

LES MÉCANISMES DE L'ÉVOLUTION

Ce que dit le programme

SV-K Évolution et phylogénie (BCPST 1 et BCPST 2)

La diversité du vivant est le résultat d'une histoire évolutive et est en devenir permanent. Il s'agit ici de comprendre les mécanismes de l'évolution, à la lumière de la théorie synthétique de l'évolution, qui explique l'origine de la diversité génétique au sein des populations et des espèces, mais aussi de la diversité de celles-ci.

La phylogénie permet de reconstruire l'histoire évolutive des taxons. En BCPST 1, l'objectif est de comprendre les principes d'établissement des phylogénies. En outre, il existe d'autres regroupements d'organismes qui ne sont pas en rapport avec la phylogénie. C'est l'occasion de montrer que les classifications n'ont pas toutes la même signification, et que chacune dépend des objectifs du classificateur. En BCPST 2, il s'agit de se centrer sur l'exploitation d'arbres phylogénétiques afin de discuter des scénarios évolutifs.

Cette partie permet aussi aux étudiants de prendre du recul sur l'évolution biologique, qui constitue un fil rouge des programmes scolaires, et qui vise à dépasser des obstacles épistémologiques. Il s'agit notamment de dépasser une pensée finaliste en mobilisant un raisonnement sélectif darwinien et en laissant sa place au hasard. On évite aussi toute forme de fixisme (il n'y a ni fossile vivant, ni organisme primitif, ni pérennité de l'espèce).

