialement la **polygynie** (gr. *gyne*: femme), ce qui signifie qu'un mâle s'accouple avec plusieurs femelles. On peut par exemple rencontrer ce mode de vie lorsque le mâle fournit toutes les ressources dont les femelles ont besoin, ce qui leur permet de s'occuper seules de leur progéniture. La **polyandrie** (gr. *andros*: homme) signifie qu'une femelle s'accouple avec plusieurs mâles. On peut trouver ce type de système de reproduction, plutôt rare, quand la femelle a besoin de plusieurs mâles pour l'aider à s'occuper de ses petits. Lorsque les individus des deux sexes s'accouplent avec plus d'un partenaire, on parle de **promiscuité** (lat. *miscere*: mêler). On peut rencontrer ce type de système lorsque les mâles n'ont pas réussi à éloigner leurs rivaux des femelles et lorsque celles-ci tirent profit de l'accouplement avec plusieurs mâles. Les systèmes d'accouplement habituellement rencontrés dans la nature sont plutôt des compromis. La plupart du temps, ils dépendent des conditions environnementales, de la taille du territoire ou des proportions entre les sexes. L'équilibre atteint n'est pas toujours stable. En effet, un changement des conditions environnementales peut mener à une modification des systèmes d'accouplement.

1. Expliquez les coûts et les bénéfices pour les deux partenaires dans la polygynie.
2. Trouvez d'autres exemples pour illustrer les différents systèmes d'accouplement.



395.3 Systèmes d'accouplement

3.8 La sélection de parentèle

396.1 Spermophile de Belding en position d'alerte

Le spermophile de Belding est un écureuil terrestre qui vit dans les régions montagneuses de l'ouest des USA. A l'approche d'un danger, d'un prédateur par exemple, il émet un cri particulier qui informe les autres individus de la population, qui peuvent ainsi aller se mettre à l'abri. Mais le spermophile ayant émis le cri d'alarme attire l'attention du prédateur sur lui, ce qui diminue ses chances de survie. Ces animaux se comportent d'une façon désintéressée, qu'on peut qualifier d'**altruisme**: ils mettent en danger leur propre survie pour permettre celle de leurs congénères.

Du point de vue de la sélection naturelle, l'altruisme est difficilement compréhensible; les individus n'ont aucun avantage sélectif lorsqu'ils risquent leur vie pour sauver les autres. Au contraire, ils diminuent leur chance de pouvoir transmettre leurs propres gènes à la génération suivante. Comment expliquer qu'un comportement diminuant le fitness reproductif persiste au cours de l'évolution?

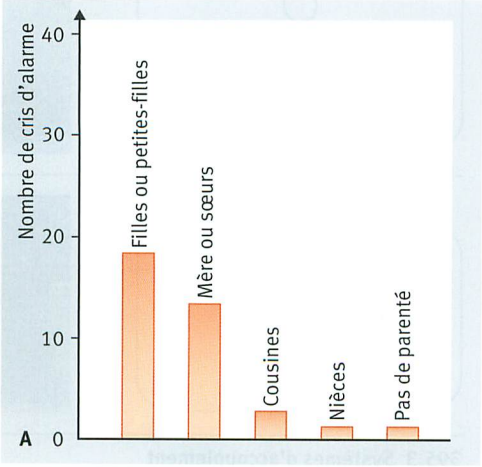
La théorie de **sélection de parentèle** développée par William HAMILTON, dès 1964, apporte une réponse à cette question. Elle postule que l'altruisme peut être un avantage lorsque les individus sont parents: les altruistes possèdent des gènes en commun avec les individus apparentés, car ils descendent tous d'un même ancêtre. En d'autres termes, lorsqu'un individu altruiste améliore les chances de survie d'un congénère, il augmente indirectement son fitness reproductif.

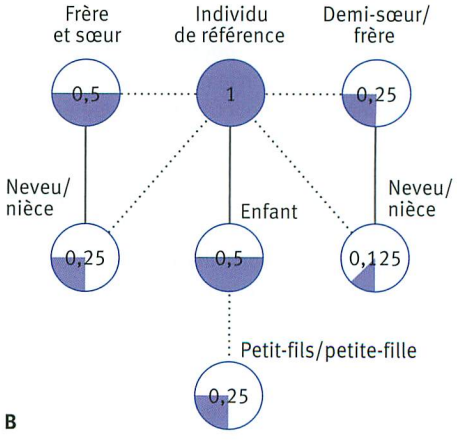
Le **fitness global** d'un individu se compose du **fitness direct**, qui dépend de sa propre reproduction, et du **fitness indirect**, qui est accru par la reproduction de ses proches parents. Le comportement altruiste est favorisé par la sélection uniquement lorsque les gains obtenus par le fitness indirect compensent les pertes causées au fitness direct.

La théorie de la sélection de parentèle est confirmée par les résultats de nombreuses expériences. Chez les spermophiles de Belding, qui vivent en communautés principalement composées de femelles, ce sont les individus apparentés qui réagissent préférentiellement aux alarmes données par un des leurs; plus les individus sont proches parents, plus le nombre d'alarmes augmente. Le degré de parenté génétique peut être calculé à l'aide du **coefficient de parenté *r*** (angl. *relatedness*). Il permet de connaître la part d'allèles communs entre deux individus. Par exemple, entre un parent et son enfant, le coefficient de parenté est $r = 0{,}5$, car l'enfant a reçu la moitié du matériel génétique de son parent. A chaque génération, le coefficient diminue de moitié.

1. Expliquez le comportement altruiste des spermophiles de Belding.
2. A la question de savoir s'il donnerait sa vie pour sauver celle de son frère, le généticien John HALDANE répondit par cette boutade: « Pour un seul frère, non, mais pour trois, oui. » Expliquez sa réponse.

396.2 Sélection de parentèle.
A Nombre de cris d'alarme de différents spermophiles de Belding selon qu'ils sont parents ou non
B Part d'allèles communs dépendant du degré de parenté

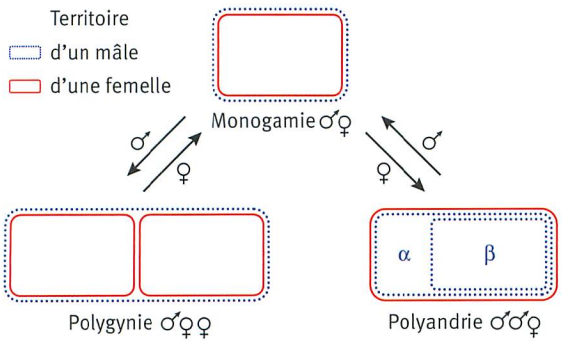




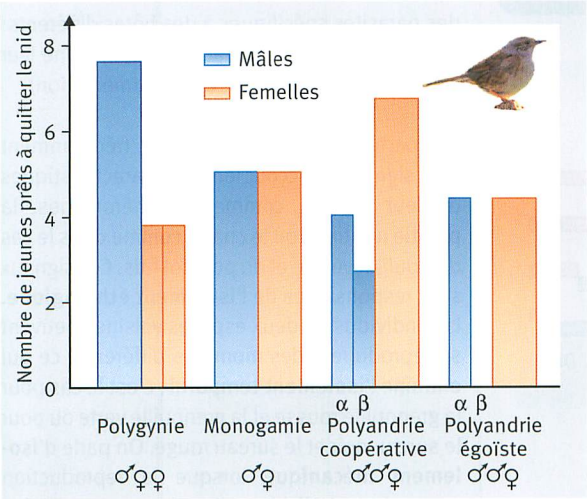
EXERCICES Systèmes d'accouplement

1 Systèmes d'accouplement chez l'accenteur mouchet

L'accenteur mouchet est un petit oiseau discret, qui présente une incroyable variabilité de systèmes d'accouplement. En plus de la monogamie, la polygynie et la polyandrie ne sont pas des exceptions. Ces différents types de systèmes d'accouplement sont dus à des territoires de taille différente : monogamie si le territoire du mâle et celui de la femelle se superposent, polygynie si le territoire du mâle chevauche celui de deux femelles. Si une femelle possède un grand territoire, deux mâles pourront l'occuper ; l'un des deux (le mâle β) occupera cependant un plus petit territoire que l'autre (le mâle α). L'accouplement se fait dans l'ordre de dominance ; le mâle α s'accouple en premier avec la femelle, puis vient le tour du mâle β ; ce système d'accouplement est appelé polyandrie coopérative. Si le mâle α s'arroge l'exclusivité des accouplements avec la femelle, le mâle β quitte le territoire. On est dans un cas de polyandrie égoïste.



Les différents systèmes d'accouplement se différencient selon leur succès reproductif :



Analysez le diagramme et expliquez les différences de succès reproductif entre les divers systèmes d'accouplement.

2 Aide au nid

Chez le martin-pêcheur pie, l'éducation des jeunes d'un couple est en partie prise en charge par des aides mâles. On différencie les aides primaires et les aides secondaires : les aides primaires sont des mâles apparentés au couple nicheur ; ils l'aident à défendre le nid et à nourrir les jeunes. Les aides secondaires ont peu de parenté avec le couple nicheur. Ils ne se manifestent qu'après l'éclosion des jeunes, ils ne servent que rarement à garder le nid et ramènent moins de poissons que les aides primaires. Les aides secondaires occupent souvent le nid du couple qu'ils avaient aidé l'année précédente et s'accouplent fréquemment avec la femelle couveuse. Vers la fin de la période de couvaison, le mâle couveur est chassé par les aides secondaires de l'année précédente. Il existe également des mâles qui n'aident pas, ni ne couvent.

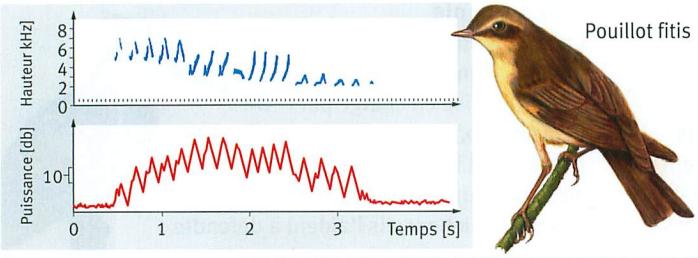
Le tableau ci-dessous représente le gain de fitness reproductif pour différents types de mâles.

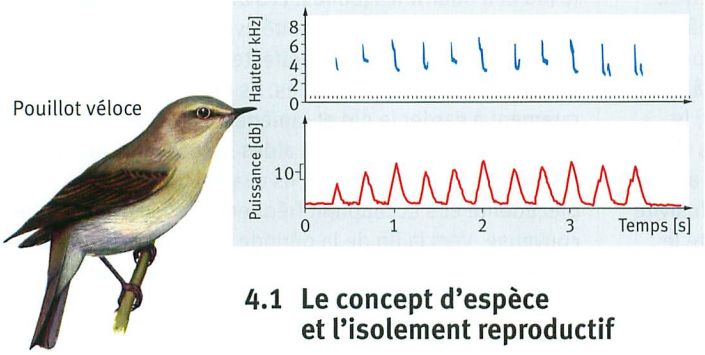
Statut pendant la première année	Année	Gain de fitness direct	Gain de fitness indirect	Gain de fitness global
Couveur	1	0,96	0,00	0,96
	2	0,80	0,00	0,80
	∑	1,76	0,00	1,76
Aide primaire	1	0,00	0,45	0,45
	2	0,42	0,20	0,62
	∑	0,42	0,65	1,07
Aide secondaire	1	0,00	0,04	0,04
	2	0,87	0,01	0,88
	∑	0,87	0,05	0,92
Ni aide, ni couveur	1	0,00	0,00	0,00
	2	0,30	0,00	0,30
	∑	0,30	0,00	0,30

a) Expliquez les résultats obtenus pour les différents types de mâles.

b) Faites une hypothèse pour expliquer le développement de systèmes d'entraide comme celui du martin-pêcheur pie.

4 La spéciation





398.1 Répertoires du pouillot véloce et du pouillot fitis

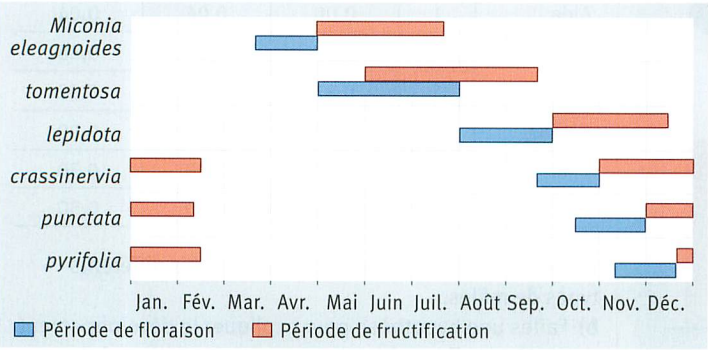
4.1 Le concept d'espèce et l'isolement reproductif

Selon certaines estimations, il existerait environ 13,5 millions d'espèces différentes; jusqu'ici, on en a décrit scientifiquement 1,7 million. L'identification et la description de nouvelles espèces se sont traditionnellement faites sur des critères morphologiques. C'est le **concept morphologique de l'espèce**: sont de la même espèce des individus qui se ressemblent par leurs caractéristiques physiques autant qu'ils ressemblent à leur descendance. Mais la distinction des espèces selon leur apparence mène souvent à des conclusions erronées: le pouillot véloce et le pouillot fitis se ressemblent beaucoup bien qu'ils appartiennent à deux espèces différentes. Inversement, les bergers allemands et les teckels ne se ressemblent guère bien qu'ils appartiennent tous deux à la même espèce. Un meilleur critère de définition de l'espèce, développé par **Ernst Mayr** en 1942, se fonde sur le **concept biologique de l'espèce**: *« Les espèces sont des groupes de populations naturelles effectivement ou potentiellement interfécondes, qui sont génétiquement isolés d'autres groupes similaires. »* Le pouillot véloce et le pouillot fitis ne peuvent pas se reproduire entre eux et sont donc d'espèces différentes. Au contraire, le berger allemand et le teckel peuvent donner naissance à une progéniture féconde, ce qui signifie qu'ils appartiennent à la même espèce.

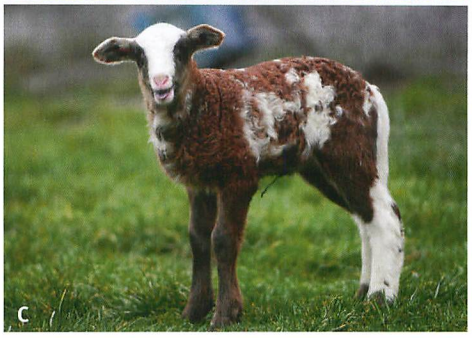
L'aspect central du concept d'espèce est donc l'**isolement reproductif**: les espèces sont séparées des autres espèces par des frontières reproductives et ne peuvent pas échanger leur patrimoine génétique lorsque leurs aires de distribution se chevauchent. Les barrières à la reproduction peuvent être effectives avant la formation d'un zygote et sont appelées **barrières prézygotiques**. La plupart du temps elles sont dues à l'**isolement écologique**, par exemple lorsque des partenaires sexuels potentiels de deux espèces voisines occupent le même biotope, mais colonisent des habitats différents. C'est souvent le cas des parasites spécifiques à des hôtes différents: ils n'entrent plus en contact, ce qui entraîne leur isolement reproductif. (▶ Compartimentation)

Les partenaires sexuels utilisent fréquemment des signaux d'accouplements caractéristiques de leur espèce, comme les phéromones, la parade nuptiale, ou le chant, comme dans le cas du pouillot véloce et du pouillot fitis. Ces signaux sont responsables de l'**isolement éthologique**. Les individus de deux espèces voisines peuvent se reproduire à des moments différents, ce qui entraîne l'**isolement temporel**; c'est le cas pour la grenouille rousse et la grenouille verte ou pour le sureau noir et le sureau rouge. On parle d'**isolement mécanique** lorsque la reproduction entre deux individus d'espèces apparentées n'est pas possible, parce que leurs organes reproducteurs sont anatomiquement incompatibles;

EXERCICES Isolement reproductif



On a enregistré les périodes de floraison et de fructification de différentes espèces de *Miconia*, un arbuste de la forêt tropicale brésilienne. Toutes ces espèces sont visitées par le même pollinisateur. Décrivez et interprétez les résultats des observations.



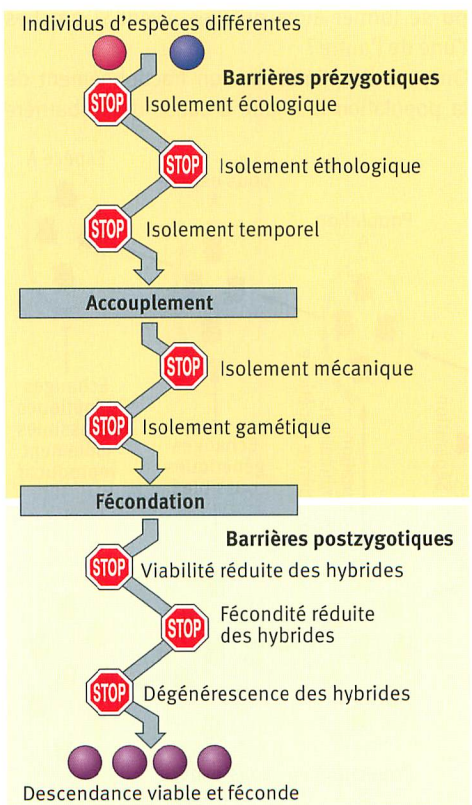
399.2 Stérilité des hybrides.
A Ligre (croisement lion–tigre)
B Mulet (croisement cheval–âne)
C Chabin (croisement chèvre–mouton)

c'est le cas pour beaucoup d'insectes et d'araignées. Mais les barrières reproductives peuvent également être efficaces après l'accouplement et la rencontre des gamètes de deux individus d'espèces différentes. Les signaux moléculaires de reconnaissance des gamètes ne correspondent pas toujours lorsqu'il s'agit d'espèces différentes, et la formation du zygote est impossible. C'est l'**isolement gamétique**. (▶ Structure et fonction)

Lorsque des individus d'espèces différentes s'accouplent et passent la barrière prézygotique, la formation d'un hybride interspécifique peut être empêchée par des **barrières postzygotiques** : soit le zygote ne se développe pas, soit l'embryon avorte, soit les hybrides meurent peu après la naissance. On peut constater cette mortalité des hybrides lorsque les crapauds sonneurs à ventre rouge et les crapauds sonneurs à ventre jaune s'accouplent entre eux.

Même si l'accouplement d'individus d'espèces distinctes donne naissance à des hybrides viables, il y a encore une barrière reproductive, car la plupart des hybrides interspécifiques sont **stériles**. Citons en guise d'exemples le ligre, issu du croisement entre un lion et une tigresse, le mulet, qui résulte de l'accouplement d'un âne avec une jument, et le chabin, provenant du croisement entre un bélier et une chèvre.

Mais il existe des hybrides interspécifiques qui possèdent encore une certaine fécondité ; cependant, ils ont en moyenne significativement moins de descendants que les couples de la même espèce. Une des causes de la **dégénérescence des hybrides** tient à leur comportement, intermédiaire entre ceux de leurs parents ; ils ont donc moins de chance de trouver un partenaire. Par conséquent, les hybrides interspécifiques ont un fitness reproductif plus faible que celui des individus des deux espèces.



399.3 Résumé des barrières reproductives

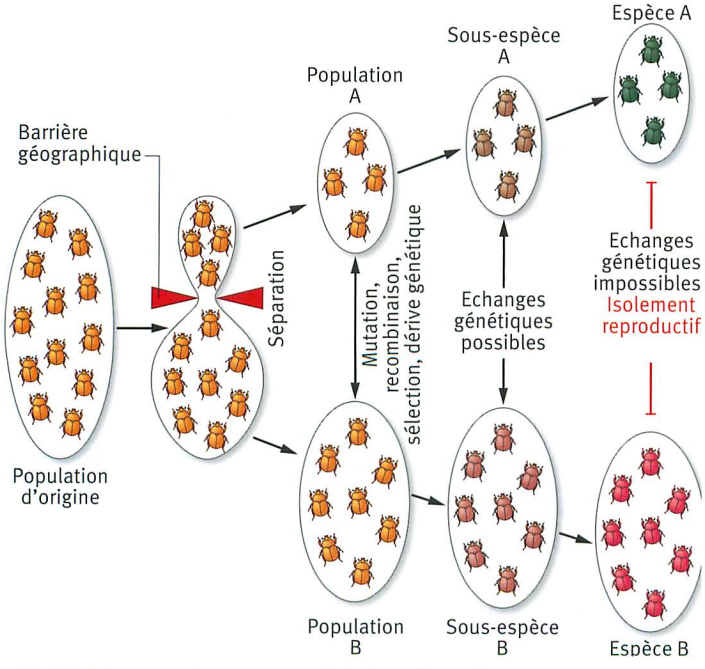
400.1 Spéciation allopatrique chez les écureuils terrestres du Grand Canyon

4.2 Modes de spéciation

En Arizona, deux espèces d'écureuils terrestres vivent sur les flancs du Grand Canyon. Sur le versant sud, on trouve l'espèce *Ammospermophilus harrisi* et sur le versant nord, à quelques kilomètres à vol d'oiseau, mais au-delà du canyon dont la profondeur va jusqu'à 1800 m, se trouve l'espèce *Ammospermophilus leucurus*. Comment deux espèces différentes d'écureuils ont-elles pu se former alors qu'elles vivent si proches l'une de l'autre ?

On peut l'expliquer par un fractionnement de la population d'origine à cause d'une barrière géographique, processus qualifié de **séparation**. En conséquence, l'échange de gènes entre les deux nouvelles populations est impossible. Les deux populations isolées ont ensuite subi indépendamment des mutations et des recombinaisons génétiques aléatoires. En outre, la dérive génétique et une sélection différente dans les deux populations modifièrent les fréquences alléliques, ce qui aboutit à la formation de deux sous-espèces. Les représentants de deux sous-espèces se différencient d'un point de vue génotypique et phénotypique, mais peuvent tout de même donner naissance à des individus féconds s'ils se reproduisent entre eux. C'est seulement si les différences entre les patrimoines génétiques des deux populations s'accentuent et qu'il y a isolement reproductif que l'on finit par obtenir des espèces différentes. Cette forme de spéciation due à des barrières géographiques est appelée **spéciation allopatrique** (gr. *allos* : autre ; lat : *patria* : patrie).

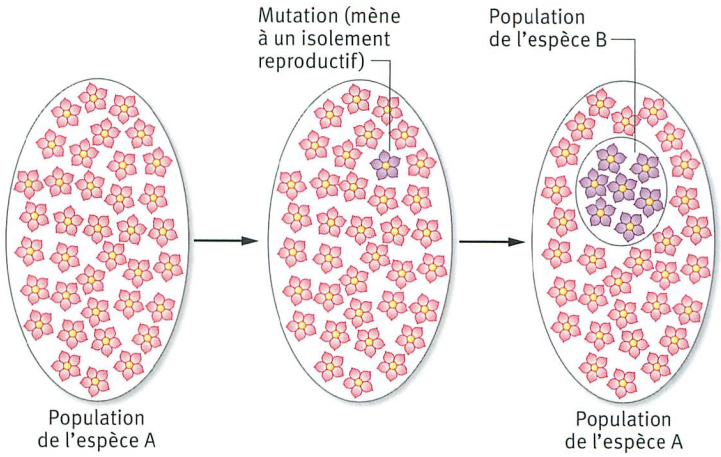
Cette séparation peut avoir diverses causes : en ce qui concerne les écureuils terrestres de l'Arizona, la spéciation est due au profond canyon creusé par le Colorado. Les changements du niveau de la mer ou la dérive des continents peuvent créer des barrières infranchissables. Ainsi, il y a environ 2,5 MA, la formation de l'isthme de Panama entre le nord et le sud de l'Amérique provoqua la séparation de populations marines atlantiques et pacifiques, qui sont ensuite devenues des espèces à part entière. Les variations climatiques comme les glaciations et la désertification peuvent également constituer des barrières géographiques, car elles modifient les aires de distribution des populations et peuvent provoquer des séparations. Il existe une deuxième



400.2 Schéma représentant la spéciation allopatrique

forme de spéciation, appelée **spéciation sympatrique** (gr. *sym*: avec), qui entraîne la formation de nouvelles espèces dans une même aire de distribution sans qu'il y ait de fractionnement de la population. Dans ce cas, la barrière reproductive se situe à l'intérieur de la population; elle empêche les échanges d'allèles entre des individus et conduit à l'isolement reproductif.

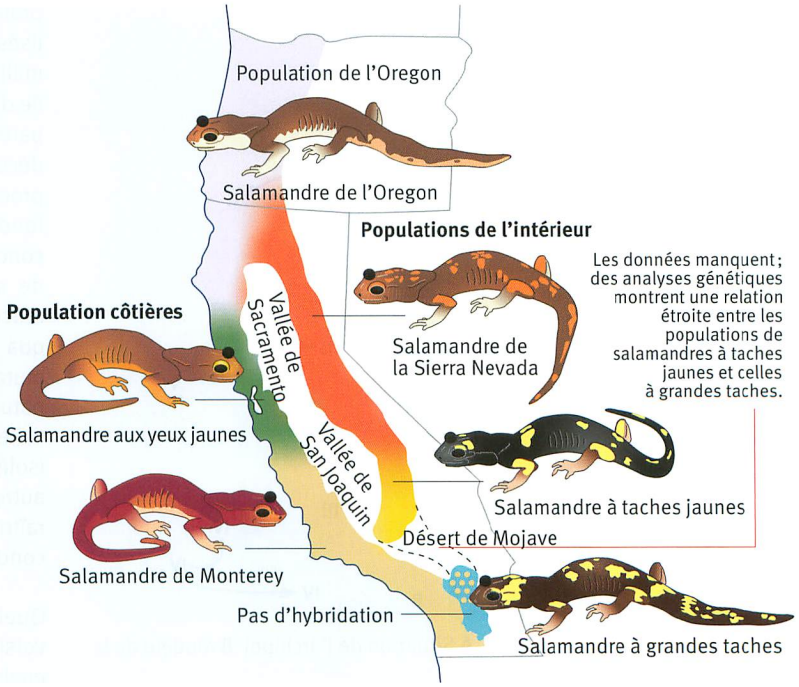
Ce phénomène se rencontre fréquemment chez les plantes qui dupliquent leur nombre de chromosomes par un mécanisme de **polyploïdisation**. A la suite d'une perturbation de la méiose, une plante diploïde (2n) peut former des cellules germinales diploïdes. Si la plante se reproduit ensuite par autofécondation, on obtient alors des individus tétraploïdes (4n) qui peuvent être fertiles. Ces individus sont donc reproductivement isolés de la population initiale diploïde, car, en cas de croisements, leur descendance triploïde (3n) serait stérile. En effet, la triploïdie empêche l'appariement correct des chromosomes homologues et perturbe le déroulement de la méiose. En une génération seulement, une barrière postzygotique peut mener à la formation d'une nouvelle espèce.
La plupart du temps, la spéciation sympatrique chez les animaux est due à des barrières prézygotiques. Le **choix du partenaire** joue ici un rôle important: les femelles choisissent les mâles en fonction de traits particuliers. Si les préférences génétiquement déterminées des femelles pour certains traits changent, en raison d'une mutation par exemple, alors la population d'origine se divise en deux sous-populations, dont les membres ne se reproduisent qu'entre eux. Un changement dans le choix des partenaires peut provoquer un isolement reproductif et conduire à la formation d'une nouvelle espèce.

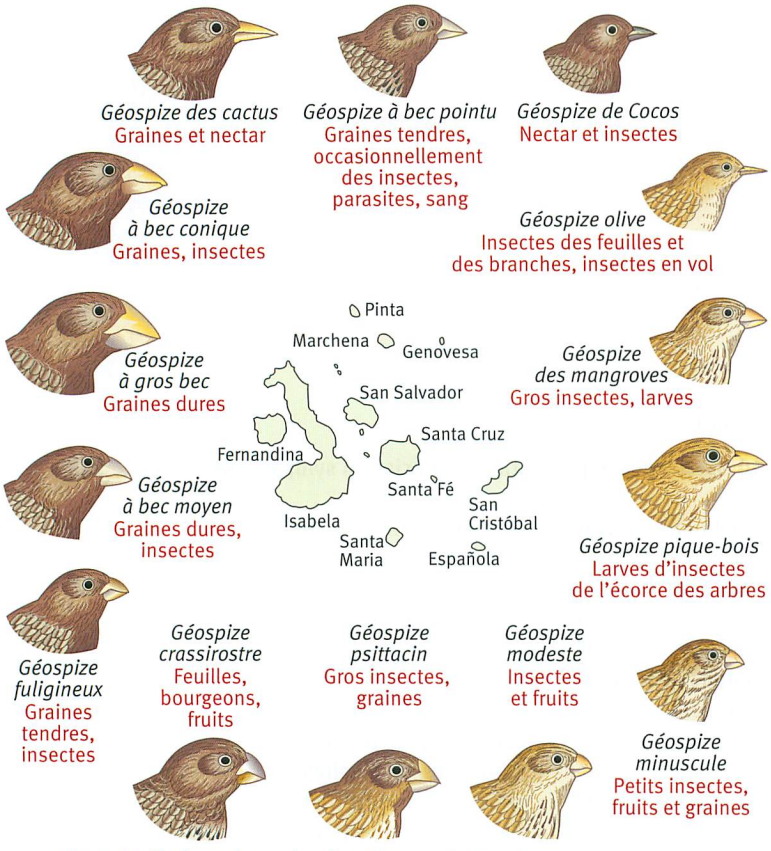


401.3 Schéma représentant la spéciation sympatrique

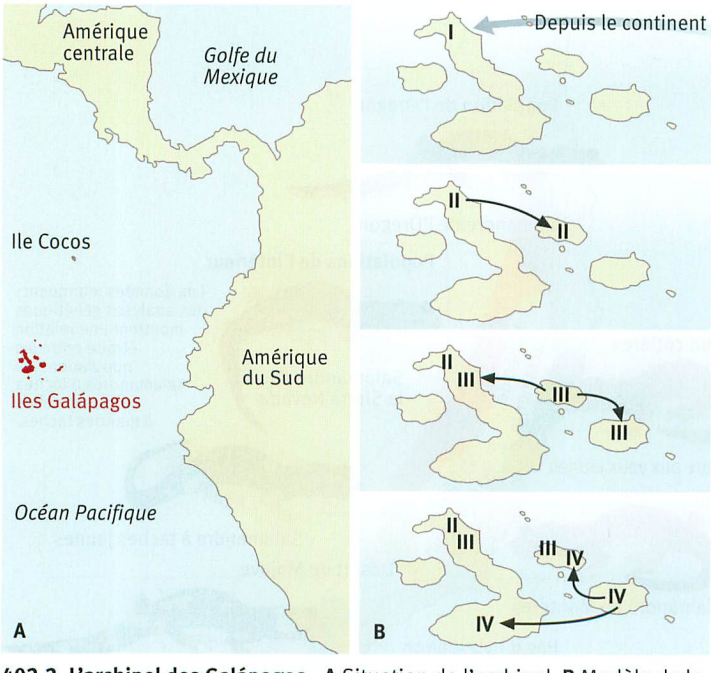
EXERCICES Spéciation chez les salamandres

En Oregon et en Californie, on trouve diverses populations de salamandres qui se différencient par leur couleur. Les populations côtières de Californie sont séparées des populations de l'intérieur par les vallées de Sacramento et de San Joaquin.
Les individus de presque toutes les populations voisines sont interféconds. Les différences génétiques entre les salamandres côtières et celles de l'intérieur s'intensifient en direction du sud.
Là où les zones de distribution des salamandres de Monterey et des salamandres à grandes taches se chevauchent, il n'y a aucune hybridation.
a) Analysez le développement évolutif des populations de salamandres.
b) Expliquez les liens de parenté des différentes populations les unes avec les autres.





402.1 Radiation adaptative des Pinsons de Darwin



402.2 L'archipel des Galápagos. A Situation de l'archipel **B** Modèle de la radiation adaptative dans l'archipel

4.3 Radiation adaptative

L'archipel des Galápagos s'est formé de –5 MA à –1 MA par des éruptions volcaniques sous-marines. Ces îles se trouvent à 900 kilomètres des côtes sud-américaines et abritent des espèces qu'on ne trouve nulle part ailleurs. Ces espèces **endémiques** comprennent 14 espèces de géospizes, communément appelés pinsons de Darwin en mémoire de celui qui les a découverts. Les géospizes ont utilisé toutes les sources possibles de nourriture qu'ils ont trouvées sur ces îles. La grande diversité des formes de leurs becs illustre les diverses adaptations aux modes de nutrition qu'ils ont adoptés. (▶ Variabilité et adaptation) Les géospizes des cactus recherchent des graines par terre, qu'ils peuvent ouvrir avec leur bec court et épais, alors que les géospizes olives qui ont un bec fin se nourrissent plutôt des insectes sur les feuilles. Les géospizes des mangroves et les géospizes pique-bois utilisent de petites branches ou des épines de cactus comme outils, afin d'extraire les larves d'insectes de l'écorce des arbres. Chacune des différentes espèces de géospizes a trouvé sa propre **niche écologique** sur les îles. Malgré cette diversité, tous les pinsons sont issus d'un ancêtre commun, comme l'a démontré l'analyse de leur ADN mitochondrial.

On pense que toutes les espèces de géospizes proviennent de quelques individus peu spécialisés qui ont été transportés il y a environ un million d'années de l'Amérique du Sud vers une île de l'archipel des Galápagos. (▶ Evolution et parenté) Grâce à la biologie moléculaire, on a découvert que les géospizes olives sont les plus proches de l'espèce d'origine. Les individus fondateurs n'ont trouvé sur cette île ni espèce concurrente, ni prédateurs, ce qui leur a permis de se multiplier très rapidement. La concurrence intraspécifique pour la nourriture provoqua l'expansion de leur niche écologique. Des mutations, des recombinaisons et la sélection naturelle permirent des adaptations aux nouvelles sources de nourriture. C'est ainsi que, isolée géographiquement du continent et des autres îles, une nouvelle **espèce** a pu apparaître, spécifiquement adaptée aux nouvelles conditions environnementales.

Quelques géospizes ont pu migrer sur des îles voisines, où ils se sont adaptés aux conditions environnementales différentes. Le scénario

précédent s'est répété : isolement reproductif, spéciation. Lorsque des représentants des nouvelles espèces sont retournés sur l'île d'origine, ils ont pu coexister avec l'espèce initiale : adaptés à une nouvelle niche écologique, ils n'entraient pas en concurrence avec elle. L'alternance entre l'émigration, l'isolement, la spéciation et le retour, a probablement été répétée de nombreuses fois. Aujourd'hui, les différentes niches écologiques et l'isolement comportemental permettent la coexistence de plusieurs espèces de géospizes sur une seule île. On appelle **radiation adaptative** une évolution rapide de plusieurs espèces à partir d'un ancêtre commun, permettant de s'adapter à différentes niches écologiques.

Une radiation adaptative se produit surtout lorsque de nouvelles niches écologiques sont libérées en raison de changements climatiques ou géologiques, permettant à des populations fondatrices non spécialisées de s'y installer. Dans les grands lacs d'Afrique de l'Est, on trouve de nombreuses espèces de poissons de la famille des cichlidés qui présentent des adaptations bien différentes en fonction de leurs niches écologiques. Les 300 espèces vivant dans le lac Victoria sont apparues en quelques milliers d'années seulement, car il y a 12 000 ans, le lac était complètement asséché. Après la colonisation du lac par quelques pionniers, il y a dû y avoir une radiation adaptative extrêmement rapide qui a abouti aux espèces actuelles.

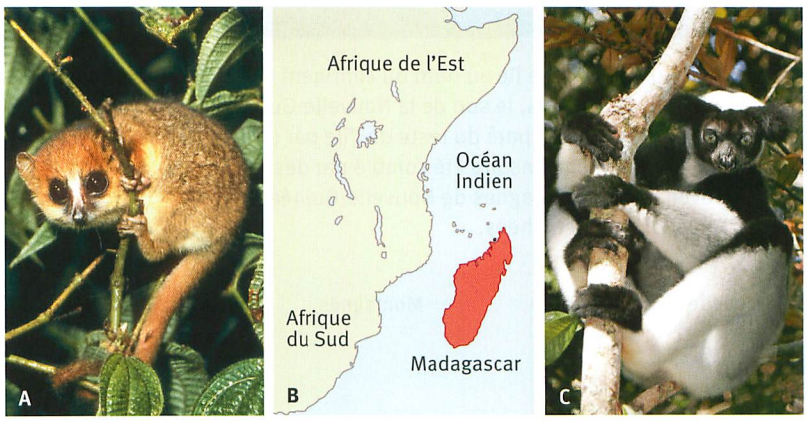
1 Comment comprendre qu'il n'y ait qu'une seule espèce de pinson sur l'île Cocos qui se trouve à 1000 km des îles Galápagos ?

EXERCICES Lémuriens de Madagascar

Madagascar est une île de l'océan Indien séparée de la côte de l'Afrique de l'Est par le canal du Mozambique, d'une largeur de 400 km. L'île possède des habitats très variés allant des forêts pluviales aux semi-déserts et abrite de nombreuses espèces endémiques, dont les lémuriens sont les plus emblématiques. Au départ, les ancêtres de ces singes nouvellement arrivés sur l'île n'ont rencontré aucun mammifère concurrent ou prédateur. En effet, il n'y a pas de félins sur Madagascar. Actuellement, on connaît plus de 80 espèces de lémuriens qui mangent tous des feuilles et des fruits, et vivent dans les arbres. Différentes espèces de lémuriens, qui se distinguent par leur masse corporelle, peuvent se nourrir dans des parties différentes du même arbre, selon la résistance des branches qui les portent.

a) Expliquez, du point de vue de la biologie de l'évolution, la genèse des différentes espèces de lémuriens et indiquez une raison pour laquelle les lémuriens ne sont présents qu'à Madagascar.

b) Expliquez comment les différentes espèces de lémuriens peuvent coexister dans le même habitat.



403.3 Lémuriens. A *Microcebus rufus* **B** Situation de Madagascar **C** *Indri indri*

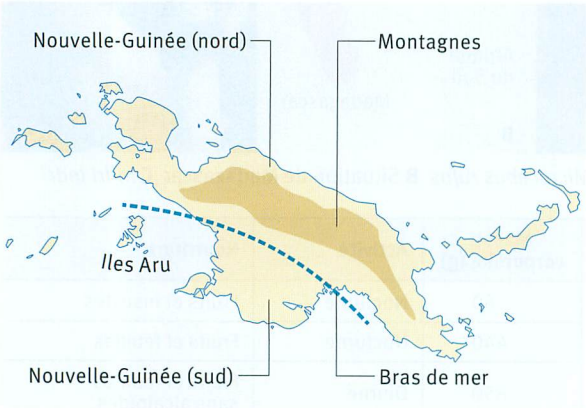
Espèce	Masse corporelle (g)	Activité	Nourriture
Microcebus rufus	60	Nocturne	Fruits et insectes
Cheirogaleus major	440	Nocturne	Fruits et feuilles
Hapalemur griseus	850	Diurne	Fruits et feuilles sans alcaloïdes
Lepilemur mustelinus	1000	Nocturne	Fruits et feuilles avec alcaloïdes
Avahi laniger	1000	Nocturne	Feuilles sans alcaloïdes
Indri indri	10 000	Diurne	Fruits et feuilles

403.4 Données pour six espèces de lémuriens vivant dans la même région. Les alcaloïdes sont des métabolites secondaires des plantes. Ces composés azotés de goût amer ne peuvent être assimilés que par quelques espèces de lémuriens.

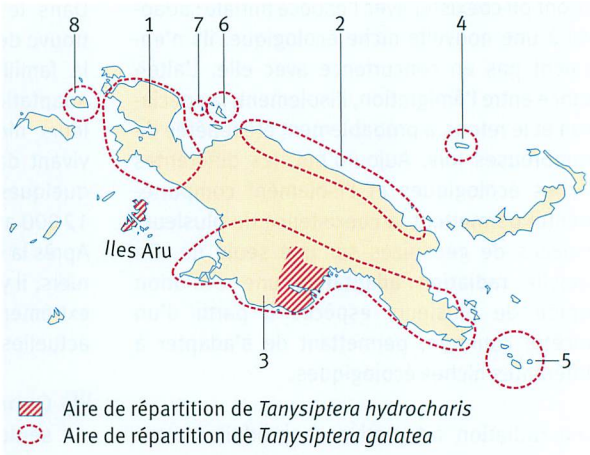
EXERCICES Spéciation

1 Races et espèces chez les martins-pêcheurs

La Nouvelle-Guinée est une île au nord du continent australien. Il y a 10 000 ans, le sud de la Nouvelle-Guinée était relié aux îles Aru et séparé du reste de l'île par un bras de mer. Ce dernier a ensuite été comblé par des sédiments provenant des montagnes de Nouvelle-Guinée, et les îles Aru s'en sont détachées.

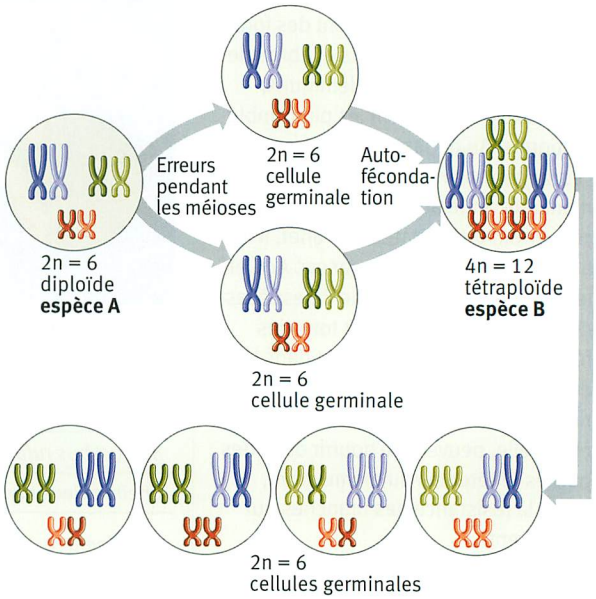


En Nouvelle-Guinée, on trouve deux espèces de martins-pêcheurs du genre *Tanysiptera* : les populations 1 à 8 appartiennent à l'espèce *Tanysiptera galatea*. Les populations 1 à 3, qui vivent sur l'île principale, sont difficilement distinguables les unes des autres, alors que les populations insulaires (4-8) sont très différentes entre elles. *Tanysiptera hydrocharis* est la deuxième espèce de martins-pêcheurs présente sur l'île.



a) Décrivez la répartition des martins-pêcheurs en Nouvelle-Guinée.
b) Faites une hypothèse qui permette d'expliquer l'évolution des différents types de martins-pêcheurs à partir du type d'origine qui a peuplé la Nouvelle-Guinée il y a plus de 10 000 ans.

2 Spéciation sympatrique



a) Expliquez le mécanisme de polyploïdisation chez les plantes à l'aide du schéma ci-dessus.
b) Décrivez le déroulement de la méiose en partant de cellules germinales triploïdes (prenez un cas où n = 2) et expliquez les causes de la stérilité des hybrides triploïdes.

4.4 Coévolution

Le coucou n'est pas seulement connu pour son chant, mais également pour sa stratégie de reproduction : il pond ses œufs dans les nids d'autres oiseaux qui s'occupent de la couvaison et de l'alimentation des jeunes coucous. Ce **parasitisme de couvée** cause d'autres dommages aux hôtes : après l'éclosion, le jeune coucou jette tous les œufs ou les oisillons de ses hôtes hors du nid et se trouve être le seul à bénéficier des soins. (▶ Reproduction)

En raison du comportement du coucou, ses hôtes souffrent d'une perte significative de fitness : ils ont moins de descendance et leurs gènes sont moins nombreux dans le patrimoine génétique de la génération suivante. Les coucous exercent donc une sélection sur les hôtes. Les espèces qui sont parasitées depuis longtemps par les coucous ont développé un mécanisme d'adaptation. En effet, lorsqu'ils reconnaissent les œufs étrangers, les hôtes les enlèvent de leur nid. De cette façon, ils augmentent leur propre fitness et diminuent celui des parasites. Ils exercent de ce fait à leur tour une pression de sélection sur les coucous concernant la forme et les couleurs des œufs. Les femelles coucous qui pondent des œufs qui ressemblent à ceux de leurs hôtes améliorent leur fitness. Ce **mimétisme des œufs** n'est cependant valable que pour une seule espèce d'hôte : chaque femelle coucou est spécialisée pour l'espèce dans le nid de laquelle elle a été élevée. On appelle **coévolution** les transformations parallèles qui se produisent au cours de l'évolution de deux espèces sous l'effet de leurs influences réciproques. Pour cela, il est primordial que les deux espèces exercent une forte pression de sélection l'une sur l'autre.

405.1 Jeune coucou avec son hôte, une rousserolle

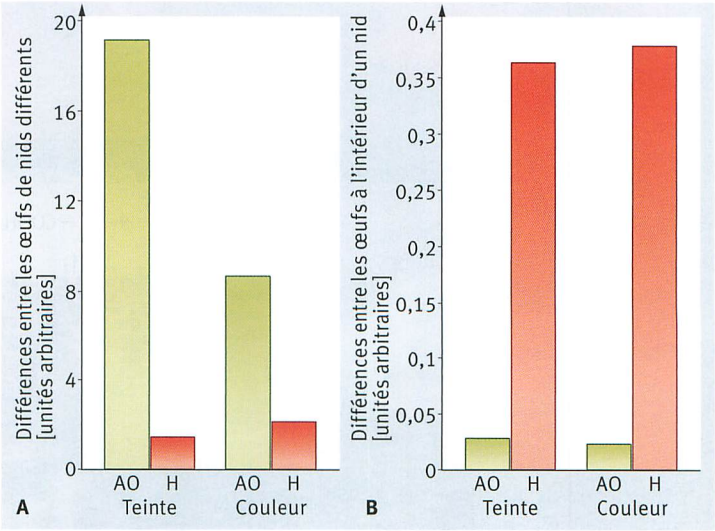
405.2 Mimétisme des œufs.
A gauche : rousserolle turdoïde ; pipit farlouse ; bergeronnette de Yarrell
A droite : œufs de coucou

EXERCICES Coévolution chez les tisserins

Les tisserins d'Afrique vivent en colonie et sont parasités par les coucous argentés et occasionnellement par des congénères.
Au cours de l'évolution, ces oiseaux se sont adaptés à ce parasitisme. Les œufs d'un même nid n'ont quasiment aucune différence entre eux en ce qui concerne la teinte et la couleur, alors qu'ils diffèrent considérablement entre les nids d'une même population.
Les tisserins d'Afrique de l'Ouest sont arrivés à Haïti il y a environ 200 ans. Sur cette île, il n'y a ni coucou ni autre oiseau parasite de couvée.

a) Expliquez l'adaptation évolutive des tisserins au parasitisme des coucous et des congénères en Afrique.

b) Analysez le diagramme ci-contre et expliquez les observations effectuées.



405. 3 Caractéristiques des œufs de tisserins en Afrique de l'Ouest (AO) et à Haïti (H). A Œufs de nids différents **B** Œufs d'un même nid

5 La phylogénie de la vie

5.1 Origines de la vie : évolution chimique

Evolution chimique

Molécules inorganiques (H_2, H_2O, CO_2, CH_4, N_2, NH_3, H_2S, H_3PO_4, etc.)

↓

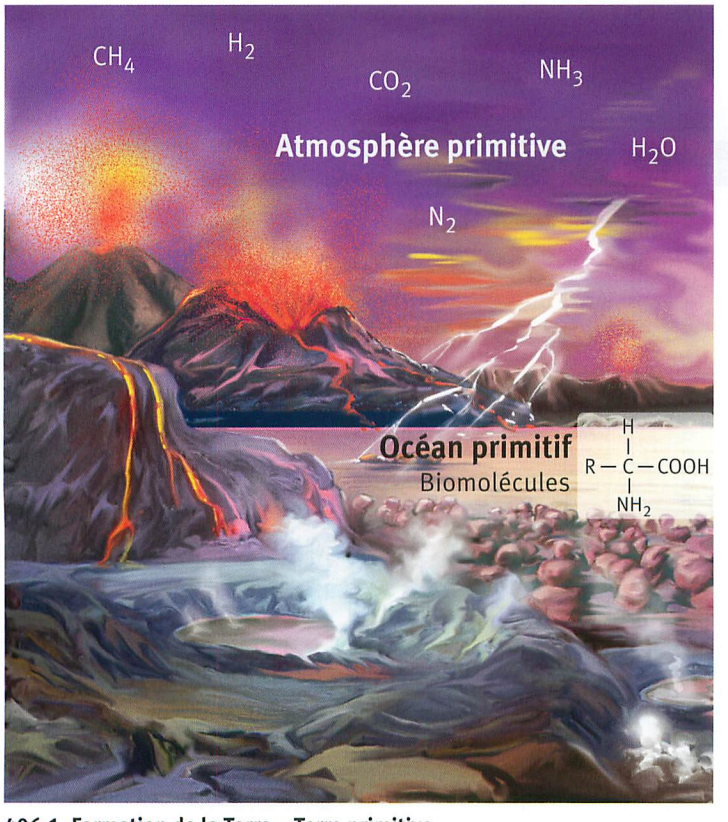
Molécules organiques : monomères (acides aminés, nucléotides ; acides gras, etc.)

↓

Polymères (polypeptides, polynucléotides, etc.)

La Terre s'est formée à partir d'un nuage de poussières cosmiques il y a 4600 MA environ. Au cours des millions d'années suivantes, elle s'est refroidie et la croûte terrestre a commencé à se durcir. Une forte irradiation d'UV, des orages violents, des impacts de météorites fréquents et des éruptions volcaniques constantes étaient le quotidien de la jeune planète. Le dégazage du magma a libéré des gaz qui ont formé l'atmosphère primitive ; celle-ci était principalement composée de vapeur d'eau, d'hydrogène, de méthane et d'ammoniac, mais aussi d'azote, de sulfure d'hydrogène et de dioxyde de carbone.

Tous les éléments constitutifs des biomolécules étaient donc disponibles. Le refroidissement de la Terre provoqua une importante condensation de vapeur d'eau, qui a été à l'origine des océans primitifs.



406.1 Formation de la Terre – Terre primitive

Les scientifiques pensent qu'il y a d'abord eu l'**évolution chimique**: des molécules inorganiques – dioxyde de carbone, ammoniac – présentes dans l'atmosphère et les océans primitifs ont formé des monomères organiques, comme des acides aminés. Une fois des monomères présents en quantité suffisante, les processus de polymérisation ont pu avoir lieu, aboutissant aux polymères, dont les plus stables ont été sélectionnés.

Stanley MILLER et **Harold UREY** ont testé expérimentalement cette hypothèse en 1953. Ils ont pu démontrer que, dans les conditions de l'atmosphère primitive, des molécules inorganiques pouvaient se transformer en molécules organiques. L'adéquation des réactifs qu'ils ont utilisés pour simuler l'atmosphère primitive a toutefois été controversée.

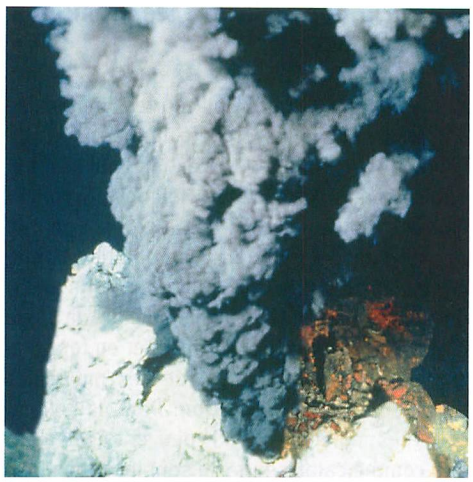
Dans les cellules, la condensation des monomères en polymères dépend d'enzymes spécifiques, absentes à cette époque. L'**hypothèse de la soupe primitive** répond à cette question : dans des lagunes ou des petits plans d'eau, des monomères organiques auraient formé des polypeptides et d'autres polymères au contact de minéraux argileux. On a pu démontrer expérimentalement que des argiles pouvaient agir comme catalyseurs pour la polymérisation des acides aminés en polypeptides.

Une deuxième hypothèse, l'**hypothèse de la pyrite**, fut proposée par **Günther WÄCHTERSHÄUSER** en 1988. Partant de l'idée que la formation de polymères doit être couplée à une source d'énergie, il proposa le scénario suivant : la réaction du sulfure de fer(II) (FeS) avec le sulfure d'hydrogène (H_2S) donne de la pyrite (l'or des fous, FeS_2), un minéral très fréquent sur la Terre primitive, et de l'hydrogène (H_2) avec libération d'énergie. L'hydrogène ainsi formé aurait ensuite réduit le dioxyde de carbone en molécules organiques simples comme l'acide formique (HCOOH). Les cristaux de pyrite auraient ensuite catalysé la formation de macromolécules à partir des molécules d'acide formique qui y auraient adhéré.

Dans les années 1980, on découvrit que les dorsales océaniques comportaient une multitude de sources hydrothermales, les **fumeurs noirs**.

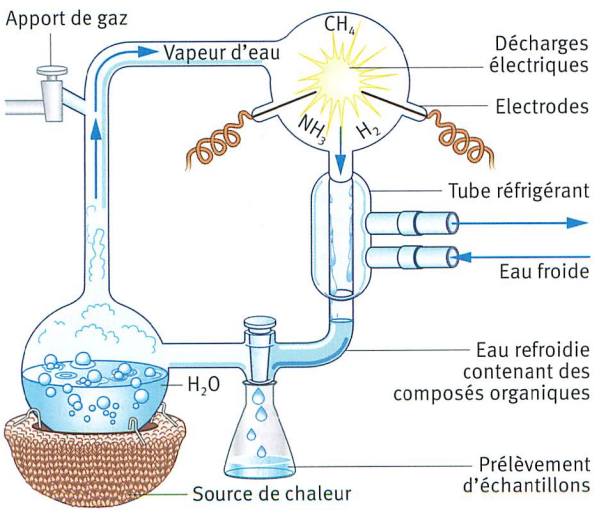
Ces petites cheminées volcaniques libèrent sous des pressions gigantesques une eau très chaude – jusqu'à 350 °C – et très riche en minéraux. On s'est aperçu, contre toute attente, qu'un écosystème luxuriant proliférait aux alentours des fumeurs noirs, dans l'obscurité la plus totale. Depuis, le rapport entre les sources hydrothermales et l'origine de la vie est vivement discuté. En effet, dans ces conditions particulières, la conversion du gaz carbonique en substances organiques est possible. La cheminée contient un réseau de microcompartiments qui auraient pu servir de réacteurs pour la synthèse des premières molécules organiques. Dans ces cavités, elles auraient pu atteindre une concentration très élevée qui aurait favorisé les réactions de polymérisation. Pour le moment, aucune des hypothèses mentionnées pour la formation des premières biomolécules n'a pu s'imposer.

Les macromolécules – polypeptides, polynucléotides – se dissolvent dans l'eau sous forme colloïdale et dans certaines conditions se rassemblent sous forme d'agrégats appelés **coacervats**. A partir d'une certaine taille, ils se décomposent en structures similaires plus petites. Les protéines en solution colloïdale peuvent former des structures sphériques appelées **microsphères**. Parfois, ces agrégats peuvent se séparer de l'environnement par des structures membranaires. Ils peuvent même grandir par l'inclusion de matériel supplémentaire et se diviser en microsphères plus petites. Certains lipides peuvent également former des vésicules, appelées **liposomes**, constituées d'une double couche de phospholipides. Les microsphères, coacervats et liposomes sont des modèles pour l'étude des précurseurs des cellules, les **protobiontes**, mais ils ne peuvent pas se multiplier par un phénomène de reproduction, une caractéristique fondamentale des cellules vivantes.



407.2 Fumeur noir

EXERCICES Expérience de MILLER et UREY



MILLER et UREY ont construit un appareil qui simulait les conditions atmosphériques telles qu'elles existaient à l'origine de notre planète. Ils l'ont rempli avec les gaz qui formaient l'atmosphère primitive et ont simulé les orages et la foudre par des décharges électriques. Lors d'une première expérience, ils ont obtenu de l'acide formique, de l'acide lactique et des acides aminés (glycine, alanine et acide glutamique). En répétant l'expérience et en modifiant la température et la composition gazeuse, ils ont trouvé des monomères des acides nucléiques, des glucides et des lipides dans leurs échantillons destinés à l'analyse chimique.

a) Décrivez le modèle expérimental de MILLER et UREY à l'aide de la figure ci-contre. Quels sont les domaines de la Terre primitive modélisés par les différentes parties de l'appareil ?

b) Analysez les résultats obtenus et leur signification dans la théorie de l'évolution.

5.2 Origines de la vie : les premières cellules

Origine des premières cellules

Réplication des polymères

↓

Compartimentation par des membranes

↓

Protobiontes

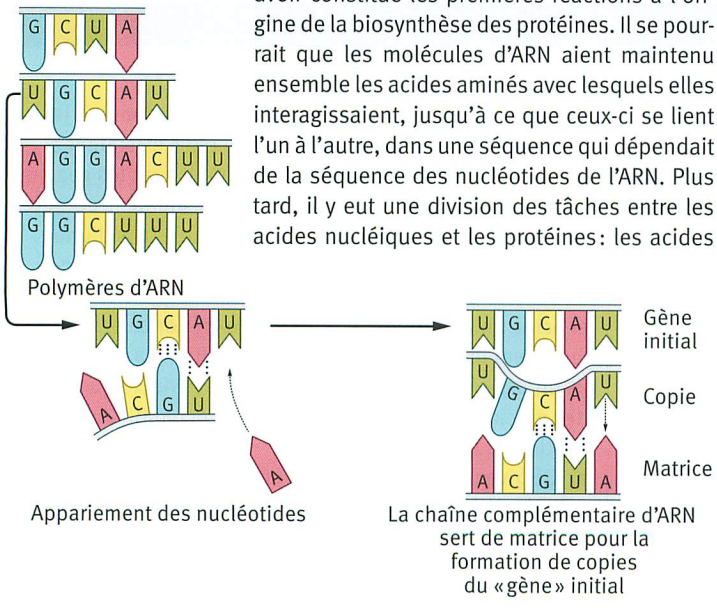
↓

Cellules

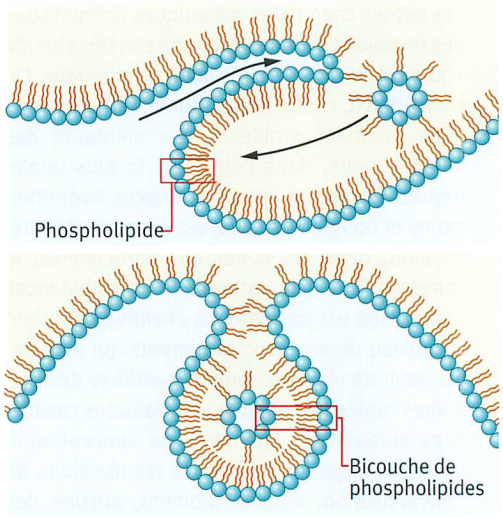
Un nombre énorme de courtes molécules d'acides nucléiques ont été formées lors de l'évolution chimique. On estime aujourd'hui que ces premiers acides nucléiques pourraient être des molécules d'ARN. En effet, si l'on met des ribonucléotides dans une solution contenant un brin d'ARN, ils s'apparient au brin d'ARN de façon autonome et en respectant la règle d'appariement des nucléotides, et en font une copie. L'automultiplication de ces molécules est une véritable **réplication**. Dans la cellule, certaines molécules d'ARN peuvent également agir comme catalyseurs : ce sont les **ribozymes** (acide **ribo**nucléique et en**zyme**), qui participent par exemple à l'épissage du pré-ARN en ARNm mature. Par leurs propriétés d'autoréplication et d'effet catalytique, les molécules d'ARN auraient pu jouer un rôle prédominant dans l'apparition des premières cellules.

Il est probable que les réplicats des premières molécules d'ARN n'aient pas toujours été identiques. En effet, à cause d'imprécisions lors de la réplication, leurs séquences ont pu varier. Ces molécules caractérisées par une réplication rapide et un effet catalytique élevé auraient donc pu être sujettes à des processus de sélection.

Les interactions entre des acides aminés et les nucléotides d'une molécule d'ARN pourraient avoir constitué les premières réactions à l'origine de la biosynthèse des protéines. Il se pourrait que les molécules d'ARN aient maintenu ensemble les acides aminés avec lesquels elles interagissaient, jusqu'à ce que ceux-ci se lient l'un à l'autre, dans une séquence qui dépendait de la séquence des nucléotides de l'ARN. Plus tard, il y eut une division des tâches entre les acides nucléiques et les protéines : les acides nucléiques se sont spécialisés dans le stockage de l'information génétique et les protéines dans la fonction catalytique.



408.1 Polymères d'ARN et appariement des nucléotides

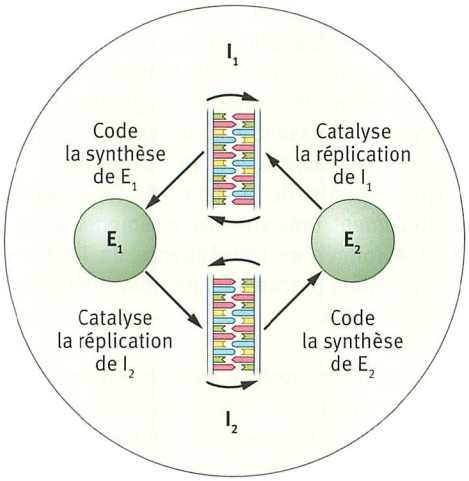


408.2 Formation de compartiments grâce aux doubles couches de phospholipides

Une autre étape importante dans l'évolution des premières cellules est l'empaquetage des gènes primitifs d'ARN et des premières protéines grâce à des **compartiments** délimités par une membrane phospholipidique. Cela autorisa une collaboration plus étroite entre les différentes molécules ainsi que la concentration des substrats, qui furent ainsi plus susceptibles de rencontrer une enzyme. (▶ Compartimentation) La simulation de cette situation avec des liposomes et des enzymes permet d'illustrer de façon simple les étapes du modèle des protobiontes.

Un biophysicien allemand, **Manfred EIGEN**, proposa en 1967 la théorie des **hypercycles**, pour expliquer la relation entre les acides nucléiques et les enzymes. L'hypercycle le plus simple est un système à deux composants : une molécule d'ARN, représentée par le vecteur d'information I_1, code l'enzyme E_1 qui favorise la synthèse d'un deuxième ARN, I_2. Le brin complémentaire de I_2 code pour une enzyme E_2 qui permet à son tour la réplication du vecteur d'information I_1.

Les ancêtres des premières cellules vivantes, qualifiés de **protobiontes**, seraient les molécules de ces hypercycles hypothétiques séparées du milieu extérieur par des membranes phospholipidiques. Les protobiontes devaient déjà posséder la capacité de se multiplier, de conserver des



409.3 Hypercycle. I_1, I_2 = vecteurs d'information (ARN) ; E_1, E_2 = enzymes (protéines)

informations et de se modifier. Ils devaient également avoir une activité métabolique leur permettant d'utiliser les nucléotides et les acides aminés présents dans l'environnement.

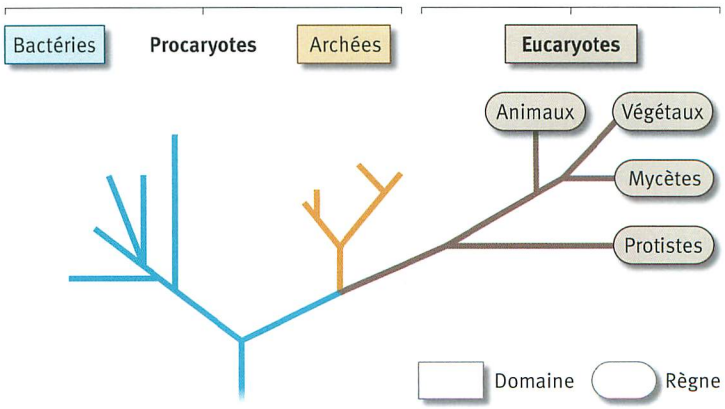
Par la suite, les protobiontes ont évolué en **cellules procaryotes** en améliorant leurs capacités métaboliques et leur potentiel de stockage et de réplication de l'information. L'ADN fit son apparition comme dépositaire de l'information génétique. En effet, l'ADN, par sa structure à double brin, est très stable et peut donc être plus long que l'ARN, ce qui lui permet de stocker plus d'information. On pense que l'ARN a pu servir de matrice pour les nucléotides d'ADN qui se sont ensuite assemblés pour former un polynucléotide.

1. Expliquez à l'aide de la figure 408.2 la formation des compartiments cellulaires délimités par une membrane phospholipidique.
2. Expliquez la signification de ces compartiments pour l'évolution de la cellule.
3. Expliquez le principe de l'hypercycle à l'aide de la figure 409.3.

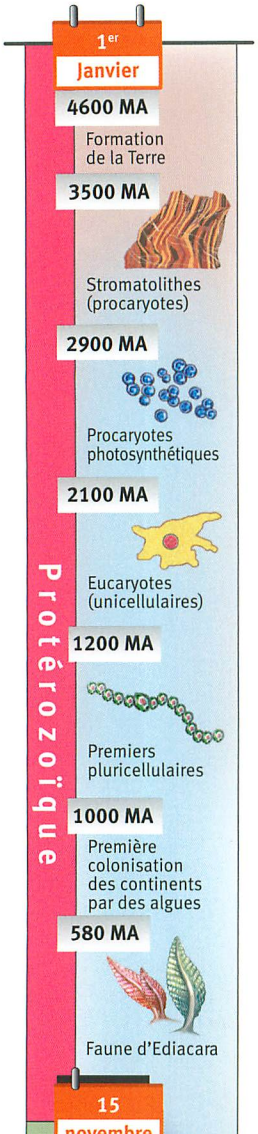
5.3 Les trois domaines

Après l'apparition des protobiontes, beaucoup d'étapes évolutives ont été nécessaires jusqu'aux premiers procaryotes, qui dateraient de 3800 MA. L'analyse des différences moléculaires indique que les procaryotes se sont précocement divisés en trois lignées évolutives qui ont abouti aux trois **domaines** qui regroupent actuellement tous les êtres vivants. Les bactéries se sont d'abord séparées en une lignée à part, puis les archées se sont subdivisées en deux, constituant les domaines des archées proprement dites et celui des eucaryotes. (▶ Evolution et parenté)

Aujourd'hui, on trouve la plupart des **archées** (ou *Archaea*, anciennement archéobactéries) dans des environnements extrêmes, qui pourraient ressembler aux conditions présentes aux origines de la vie. On les trouve par exemple dans des eaux à de très hautes températures (thermophiles extrêmes) ou à des pH extrêmes (acidophiles) ou encore dans des marais salants à concentrations salines extrêmes (halophiles). Tout comme les bactéries, les archées sont des procaryotes, car elles ne possèdent ni noyau cellulaire ni cytosquelette ni organites. Par contre, leurs processus métaboliques principaux, comme la transcription et la traduction, ressemblent à ceux des eucaryotes. Les archées possèdent également des caractéristiques qui leur sont propres : leur ARN ribosomique a une séquence bien différente de celle des bactéries ou des eucaryotes ; les lipides de leurs membranes sont constitués de longues chaînes d'alcool isoprénique au lieu d'acides gras; finalement, leur paroi cellulaire ne ressemble ni à celle des bactéries (pas de peptidoglycanes) ni à celle des végétaux (pas de cellulose).



409.1 Arbre phylogénétique des êtres vivants



5.4 Evolution de la diversité biologique

L'histoire de la Terre est divisée en quatre **ères**: précambrien, paléozoïque, mésozoïque et cénozoïque, elles-mêmes divisées en plusieurs **périodes**. Le mésozoïque, par exemple, regroupe trois périodes: trias, jurassique et crétacé. Les limites entre certaines périodes sont marquées par la disparition d'un grand nombre d'espèces, les **extinctions de masse**. Elles sont dues à des changements géologiques ou climatiques extrêmes, par exemple des glaciations, de fortes éruptions volcaniques ou encore de gros impacts de météorites. Après ces catastrophes, les espèces survivantes ont subi des radiations adaptatives extensives. Chaque période peut être définie par les roches sédimentaires qui lui sont propres et par les fossiles qu'on y trouve, qui nous renseignent sur l'évolution des espèces et de la Terre.

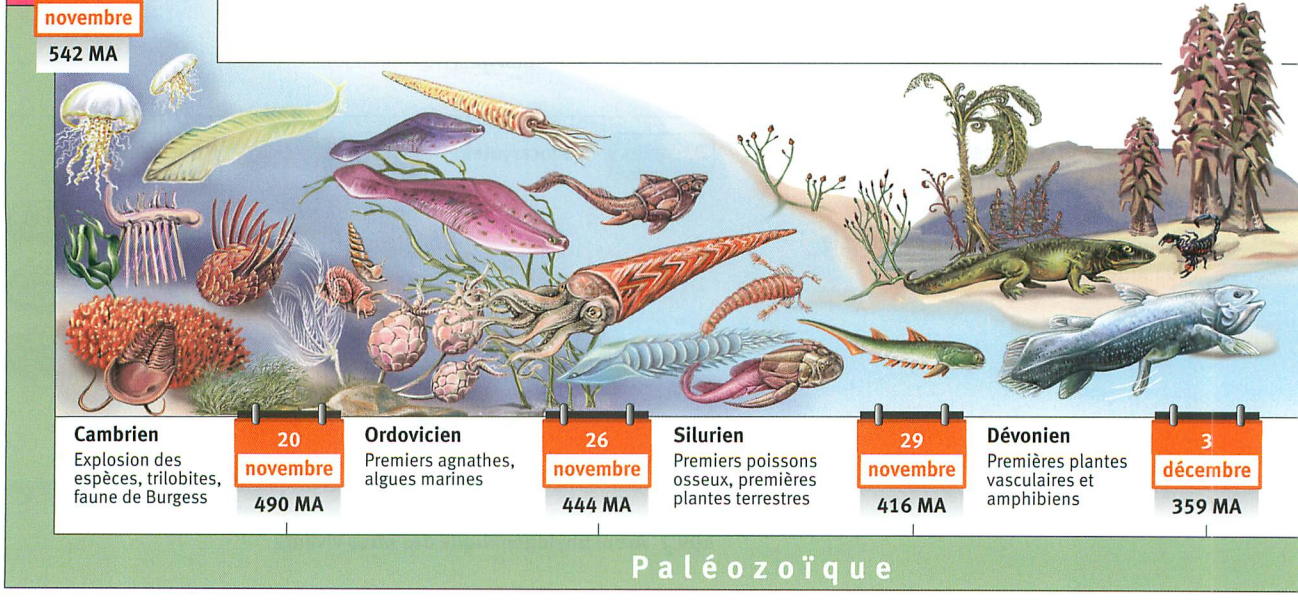
Les **stromatolithes fossiles** comptent parmi les plus anciens fossiles connus. Les plus vieux ont été retrouvés dans des couches datant de plus de 3500 MA. Ils forment des structures laminées en doubles couches, où alternent des couches calcaires et des couches de bactéries. Aujourd'hui, les stromatolithes sont produits par l'activité de cyanobactéries encroûtantes, dans des biotopes côtiers, à faibles profondeurs. Les plus spectaculaires se trouvent sur la côte ouest de l'Australie.

On pense que les premiers procaryotes sont apparus il y a environ 3900 MA. Par la suite, ils ont été capables de réaliser la **photosynthèse**, ce qui a impliqué la dissociation de molécules d'eau et la libération d'oxygène. L'oxygène formé resta dans un premier temps piégé dans l'eau, oxydant les molécules organiques présentes et réagissant avec le fer dissout pour former des oxydes de fer insolubles. La majeure partie du minerai de fer exploité actuellement provient des gisements de fer rubané formés en conséquence de l'activité des premiers procaryotes photosynthétiques, il y a 2900 MA.

C'est seulement après la précipitation de tout le fer contenu dans les océans que l'oxygène put être libéré dans l'atmosphère. Toxique pour la plupart des procaryotes, il provoqua la disparition d'un grand nombre d'espèces. Quelques espèces survécurent, confinées dans des milieux anaérobies. D'autres s'adaptèrent aux nouvelles conditions aérobies et développèrent la **respiration cellulaire**, il y a environ 2500 MA. (▶ Variabilité et adaptation)

Un autre événement important de l'histoire de la vie sur Terre est l'apparition des **eucaryotes**. On l'explique par la **théorie de l'endosymbiose**, selon laquelle des eucaryotes primitifs ont phagocyté des procaryotes sans les détruire. Ainsi seraient apparus les mitochondries et les chloroplastes, des organites cellulaires semi-autonomes, qui ont conservé jusqu'à aujourd'hui un peu d'ADN et des ribosomes de type procaryote.

Les eucaryotes possèdent des cellules compartimentées diploïdes et peuvent se reproduire par voie sexuée, ce qui entraîne l'apparition de



nouveaux génotypes à chaque génération. (▶ Reproduction) Ces caractéristiques leur ont permis de s'adapter aux changements environnementaux et de se diversifier en une multitude d'espèces différentes. On a retrouvé des restes d'eucaryotes dans des roches vieilles de 2100 MA.

Un autre événement clé de l'histoire de la Terre est l'apparition des eucaryotes **pluricellulaires**. On pense qu'ils se sont formés par la coopération de plusieurs unicellulaires ou par la non-séparation des deux cellules filles lors de la multiplication cellulaire. Avec le développement des pluricellulaires apparaissent la **division du travail** et la **différenciation cellulaire**. Les cellules différenciées d'un pluricellulaire sont spécialisées et ont gagné en efficacité, mais elles ont perdu leur autonomie au profit de l'organisme dont elles font désormais partie.

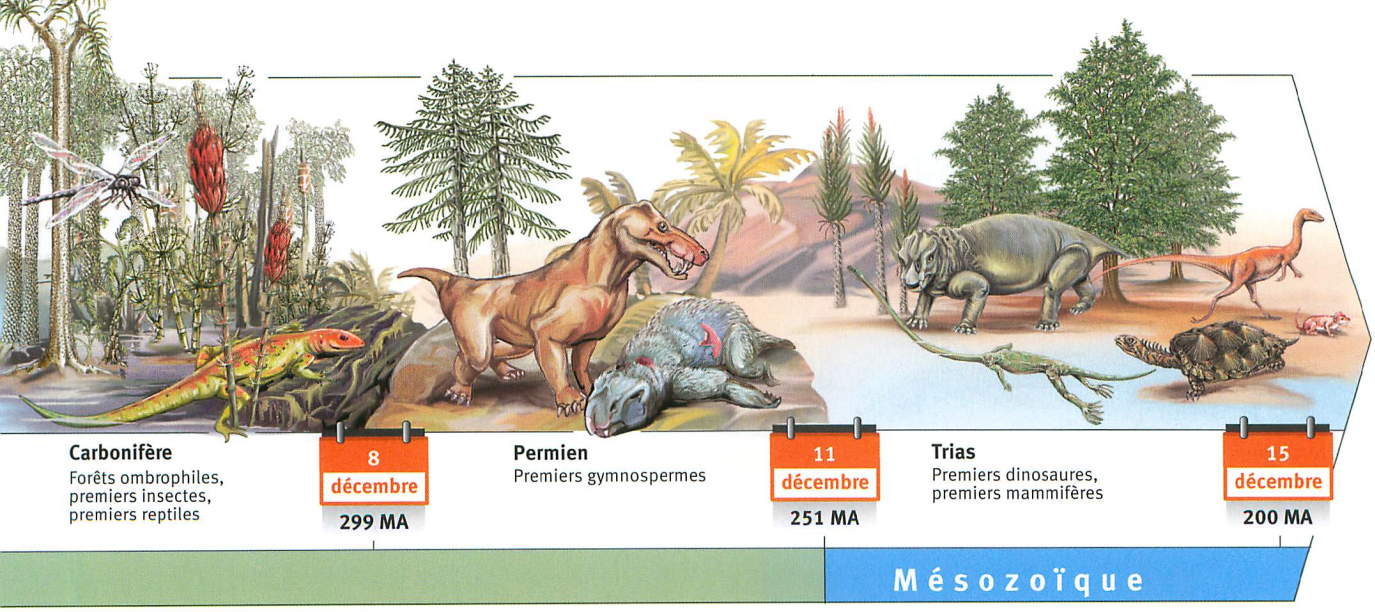
On pense que le développement des pluricellulaires a commencé il y a 1200 MA. On a trouvé des fossiles d'espèces aplaties en forme de feuilles, datées de 580 MA, qui vivaient dans des mers peu profondes et qu'on a appelés faune d'Ediacara d'après le site de leur première découverte. Cette faune, qui avait déjà disparu au début du paléozoïque, ne peut pas être classée dans les arbres phylogénétiques actuels.

Au début du **cambrien**, il y a 542 MA, les fossiles montrent l'apparition soudaine de beaucoup d'espèces : c'est l'**explosion cambrienne**, qui pourrait être due à une augmentation de la concentration d'oxygène dans l'atmosphère ainsi qu'à un refroidissement de la Terre aux alentours des 30 °C. A partir de là, presque tous les embranchements animaux sont présents, sauf les vertébrés. A cette époque, tous les organismes vivants étaient encore exclusivement aquatiques. De nombreuses espèces développent un squelette rigide, comme les arthropodes, ou une coquille, comme les mollusques. Ces parties se conservent bien sous forme fossile. C'est pourquoi on trouve beaucoup de fossiles dès cette période. Les **trilobites**, le groupe dominant des arthropodes de cette période, sont des fossiles stratigraphiques importants, car ils peuplent toutes les mers jusqu'à la fin du permien. La faune du cambrien a été particulièrement bien conservée dans les schistes de Burgess, au Canada. Une grande partie des espèces de la **faune de Burgess** a disparu lors de l'extinction massive de la fin du cambrien.

A l'**Ordovicien**, il y a 490 MA, apparaissent les premiers vertébrés, les poissons sans mâchoires.

Au **silurien** et au **dévonien**, de –444 à –400 MA, les végétaux colonisent la terre ferme, grâce à une série d'adaptations : développement de tissus de soutien, de racines et d'un système vasculaire permettant le transport de l'eau et protégeant les plantes de la déshydratation. Au silurien apparaissent les premiers poissons à mâchoires. Pendant le **dévonien**, dès –416 MA, les poissons sont le groupe dominant en mer ; ils colonisent aussi les eaux douces. Sur la terre ferme, les prêles et les fougères se répandent

411.1 Le monde vivant, du cambrien au mésozoïque (reconstitution d'après les fossiles). Le calendrier représente les temps géologiques condensés sur une année.



partout. Les premiers animaux terrestres font leur apparition. Il s'agit de scorpions, millepattes et araignées; leur carapace de chitine les protège de la dessiccation. Les premiers vertébrés commencent à coloniser les continents: **ichtyostega**, un amphibien, en constitue l'exemple le plus connu.

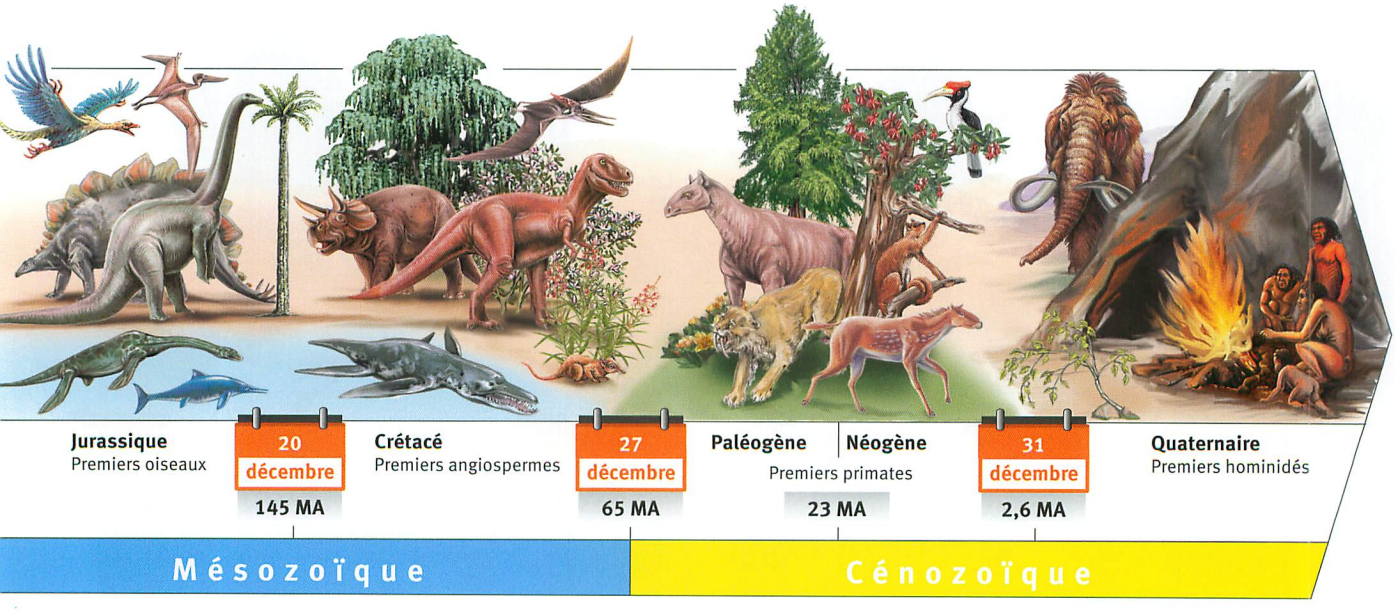
Au **carbonifère**, qui débuta il y a 359 MA, les forêts marécageuses prennent une immense ampleur. Constituées en grande partie de fougères, de prêles géantes et de sigillaires, elles forment une énorme masse végétale qui séquestre de grandes quantités de dioxyde de carbone. Périodiquement ensevelies sous des sédiments lors de catastrophes naturelles, ces forêts sont à l'origine des filons de charbon des grands bassins houillers exploités actuellement. Les premiers reptiles apparaissent.

Pendant le **permien**, de –299 à –251 MA, les zones arides progressent considérablement. Les **gymnospermes** (conifères) prennent une place dominante dans la végétation, car ils se disséminent au moyen de graines, qui n'ont pas besoin de germer dans l'eau comme les spores des fougères, par exemple. Les reptiles, bien adaptés à la sécheresse, vivent une grande expansion et une radiation adaptative majeure.

L'ère du mésozoïque est composée de trois périodes: le **trias**, le **jurassique** et le **crétacé**. Pendant tout le mésozoïque, les dinosaures sont les espèces animales dominantes en mer, sur terre et dans les airs. Pendant le trias, de –251 à –200 MA, les premiers mammifères apparaissent à partir d'un groupe de reptiles et, au jurassique, entre –200 et –145 MA, apparaissent les premiers oiseaux. Dès –145 MA, pendant le crétacé, les **angiospermes** conquièrent tous les continents lors d'une radiation adaptative majeure. Le crétacé se termine par une terrible catastrophe, probablement due à une météorite, causant une extinction de masse et la disparition des dinosaures.

Le **cénozoïque** est l'ère de l'expansion des mammifères, dont la biodiversité augmente considérablement. Ils remplacent les dinosaures en tant qu'espèces dominantes sur la terre ferme. Au **paléogène**, les ancêtres des chevaux et des primates apparaissent. Les proboscidiens deviennent les plus grands animaux sur la terre ferme. Pendant le **néogène**, une diminution des températures et des précipitations conduit à une régression des forêts ombrophiles et à une augmentation des savanes. Ces nouveaux habitats sont favorables à l'expansion des artiodactyles, girafes et bovins, par exemple. Le quaternaire débute il y a 2,6 MA. Il couvre l'ensemble des dernières glaciations ainsi que l'apparition des humains actuels.

1 Expliquez le concept de base «variabilité et adaptation» en vous fondant sur l'évolution de la biodiversité au travers des âges.



412.2 Le monde vivant, du mésozoïque au cénozoïque (reconstitution d'après les fossiles). Le calendrier représente les temps géologiques condensés sur une année.

MÉTHODES Construction d'un arbre phylogénétique

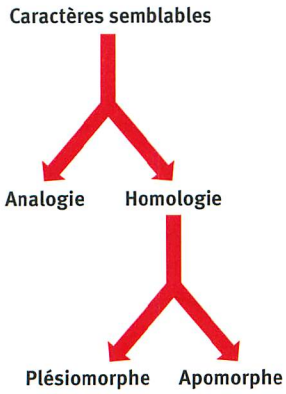
D'après la théorie de l'évolution de DARWIN, tous les êtres vivants ont un lien de parenté les uns avec les autres. Un arbre phylogénétique représente graphiquement les liens de parenté entre différentes espèces ou différents taxons ainsi que l'histoire de leur développement phylogénétique.
Willi HENNIG a développé en 1950 un procédé systématique appelé systématique phylogénétique ou cladistique. La classification est fondée sur les homologies entre les différentes espèces. Pour cela, il importe de reconnaître s'il s'agit d'une homologie plésiomorphe, c'est-à-dire un caractère ancestral partagé, ou il s'agit d'une homologie apomorphe, c'est-à-dire un caractère dérivé partagé, une innovation apparue au cours de l'évolution.
Par exemple, la colonne vertébrale des mammifères est un caractère plésiomorphe. En effet, elle est aussi présente chez les reptiles, les amphibiens et les poissons, des clades existant avant les mammifères.
Au contraire, les poils représentent un caractère apomorphe, car ils sont propres aux mammifères.

Procédé méthodologique

1. **Choix d'un groupe à étudier**
   Il peut s'agir de plusieurs espèces ou groupes d'espèces. Par exemple, on peut analyser phylogénétiquement les groupes fougères, conifères, et angiospermes.
2. **Déterminer un groupe de référence**
   Il faut choisir une espèce ou un groupe d'espèces qui s'est séparé avant la séparation des autres espèces du groupe à étudier.
   Il servira de groupe de référence afin de déterminer les caractères plésiomorphes et apomorphes du groupe à étudier. Les mousses sont le groupe de référence pour l'exemple ci-dessus.
3. **Création d'un tableau des caractères**
   La mention 0 indique l'absence d'un caractère, la mention 1 sa présence.
4. **Création d'un cladogramme**
   En présence d'une grande quantité de données, le cladogramme est calculé informatiquement. La présence d'un caractère correspond à une ramification. Par exemple, contrairement aux mousses, les fougères, les conifères et les angiospermes possèdent des vaisseaux conducteurs. Leur lignée se sépare alors à ce point. Le caractère commun des angiospermes et des conifères est la formation des graines.
   Les conifères et les angiospermes se différencient par la présence de fruits autour des graines chez ces derniers.
5. **Test du cladogramme**
   En général, on crée un cladogramme pour plusieurs homologies présentes dans les espèces analysées, puis on dresse l'arbre phylogénétique à partir de la somme des résultats des différentes homologies.

Dans certains diagrammes, les différentes caractéristiques entre espèces sont représentées par la longueur des branches. Elles peuvent être proportionnelles aux différences du nombre de paires de nucléotides d'un gène entre deux espèces analysées. Dans d'autres cas, la longueur des branches exprime la durée. Elle peut être déterminée par l'**horloge moléculaire** qui suppose que les séquences d'ADN et d'acides aminés évoluent à vitesse constante. D'importantes différences entre les séquences d'un même gène ou d'une même protéine de deux espèces signifient qu'elles se sont séparées relativement tôt au cours de l'évolution.

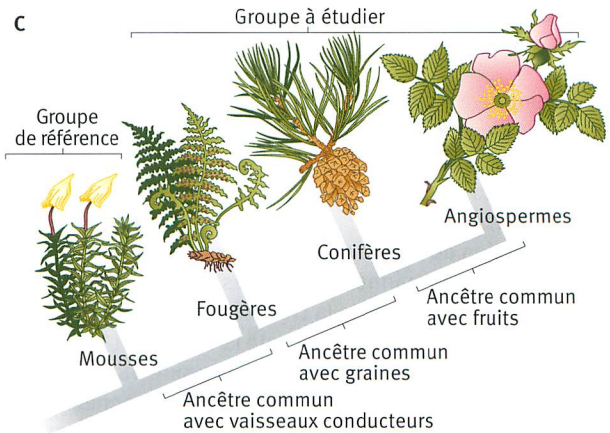
A



B

	Mousses	Fougères	Conifères	Angiospermes
Fruits	0	0	0	1
Graines	0	0	1	1
Vaisseaux conducteurs	0	1	1	1

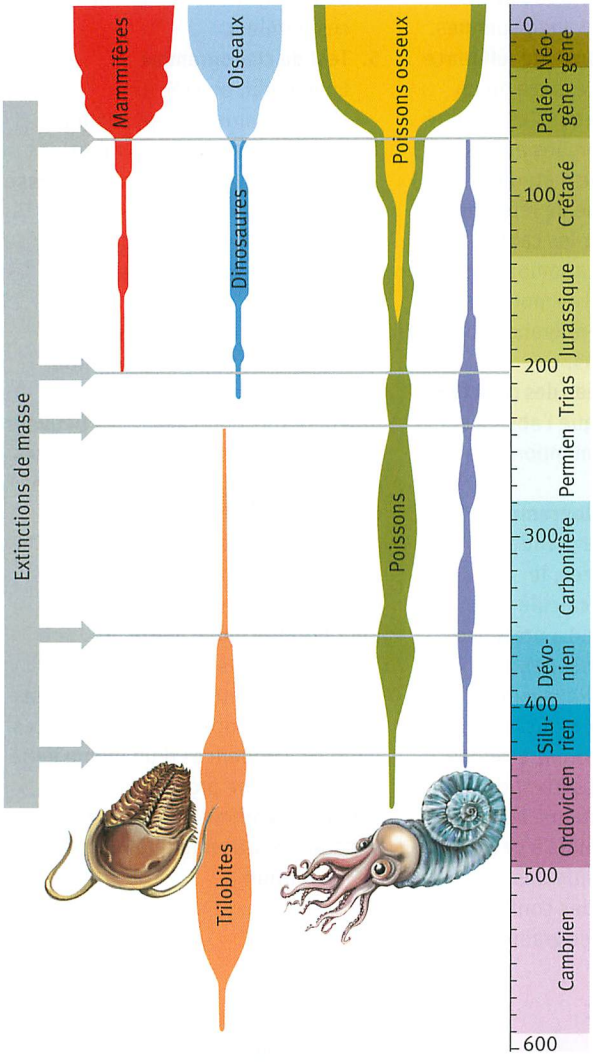
C



413.1 Etapes de la construction d'un cladogramme.
A Détermination des caractères apomorphes et plésiomorphes **B** Tableau des caractères **C** Cladogramme

EXERCICES Histoire phylogénétique des êtres vivants

1 Expansion de groupes animaux après des catastrophes géologiques



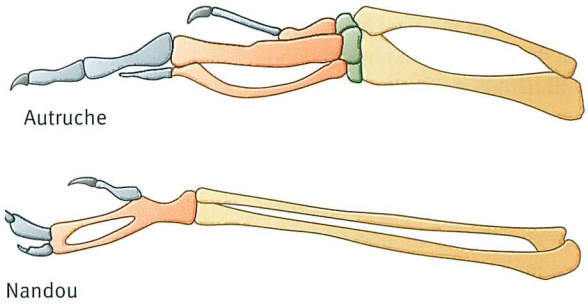
a) Expliquez à l'aide du schéma ci-dessus les épisodes d'expansion de groupes d'animaux au cours de l'histoire de la Terre.

b) Dans ce contexte, expliquez le concept de la radiation adaptative.

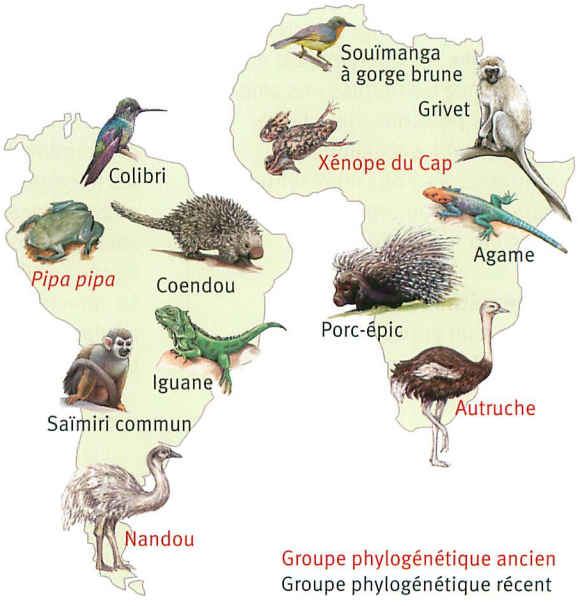
c) L'**extinction de masse** de la fin du permien élimina 90 % des espèces marines et 70 % des espèces terrestres. Des mesures de densité de la croûte terrestre prouvent qu'une immense météorite a percuté la Terre, il y a 250 MA. Le cratère présomptif, en Antarctique, mesure 480 km de diamètre ! Expliquez les conséquences environnementales qu'un tel impact pourrait causer, qui permettraient expliquer l'extinction massive de la fin du permien.

2 Dérive continentale et histoire phylogénétique

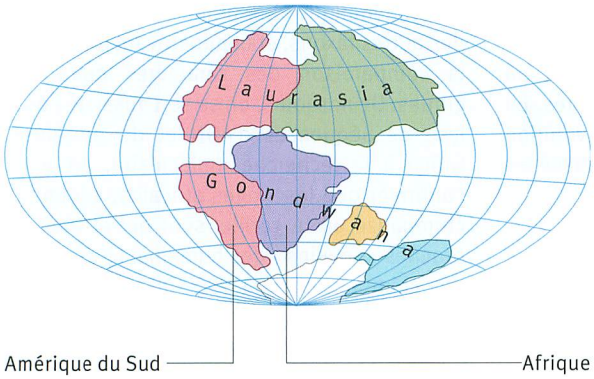
Certains animaux d'Afrique présentent de grandes ressemblances avec des espèces d'Amérique du Sud. On peut citer, par exemple, l'autruche et le nandou ou le porc-épic et le coendou.



a) En vous fondant sur l'anatomie de la patte de l'autruche et du nandou, ci-dessus, expliquez si leurs ressemblances sont dues à une évolution homologue ou convergente.

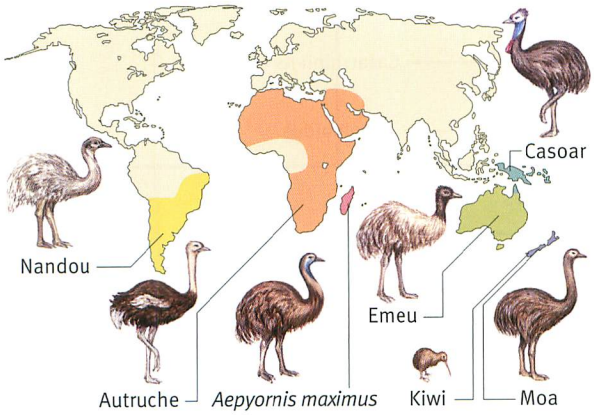


b) L'hybridation ADN-ADN a montré que le coendou était plus proche du cochon d'Inde que du porc-épic. Expliquez la procédure expérimentale et décrivez les résultats qui ont permis de clarifier les relations évolutives entre le coendou, le porc-épic et le cochon d'Inde.



c) En tenant compte de la carte paléogéographique ci-dessus, expliquez le fait que les groupes phylo-génétiques anciens en Afrique et en Amérique du Sud sont étroitement liés, mais que ce n'est pas le cas des groupes récents, bien qu'ils partagent plusieurs similitudes.
d) Expliquez en quoi la théorie de l'évolution peut s'appuyer sur celle de la dérive des continents.

3 Arbre phylogénétique des oiseaux coureurs



En comparant les séquences d'ADN mitochondrial des espèces actuelles d'oiseaux coureurs et des espèces fossiles, on a pu construire un arbre phylogénétique de ce groupe. L'ADN mitochondrial a aussi été utilisé comme horloge moléculaire.

Espèce ou genre	Séparation de la lignée
Emeu	Il y a 35 MA
Casoar	Il y a 35 MA
Kiwi	Il y a 68 MA
Autruche	Il y a 75 MA
Nandou	Il y a 88 MA

a) Expliquez comment on utilise l'horloge moléculaire pour déterminer l'âge d'un événement.
b) Esquissez un cladogramme des oiseaux coureurs à l'aide des données temporelles de la séparation des diverses espèces ou genres.
c) Faites une hypothèse pour l'évolution des oiseaux coureurs tenant compte de la dérive des continents.
d) Expliquez dans ce contexte la spéciation allopatrique.
e) Comment peut-on expliquer la présence des moas et des *Aepyornis maximus*, les oiseaux coureurs les plus grands de tous les temps, sur des îles qui se sont séparées des continents avant l'apparition des mammifères ?

4 Caractéristique des mammifères

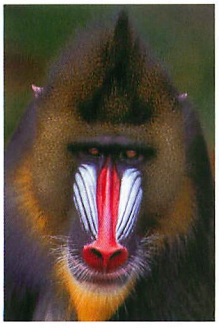
Les mammifères possèdent, en général, des caractères qui leur sont propres.
Appareil tégumentaire : peau cornée avec poils.
Température corporelle : à régulation interne.
Respiration : poumons.
Circuit sanguin : double circulation.
Reproduction : fécondation interne, puis développement de l'embryon dans l'utérus de sa mère. Allaitement.
a) Expliquez lesquels de ces caractères sont apomorphes et lesquels sont plésiomorphes.
b) Expliquez la signification des caractères plésiomorphes et apomorphes en cladistique.

5 Arbre phylogénétique de quelques vertébrés

	Amphioxus (groupe de référence)	Lamproie	Thon	Salamandre	Tortue	Léopard
Colonne vertébrale	0	1	1	1	1	1
Mâchoires	0	0	1	1	1	1
Quatre membres locomoteurs	0	0	0	1	1	1
Œuf amniotique	0	0	0	0	1	1
Poils	0	0	0	0	0	1

Le tableau ci-dessus rassemble quelques caractères de vertébrés actuels.
Etablissez un cladogramme de ces vertébrés à partir des données du tableau.

6 L'évolution de l'Homme



416.1 Le mandrill, un catarrhinien (singe de l'Ancien-Monde) : narines rapprochées ouvertes vers le bas, pas de queue préhensile.

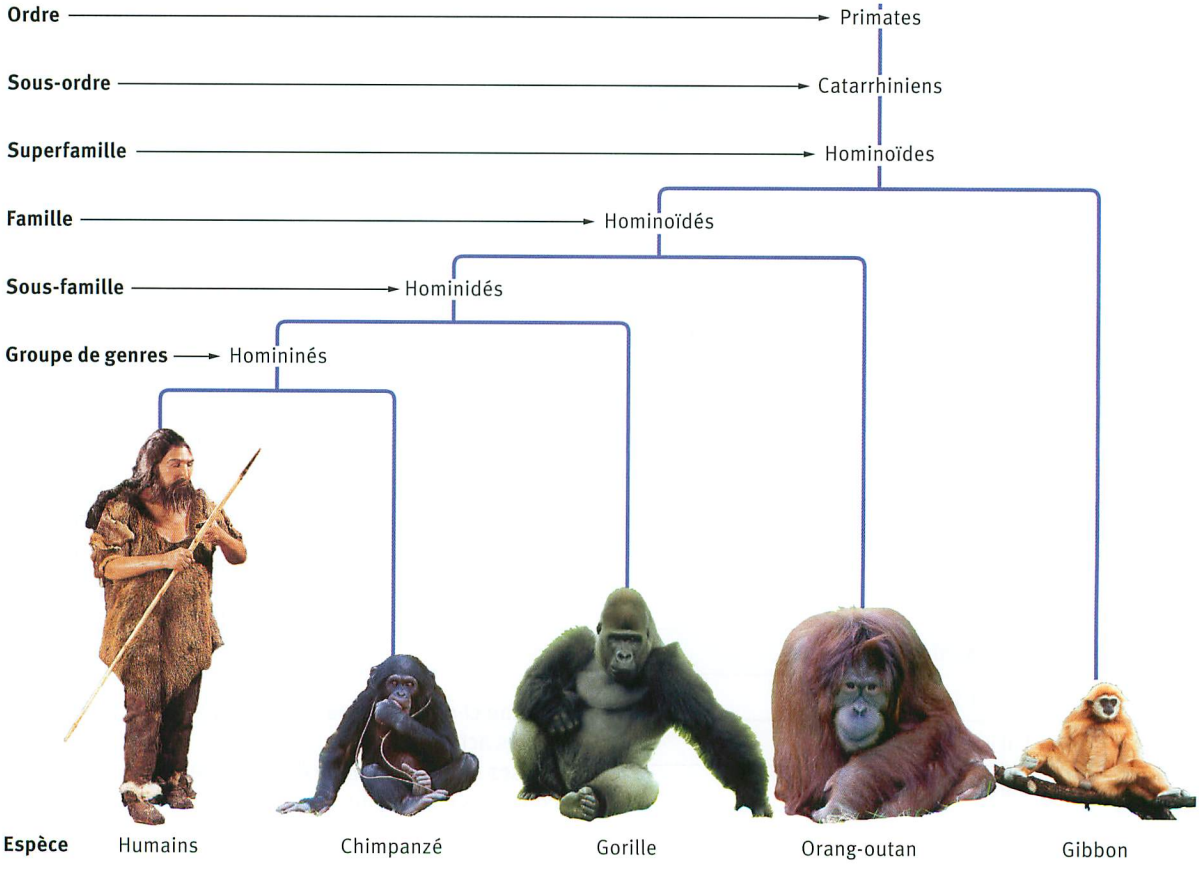
6.1 L'Homme et ses proches cousins

Les humains et les grands singes ont un ancêtre commun et sont donc apparentés. En 1758, cent ans avant la théorie de l'évolution de DARWIN, **Carl von LINNÉ** avait déjà classé les humains dans l'ordre des **primates**.

Le cerveau des primates est plus grand que celui de tous les autres mammifères, relativement à leur taille. La plupart des primates ont des yeux orientés vers l'avant et jouissent d'une vision bien développée. Leurs extrémités ont en général cinq doigts avec un pouce et un gros orteil opposables. Le temps de gestation est relativement long, les petits, peu nombreux, la croissance, lente, et la maturité sexuelle, tardive. La plupart vivent en groupe avec des relations sociales complexes. Tout comme les singes de l'Ancien-Monde, les humains appartiennent au sous-ordre des **catarrhiniens**.

La systématique des primates, comme celle des autres taxons, était auparavant fondée sur la comparaison des caractères morphologiques. De nos jours, on se sert aussi de l'analyse de séquences d'ADN et de protéines. Grâce à la recherche moléculaire, on a pu confirmer que les singes africains, comme le chimpanzé ou le gorille, sont bel et bien de proches « cousins » des humains. Le génotype des chimpanzés est à 99 % identique à celui des Hommes. La systématique moderne classe les humains, les chimpanzés, les gorilles et les orang-outans dans la famille des **hominoïdés**. Celle-ci avec les gibbons forme la superfamille des hominoïdes.

Les paléoanthropologues (gr. *palaios* : ancien ; *anthropos* : Homme) essaient de reconstituer l'histoire phylogénétique des humains, leur **phylogenèse**, grâce à l'étude de fossiles. Mais la découverte de fossiles préhumains est relati-

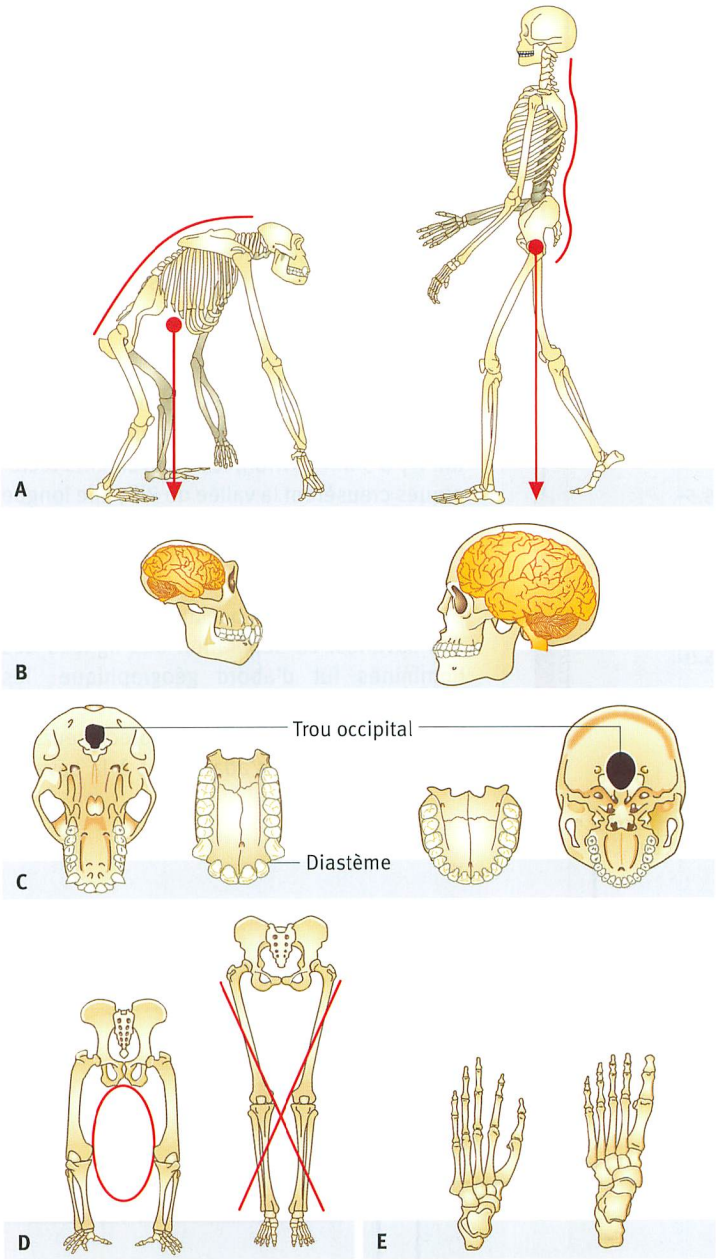


416.2 Arbre phylogénétique des humains et des grands singes

vement rare et il s'agit en général de fragments d'os ou de dents. La classification de ces fossiles dans la lignée des singes ou des Hommes n'est guère aisée. En effet, certaines caractéristiques anatomiques, comme la taille corporelle, varient largement et l'amplitude de ces variations n'est pas connue pour les formes humaines primitives. On prend les chimpanzés et les humains actuels comme espèces de référence pour attribuer ou non une découverte fossile à la lignée humaine.

Un critère important pour la classification d'un fossile dans la lignée humaine est la **locomotion bipède**, qui a entraîné une suite de modifications importantes du squelette. (▶ Structure et fonction) La bipédie est liée à la position du trou occipital, qui relie la boîte crânienne à la colonne vertébrale. Chez un bipède, il a une position centrale, alors que, chez un quadrupède, il se trouve vers l'arrière, dans le prolongement de la colonne vertébrale. La forme du bassin chez l'humain, plus large, plus court et généralement plus robuste que celui des chimpanzés, est une autre caractéristique de la bipédie. De ce fait, l'effet levier des muscles stabilisant la position debout est renforcé. Une autre différence importante entre humains et chimpanzés est la taille et la forme de la boîte crânienne. Dans l'évolution de la lignée du genre *Homo*, le rapport entre les volumes de la boîte crânienne et de la mâchoire n'a fait qu'augmenter, et le museau et les arcades sourcilières ont régressé. Les humains se distinguent aussi des grands singes par leur mâchoire : dentition réduite, canines modestes et pas d'espace entre les canines et les incisives. Vue de dessous, la denture simienne ressemble un peu à un rectangle ouvert, tandis que celle de l'Homme a une forme parabolique.

EXERCICES Anatomie comparée



417.3 Squelette et éléments du squelette des chimpanzés et des humains.
A Squelette **B** Crâne (vue de profil) **C** Position du trou occipital et mâchoire supérieure **D** Bassin et membres postérieurs **E** Squelette du pied

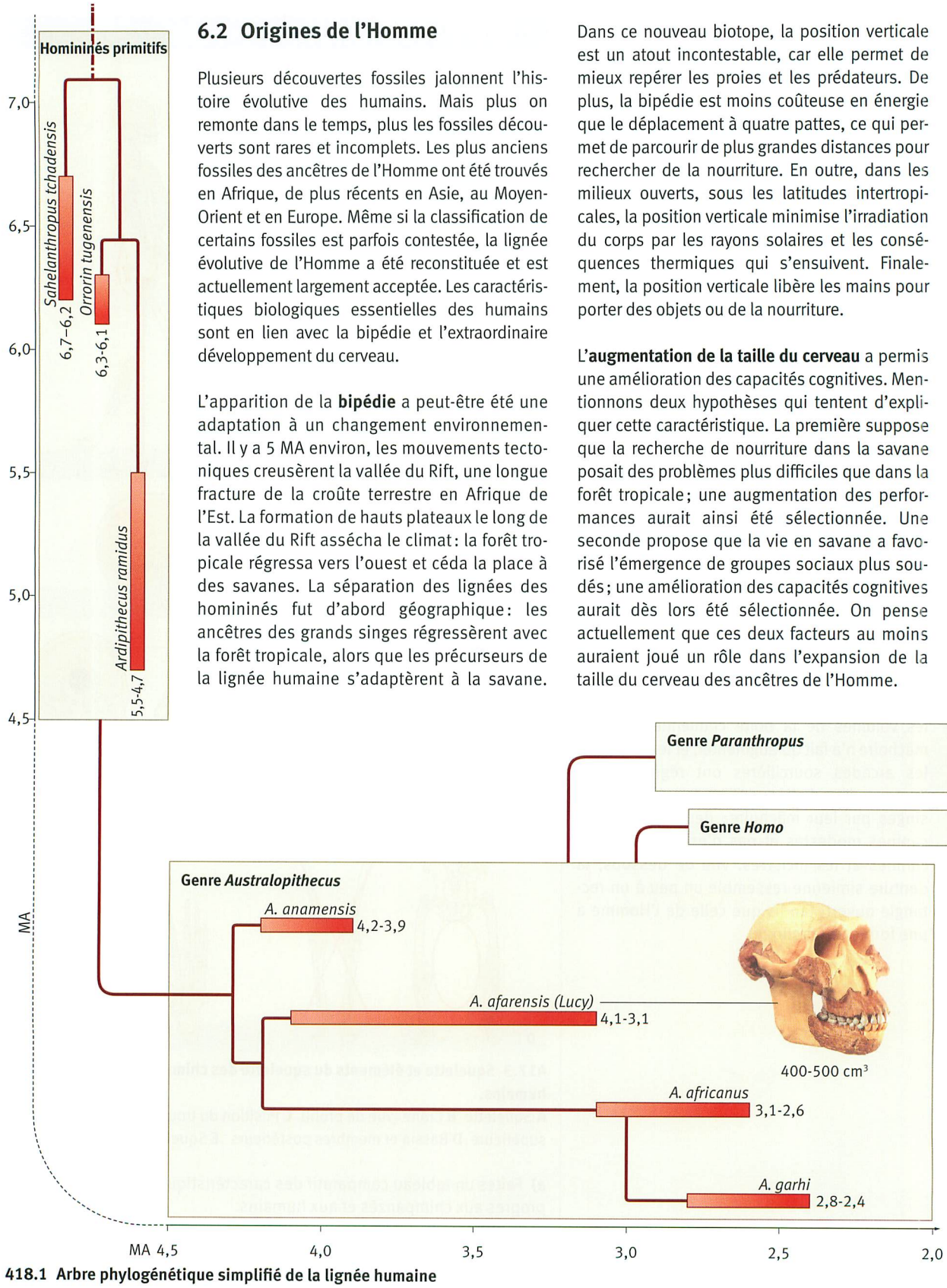
a) Faites un tableau comparatif des caractéristiques squelettiques propres aux chimpanzés et aux humains.
b) Expliquez les différences anatomiques entre le chimpanzé et l'Homme influencé par la bipédie.

6.2 Origines de l'Homme

Plusieurs découvertes fossiles jalonnent l'histoire évolutive des humains. Mais plus on remonte dans le temps, plus les fossiles découverts sont rares et incomplets. Les plus anciens fossiles des ancêtres de l'Homme ont été trouvés en Afrique, de plus récents en Asie, au Moyen-Orient et en Europe. Même si la classification de certains fossiles est parfois contestée, la lignée évolutive de l'Homme a été reconstituée et est actuellement largement acceptée. Les caractéristiques biologiques essentielles des humains sont en lien avec la bipédie et l'extraordinaire développement du cerveau.

L'apparition de la **bipédie** a peut-être été une adaptation à un changement environnemental. Il y a 5 MA environ, les mouvements tectoniques creusèrent la vallée du Rift, une longue fracture de la croûte terrestre en Afrique de l'Est. La formation de hauts plateaux le long de la vallée du Rift assécha le climat : la forêt tropicale régressa vers l'ouest et céda la place à des savanes. La séparation des lignées des homininés fut d'abord géographique : les ancêtres des grands singes régressèrent avec la forêt tropicale, alors que les précurseurs de la lignée humaine s'adaptèrent à la savane. Dans ce nouveau biotope, la position verticale est un atout incontestable, car elle permet de mieux repérer les proies et les prédateurs. De plus, la bipédie est moins coûteuse en énergie que le déplacement à quatre pattes, ce qui permet de parcourir de plus grandes distances pour rechercher de la nourriture. En outre, dans les milieux ouverts, sous les latitudes intertropicales, la position verticale minimise l'irradiation du corps par les rayons solaires et les conséquences thermiques qui s'ensuivent. Finalement, la position verticale libère les mains pour porter des objets ou de la nourriture.

L'**augmentation de la taille du cerveau** a permis une amélioration des capacités cognitives. Mentionnons deux hypothèses qui tentent d'expliquer cette caractéristique. La première suppose que la recherche de nourriture dans la savane posait des problèmes plus difficiles que dans la forêt tropicale ; une augmentation des performances aurait ainsi été sélectionnée. Une seconde propose que la vie en savane a favorisé l'émergence de groupes sociaux plus soudés ; une amélioration des capacités cognitives aurait dès lors été sélectionnée. On pense actuellement que ces deux facteurs au moins auraient joué un rôle dans l'expansion de la taille du cerveau des ancêtres de l'Homme.



418.1 Arbre phylogénétique simplifié de la lignée humaine

Il y a 4 MA environ apparaissent les australopithèques (lat. *australis* : sud ; gr. *pithecos* : singe). On a retrouvé des restes de plus de 300 d'entre eux. Le plus connu est un ***Australopithecus afarensis***, qui a été baptisé Lucy, parce que les paléontologues qui l'ont mis au jour écoutaient cette chanson des Beatles tout en travaillant. La position centrale du trou occipital, la forme du bassin et la position des os des membres postérieurs démontrent que Lucy se tenait debout. Par contre, le volume de sa boîte crânienne équivaut à celui d'un chimpanzé.

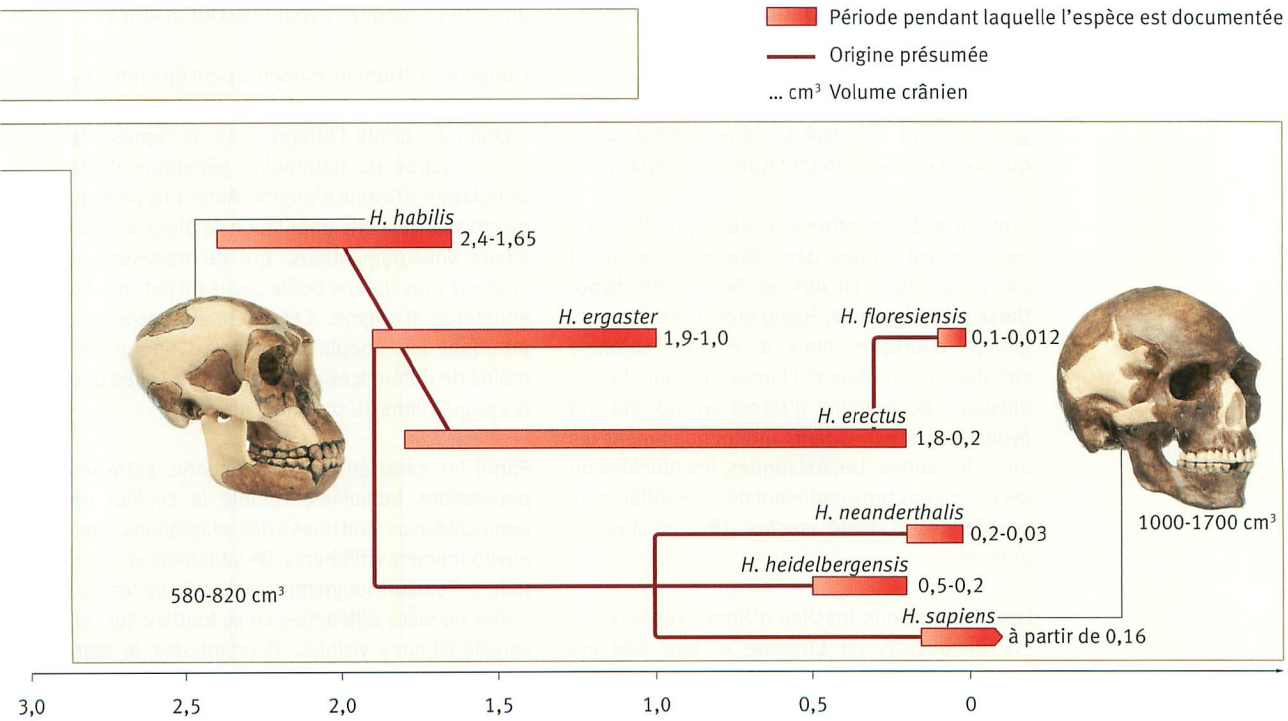
Le genre *Australopithecus*, qui comporte plusieurs espèces, est à l'origine du genre ***Paranthropus*** et du genre ***Homo***. Les paranthropes ne sont présents qu'en Afrique, dès –3 MA ; courts et robustes, mais munis d'un petit cerveau, ils disparaissent vers –1 MA.

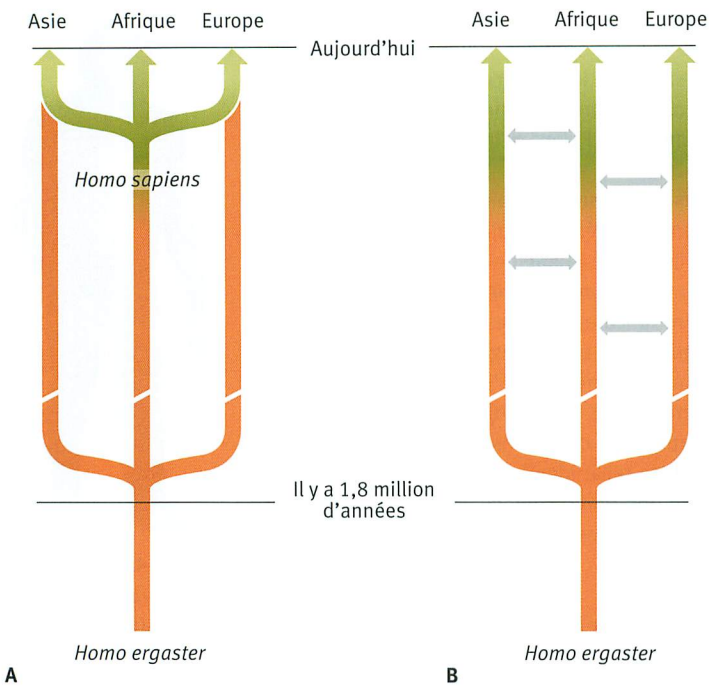
Homo habilis, en revanche, apparu il y a environ 2,4 MA, est doté d'un cerveau de taille supérieure, jusqu'à 800 cm³. C'est le premier à confectionner des outils en pierre. ***Homo ergaster*** voit sa capacité crânienne croître jusqu'à 1000 cm³ ; il perfectionne la taille de la pierre et domestique le feu. Certains des descendants d'*Homo ergaster* sont les premiers représentants du genre *Homo* à avoir migré hors d'Afrique vers l'Asie, il y a environ 1,8 MA. Ce sont les ***Homo erectus***, dont les exemplaires les plus connus sont l'Homme de Java, l'Homme de Pékin et probablement aussi l'Homme de Florès, actuellement tous disparus.

Plus récemment, certains descendants d'*Homo ergaster* restés en Afrique ont migré vers l'Europe où ils ont été à l'origine des ***Homo heidelbergensis***, puis ***Homo neanderthalensis***. Plus tardivement encore, d'autres descendants d'*Homo ergaster* ont été à l'origine d'***Homo sapiens***, qui lui aussi migrera vers l'Europe, où il côtoiera les Hommes de Néandertal. Ceux-ci étaient bien adaptés aux conditions du nord et, leur cerveau était de taille identique, voire plus grande que celui des *Homo sapiens*. Ils ont cependant disparu pour des raisons inconnues il y a environ 28 000 ans.

1. Etablissez un organigramme des étapes essentielles de l'évolution de l'Homme en commençant par la formation du Rift.
2. Expliquez l'avantage de la bipédie pour les australopithèques de la savane.

419.2 *Australopithecus afarensis* (reconstitution)





420.1 Hypothèses sur l'origine d'*Homo sapiens*.
A Hypothèse Out-of-Africa **B** Hypothèse multirégionale

6.3 Origine et diversité des Hommes modernes

D'après l'**hypothèse Out-of-Africa**, l'*Homo sapiens* provient d'*Homo ergaster*. La séparation des lignées s'est produite il y a 200 000 ans en Afrique de l'Est. Depuis là, *Homo sapiens* a progressivement colonisé la Terre entière, alors qu'*Homo ergaster* en tant que tel a disparu.

Une seconde hypothèse postule que l'Homme moderne est apparu dans plusieurs régions et pas uniquement en Afrique. Selon cette **hypothèse multirégionale**, *Homo erectus* est bien originaire d'Afrique, mais a ensuite colonisé simultanément l'Asie et l'Europe. Il y aurait donc plusieurs populations d'*Homo erectus* qui ont évolué en *Homo sapiens* indépendamment les unes des autres. Les Asiatiques, les Africains ou les Européens proviendraient donc de différentes populations d'*Homo erectus*. (▶ Evolution et parenté)

Les plus anciens fossiles d'*Homo sapiens* ont été découverts en Ethiopie et leur âge est estimé à 200 000 ans. La découverte de nombreux autres fossiles a permis de suivre l'expansion d'*Homo sapiens* en Afrique et au-delà. Il est probable que l'expansion d'*Homo sapiens* a été progressive, motivée principalement par le besoin de nouveaux territoires de chasse au fil des générations. En supposant que ceux-ci se déplacent de quelques kilomètres chaque décennie, l'espace vital des populations d'*Homo sapiens* archaïques a pu s'agrandir considérablement en seulement 10 000 ans. Afin de clarifier les questions concernant l'origine des *Homo sapiens*, on a comparé l'ADN mitochondrial (ADNmt) des humains actuels et des *Homo sapiens* fossiles lorsque c'était possible. En effet, l'ADNmt, étant transmis sans recombinaisons par la lignée maternelle, fournit des informations plus précises que l'ADN autosomal sur l'origine, les migrations et les mélanges de différentes populations. De plus, il mute à une vitesse relativement élevée, ce qui permet d'obtenir des informations chronologiques au sujet de certains événements. Par ailleurs, on a aussi comparé des séquences d'ADN autosomal.

On a ainsi comparé des séquences d'ADN de différents peuples africains avec celles des populations des autres continents. Il se trouve que les différences génétiques entre les peuples africains sont plus grandes que les différences entre les populations des autres continents. Ce qui permet de conclure que les populations hors d'Afrique ont longtemps appartenu au même groupe et confirme l'hypothèse Out-of Africa.

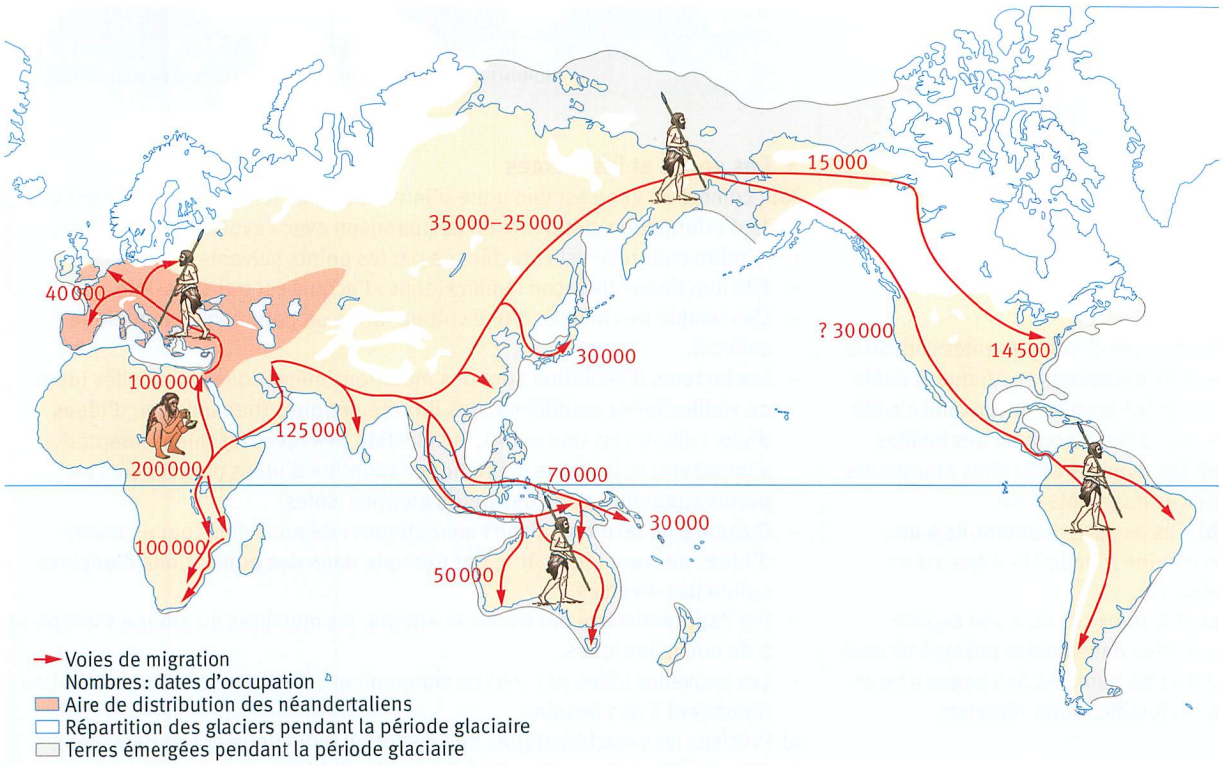
L'origine de l'Homme moderne peut être retracée comme suit: une population d'*Homo sapiens* archaïques quitte l'Afrique. Elle ne représente qu'une partie du patrimoine génétique de la population africaine d'origine. Après une période de croissance, cette population se divise en plusieurs sous-populations, qui ne représentent chacune plus qu'une petite partie du patrimoine génétique d'origine. Cela permet d'expliquer pourquoi les populations hors d'Afrique ont moins de différences génétiques entre elles que les populations du continent africain.

Parmi les caractéristiques différentes entre les populations humaines, comme la couleur de peau, plusieurs sont dues à des adaptations à des environnements différents. (▶ Variabilité et adaptation) Pendant longtemps, on a classé les humains en races différentes en se fondant sur ces caractéristiques visibles. Pourtant, sur le plan génétique, il n'y a que très peu de différence entre les diverses populations humaines, malgré des différences phénotypiques parfois très marquées.

En effet, la biologie moléculaire a montré que les diverses populations humaines n'ont que 0,2 % de différences au niveau du génotype. Les préjugés contre les gens de couleur, et a fortiori de religion ou de culture différentes, ne peuvent en aucun cas être justifiés par des arguments biologiques.

Prenons le cas de la couleur de peau. Elle résulte d'une adaptation au rayonnement solaire, plus ou moins important selon la latitude, en relation avec la synthèse de la vitamine D et les risques de cancers de la peau. (▶ Variabilité et adaptation) La vitamine D a une importance considérable dans le métabolisme du calcium pour la formation des os. Il est possible de couvrir une grande partie du besoin en vitamine D par l'exposition de la peau au soleil. En effet, les précurseurs de la vitamine D, activés par le rayonnement UV, sont transformés en vitamine D par le foie et les reins. Au nord, où le rayonnement solaire est relativement faible, les humains ont la peau claire. C'est un avantage sélectif: leur peau possédant peu de mélanine, les rayons UV peuvent mieux y pénétrer et permettent une synthèse suffisante de la vitamine D. Au sud, au contraire, avoir la peau foncée est un avantage, car l'abondance de mélanine protège le matériel génétique des rayons UV et prévient les mutations, et il y a quand même assez de rayonnement qui parvient aux couches inférieures de la peau pour la fabrication de la vitamine D.

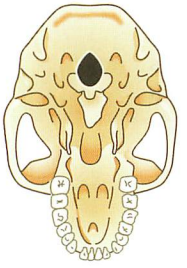
EXERCICE Les voies migratoires d'*Homo sapiens*

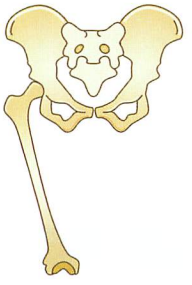


Analysez la carte des migrations d'*Homo sapiens* ci-dessus en tenant compte de l'hypothèse Out-of-Africa et en vous aidant d'un atlas de géographie.

EXERCICES Relations phylogénétiques entre les humains

1 Découverte d'os fossilisés





Les fossiles d'os représentés ci-dessus ont été découverts en Afrique et datés de 3,5 MA environ. Aucun outil n'a été trouvé à l'emplacement des fouilles.

a) Décrivez les caractères marquants de ces fragments d'os.

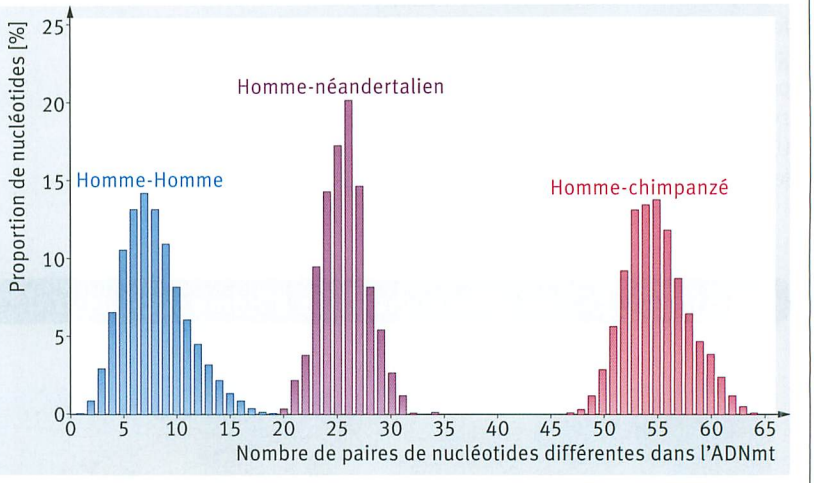
b) Ces os appartiennent-ils à un homininé bipède ? Justifiez votre réponse.

c) Attribuez ces os à une espèce nommée dans l'arbre phylogénétique des êtres humains des pages 418 et 419. Justifiez votre réponse.

2 Relation entre les néandertaliens et l'Homme moderne

En 1997, des chercheurs ont extrait de l'ADNmt d'os d'Homme de Néandertal vieux de 40 000 ans et en ont déterminé la séquence. Celle-ci est composée de 379 paires de nucléotides. On l'a utilisée pour les recherches de parenté entre les humains actuels et les néandertaliens. Un millier d'individus originaires de toutes les régions du monde ont été sélectionnés et leur ADNmt comparé : les séquences diffèrent en moyenne les unes des autres par 8 paires de nucléotides sur les 379. Ces séquences ont été comparées avec celles des néandertaliens et avec celles de chimpanzés actuels.

Analysez les résultats et indiquez le degré de parenté entre l'Homme de Néandertal et l'*Homo sapiens*.



3 Les gènes et les mèmes

Tout comme un gène est une unité d'information génétique, un mème est une unité d'information culturelle. En comparaison avec l'évolution biologique, l'évolution culturelle est caractérisée par les points suivants.

- Elle fonctionne de façon lamarckienne : l'acquis est transmissible.
- L'ensemble des mèmes d'une culture forme un patrimoine mémétique collectif.
- Les facteurs d'évolution sont des mutations mémétiques (nouvelles idées ou vieilles idées modifiées), des flux mémétiques (transmission d'idées d'une culture vers une autre), la sélection (les idées les mieux adaptées s'imposent) et la dérive mémétique (adoption d'idées particulières ou pertes culturelles dans des petits groupes isolés).
- Présence de recombinaisons mémétiques : de nouvelles combinaisons d'idées peuvent apparaître, par exemple dans des populations d'origines culturelles diverses.
- Par l'apprentissage par essais et erreurs, les membres du groupe s'adaptent à de nouvelles idées.
- Les nouvelles idées peuvent se maintenir et se transmettre, surtout si elles répondent à des besoins.

a) Précisez les caractéristiques de l'évolution biologique et comparez-les à celles de l'évolution culturelle à l'aide d'un tableau.

b) Expliquez le concept « parenté » au sens biologique et culturel.

6.4 Evolution intellectuelle et culturelle des Hommes

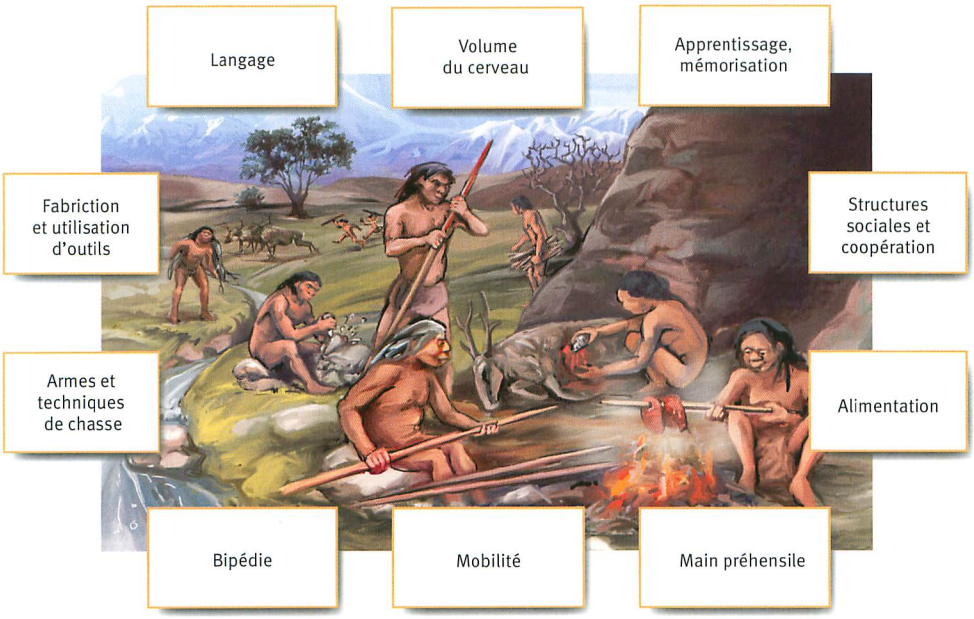
L'évolution biologique des Hommes a fourni les bases à leur évolution intellectuelle et culturelle. On peut penser que l'évolution culturelle a commencé avec la capacité de transmettre les expériences individuelles à la génération suivante, par démonstration et imitation, comme on peut l'observer actuellement chez les grands singes. (▶ Information et communication) La transmission d'informations non génétiques par le comportement, notamment par les processus d'enseignement et d'apprentissage, constitue un trait caractéristique d'une **culture**. La transmission d'informations non génétiques à la génération suivante est le propre d'une **tradition culturelle** (lat. *traditio*: action de transmettre). Mais ce n'est pas une caractéristique propre à l'Homme: les macaques du Japon ont appris de leurs parents à laver des pommes de terre, et ils enseignent ce comportement à leur descendance.

La capacité d'échanger et de transmettre des informations par la parole a été l'étape majeure de l'évolution intellectuelle et culturelle des humains. Pour cela, il a fallu plusieurs changements anatomiques, qui ont eu lieu au cours des millions d'années précédentes. Au niveau du cerveau, d'abord: on estime en effet qu'un cerveau d'une taille minimale de 750 cm^3 est nécessaire au développement de la capacité langagière. Ensuite, au niveau de la cavité buccale et de la gorge, le larynx s'est déplacé vers le bas, créant ainsi un pharynx élargi, qui sert de caisse de résonance pour les sons produits par les cordes vocales. (▶ Structure et fonction)

Les estimations de la date de l'apparition du langage varient entre −2,5 MA et −50 000 ans. Plusieurs hypothèses ont été faites pour expliquer l'origine du langage: la communication par des gestes et des signaux, lors de la chasse par exemple, aurait évolué vers des signaux vocaux plus efficaces; ou une évolution de la communication entre mère et enfant, faisant une place de plus en plus grande à des signaux vocaux, aurait été sélectionnée. Une autre hypothèse propose que le langage a évolué à partir de signaux vocaux utilisés pour enseigner à façonner des outils: plus les outils devenaient sophistiqués, plus les signaux vocaux se sont développés et, en contrepartie, plus on pouvait enseigner des techniques sophistiquées. Il y aurait donc eu un développement parallèle et mutuellement stimulant de l'outil et du langage.

423.1 Macaque japonais en train de laver des pommes de terre

EXERCICES Facteurs d'hominisation



a) Expliquez en quoi ces facteurs ont influencé le processus de l'évolution humaine.
b) Décrivez les synergies possibles entre ces facteurs.
Exemple: l'amélioration des techniques de chasse permet une meilleure alimentation des membres du groupe. Une bonne santé alimen-taire permet en retour d'améliorer les techniques de chasse.

Il y a 2,5 MA environ, *Homo habilis* a commencé à utiliser des outils en pierre, les **galets aménagés** (angl. *chopper*). Ces premiers outils en dur, encore très rudimentaires permettaient, par exemple de découper la viande des cadavres d'animaux et de casser les os afin d'atteindre la moelle. Leur découverte sur un site fossilifère des gorges d'Oldoway, en Tanzanie, a donné le nom à cette première industrie lithique humaine, l'oldowayen, qu'on appelle aussi **pebble culture** (angl. *pebble*: galet).

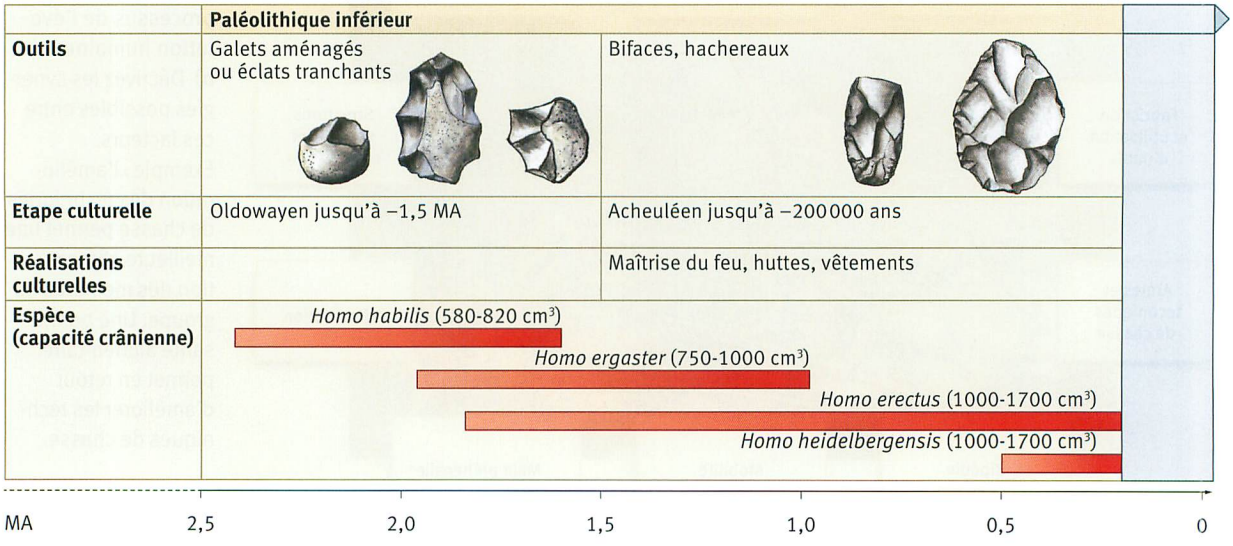
Les étapes culturelles suivantes du paléolithique ont été nommées d'après des sites paléontologiques français. Les plus anciens outils de la culture acheuléenne (d'après le site français de Saint-Acheul) ont cependant été trouvés sur des sites d'Afrique de l'Est (Oldoway et Turkana). La taille des hachereaux et des bifaces, véritables outils à tout faire, s'est généralisée il y a environ 1,5 MA, et caractérise *Homo ergaster* et *Homo erectus*. Des ossements carbonisés sur les lieux de vie d'*Homo ergaster* montrent qu'il maîtrisait le feu et cuisait sa nourriture, ce qui a permis une alimentation plus riche en protéines et une meilleure hygiène (déparasitage de la viande). D'après son style de vie, on peut penser qu'*Homo ergaster* devait déjà être capable de communiquer par un langage simple, un élément essentiel de la socialisation. La vie en groupe, qui implique soins et protection pour soi et pour sa progéniture, a augmenté les chances de survie de chacun. En conséquence, les caractéristiques qui visent à mieux souder le groupe, comme la solidarité, la coopération, la division du travail et le perfectionnement des capacités de transmission des informations (enseignement et apprentissage) ont été fortement sélectionnées dès *Homo ergaster* et *Homo erectus* dans l'évolution humaine.

La culture moustérienne (d'après le site de Moustier en Dordogne) est typique d'*Homo heidelbergensis* et *Homo neanderthalensis* en Europe, mais est aussi associée à des *Homo sapiens* au Moyen-Orient. Les outils de pierre et les armes de chasse inventés par *Homo ergaster* ont été affinés : on voit apparaître des racloirs, des pointes de javelot et de flèches. Quelques cas de sépultures chez *Homo neanderthalensis* indiquent qu'il était déjà capable d'élaborer des représentations religieuses.

A partir de –40 000 ans, le développement culturel d'*Homo sapiens* s'est accéléré. Les sites archéologiques livrent les premiers bijoux et les premières sculptures, et les sépultures sont désormais la règle. L'art pariétal débuta en Europe, il y a 32 000 ans. La grotte Chauvet en France en constitue un des témoignages les plus émouvants : sur 500 m de longueur, on a dénombré plus de 400 peintures rupestres représentant des chevaux sauvages, des mammouths, des rhinocéros et des lions.

Le néolithique, caractérisé par les débuts de l'agriculture et de l'élevage, commença vers 9000 av. J.-C. au Moyen-Orient. Cette profonde mutation culturelle permit une amélioration de la sécurité alimentaire, qui eut comme conséquence la sédentarisation et la première explosion démographique. Les principales inventions

424.2 Evolution culturelle



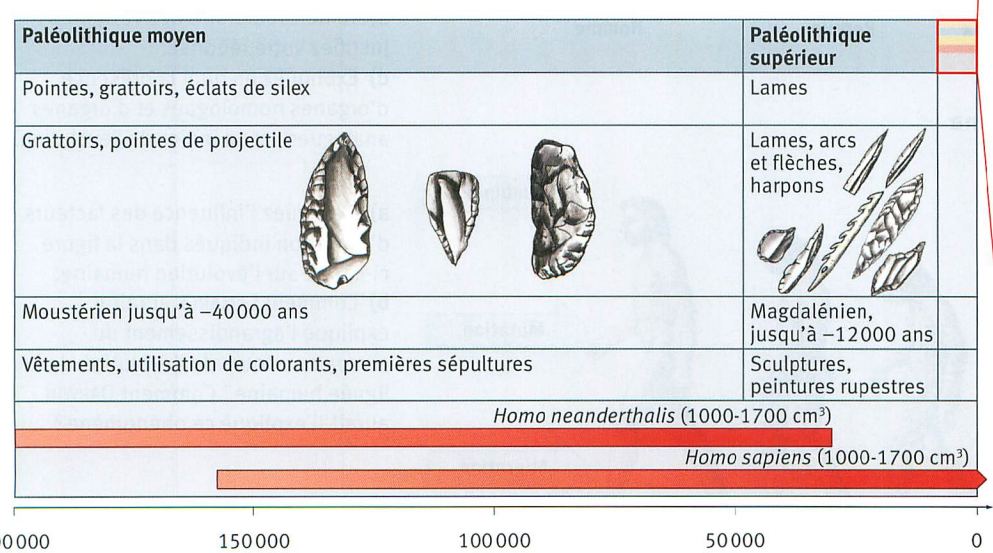
techniques de cette période sont les outils et les armes en pierre polie (haches, faucilles), la poterie et l'araire (ancêtre de la charrue). En Europe, ce n'est que vers 5500 av. J.-C. que le climat se réchauffe suffisamment pour permettre le début de la sédentarisation.
Le passage à l'âge des métaux marque la fin du néolithique. L'extraction et la transformation des métaux pour en faire des armes et des outils plus efficaces, mais aussi des objets d'art, marquent un tournant majeur dans le développement culturel de l'Homme. L'Age du cuivre débute au Moyen-Orient vers 4000 av. J.-C., suivi de l'âge du bronze, de –2500 à –1000, puis de l'âge du fer à partir de –1000.

Aucune culture humaine moderne n'est concevable sans l'écriture. L'avènement de l'écriture – pouvoir conserver la parole et la transmettre à distance – est aussi une étape clé du développement de l'humanité (▶ Information et communication), et marque la fin de la préhistoire. Les premiers pictogrammes sont réalisés en Mésopotamie (actuel Irak) et en Egypte vers 3300 av. J.-C., et la première écriture alphabétique apparaît en Syrie vers 1400 av. J.-C. Il semble bien que l'invention de l'écriture répondait d'abord au besoin d'inventorier des biens. Rapidement, cependant, l'écriture et la lecture deviennent des moyens efficaces d'élargir ses connaissances, d'apprendre de manière autonome et de communiquer des idées au-delà des contacts personnels.

L'invention de l'imprimerie vers le milieu du XVe siècle par Johannes Gutenberg démocratise l'accès à l'information et à la connaissance. C'était une condition nécessaire aux prodigieux développements scientifiques et technologiques des 300 dernières années. L'invention de la machine à vapeur (XVIIIe siècle) met à disposition des humains une quantité d'énergie inégalée jusque-là ; c'est le point de départ de l'industrialisation. La domestication de l'électricité et l'invention du télégraphe (XIXe siècle) permettent de transmettre de l'énergie utile et de l'information sur de longues distances. Citons encore l'invention du moteur à explosion (XIXe siècle) et l'industrie atomique (XXe siècle). A la fin du XXe siècle, le développement de la technologie informatique et de l'internet a consacré la transition entre l'ère industrielle et l'ère de l'information.

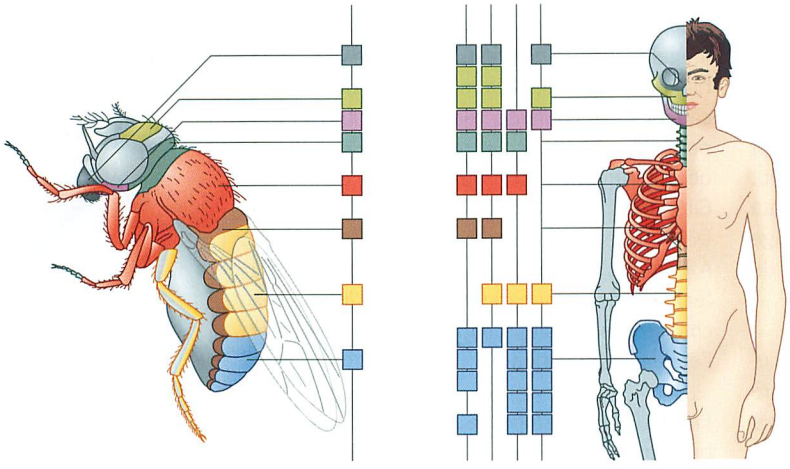
En 2010, une équipe de scientifiques a fabriqué un génome synthétique et l'a introduit dans une cellule bactérienne, dont l'ADN avait préalablement été retiré. Ils ont donc produit la première bactérie synthétique capable de se multiplier de façon autonome. Peut-être que la capacité de créer de nouvelles formes de vie sera un tournant dans l'évolution.

1. Représentez les étapes importantes de l'évolution culturelle sous forme d'un organigramme.
2. Comparez l'évolution biologique et l'évolution culturelle à l'aide d'un tableau.



EXERCICES Evolution humaine

1 Gènes homéotiques



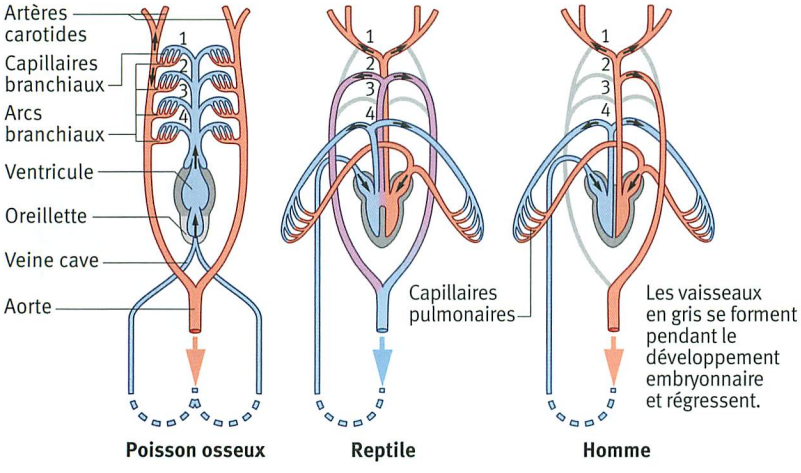
Les gènes homéotiques sont des gènes de contrôle du développement qui déterminent la formation et la position des différentes parties du corps.

a) Comparez les gènes homéotiques de la drosophile à ceux des humains à l'aide de la figure ci-contre.

b) Expliquez en quoi les gènes homéotiques sont un indice de l'évolution.

c) Expliquez en quoi la règle biogénétique de Haeckel est en concordance avec les gènes homéotiques.

2 Comparaison des systèmes circulatoires des vertébrés



La figure ci-contre représente le système circulatoire d'un poisson, d'un reptile et d'un Homme. Le sang pauvre en oxygène est représenté en bleu, le sang riche en oxygène en rouge et le sang mélangé en violet.

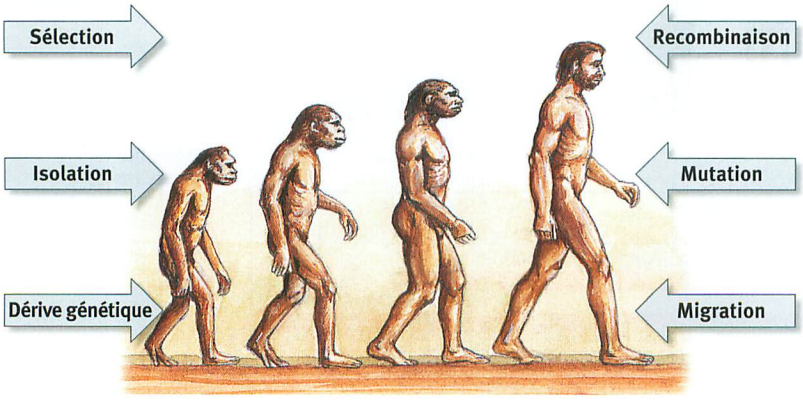
a) Comparez le système circulatoire des poissons, des reptiles et des Hommes dans un tableau.

b) Expliquez les concepts d'homologie, de convergence et de divergence.

c) Parmi ces concepts, quels sont ceux qui s'appliquent à l'évolution du système circulatoire des vertébrés ? Justifiez votre réponse.

d) Expliquez en quoi la présence d'organes homologues et d'organes analogues est un indice de l'évolution.

3 Evolution de l'Homme

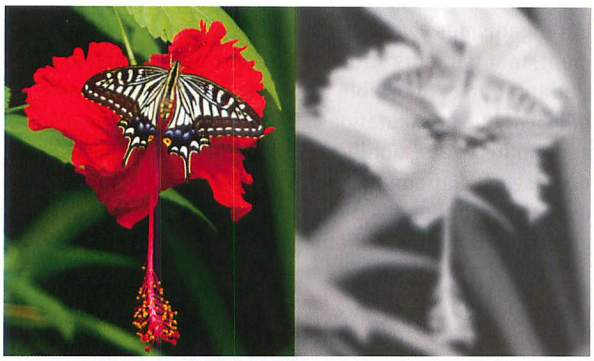


a) Expliquez l'influence des facteurs d'évolution indiqués dans la figure ci-contre sur l'évolution humaine.

b) Comment LAMARCK aurait-il expliqué l'agrandissement du cerveau au cours de l'évolution de la lignée humaine ? Comment DARWIN aurait-il expliqué ce phénomène ?

EXERCICES Mise en relation Daltonisme total

1 Symptômes de la maladie



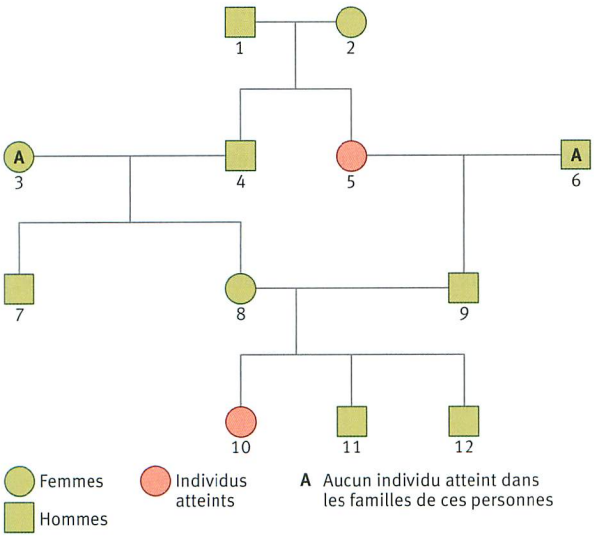
Les personnes souffrant du daltonisme total ou achromatopsie n'ont pas de cônes fonctionnels à cause d'un défaut génétique. Ils ne distinguent donc aucune couleur, mais uniquement des nuances de gris. Ces individus souffrent également d'une hypersensibilité à la lumière et d'une acuité visuelle diminuée.

a) Décrivez la structure des diverses cellules visuelles et leur distribution dans la rétine.

b) Expliquez les différents symptômes de l'achromatopsie.

2 Hérédité

L'arbre généalogique suivant illustre la transmission héréditaire de l'achromatopsie.

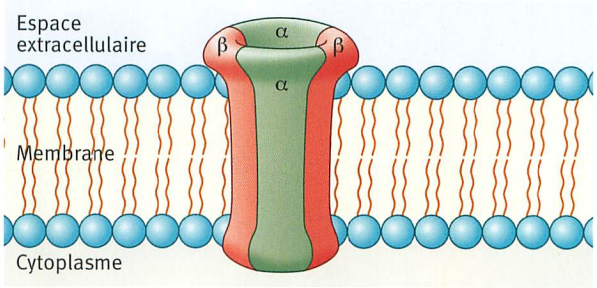


a) Déterminez le mode de transmission héréditaire de cette maladie.

b) Attribuez un génotype à chaque individu de l'arbre généalogique, lorsque c'est possible.

3 Cause moléculaire de la maladie

En l'an 2000, on a découvert un gène lié à l'achromatopsie sur le chromosome 8. La version fonctionnelle de ce gène code pour la sous-unité β de la protéine GMPc. Celle-ci est constituée de quatre sous-unités formant un canal sodium dans la membrane des cônes.



Position du triplet		434	435	436	
Allèle normal (extrait)	5'...	TTC	TCC	AGT	...3'
Allèle de l'achromatopsie (extrait)	5'...	TTC	TTC	AGT	...3'

a) Analysez la cause génétique de l'achromatopsie au moyen de l'extrait de la séquence d'ADN et expliquez les conséquences possibles sur les canaux ioniques à sodium.

b) Expliquez la fonction des canaux ioniques à sodium dans la phototransduction.

c) Depuis cette découverte, un autre gène défectueux, aussi responsable de la défaillance de canaux ioniques à sodium, a été découvert sur le chromosome 2. Faites une hypothèse sur les conséquences possibles de ce défaut génétique sur les canaux sodium des cônes.

4 Evolution

L'atoll de Pingelap est situé en Micronésie, dans l'océan Pacifique, à l'est des Philippines ; il a été colonisé par les humains vers 1000 av. J.-C. En 1775, l'île est ravagée par un typhon : il n'y a que 20 survivants. Ces derniers sont les ancêtres des 750 habitants actuels de l'île, qui présentent donc une consanguinité importante. Alors que l'achromatopsie est relativement rare en Europe et aux USA (fréquence 1 : 33 000), elle atteint environ 10 % de la population de Pingelap.

a) Déterminez la fréquence de l'allèle de l'achromatopsie dans l'atoll de Pingelap et en Europe.

b) Expliquez la fréquence très élevée d'achromatopsie dans l'atoll de Pingelap par les mécanismes de l'évolution.

CONCEPTS DE BASE ET COMPÉTENCES Evolution

Concept de base : évolution et parenté

L'unité et la diversité des organismes vivants sont le résultat de processus évolutifs dans leur histoire phylogénétique. Par exemple, les similitudes anatomiques et morphologiques des différents crânes d'hominidés fossiles sont la preuve d'un ancêtre commun.

Les concordances dans les informations génétiques déterminant le développement embryonnaire, les homologies dans le comportement ou les structures cellulaires sont autant d'exemples témoignant d'un ancêtre commun et de la parenté de tous les organismes vivants. Au cours du temps, différents phénomènes évolutifs ont permis l'épanouissement de toute la diversité biologique actuelle. Les changements évolutifs n'agissent pas uniquement sur les individus, mais également au niveau des biomolécules, des organites, des cellules, des organes, des populations et des écosystèmes.

Par conséquent, il y a une lignée ininterrompue qui mène de l'origine de la vie jusqu'à chacun des organismes vivants actuels.

Concept de base : variabilité et adaptation

Les organismes vivants sont adaptés à leur environnement, tant par leurs structures que par leurs fonctions. L'adaptation est possible grâce à la variabilité. La variabilité est due aux mutations géniques, aux recombinaisons génétiques et aux modifications phénotypiques. Ce concept de base est clairement illustré par l'exemple de deux espèces européennes d'escargots, qui présentent une grande variabilité des motifs colorés de leur coquille.

Cette variabilité génétique entre individus d'une espèce se retrouve à tous les niveaux du système, depuis le niveau moléculaire jusqu'au niveau des populations, en passant par le niveau cellulaire.

En conséquence de cette variabilité, certains individus auront des caractéristiques particulières, qui leur procurent, dans un environnement donné, un plus grand fitness reproducteur, c'est-à-dire de meilleures aptitudes à la survie et à la reproduction. Ils participeront donc davantage au patrimoine génétique de la population à la génération suivante. A la suite de cette sélection, les individus seront mieux adaptés à leur environnement. Par exemple, les escargots à coquille foncée se réchauffent plus rapidement au soleil que ceux ayant une coquille claire. Par conséquent, les animaux foncés sont plus fréquents dans les régions froides.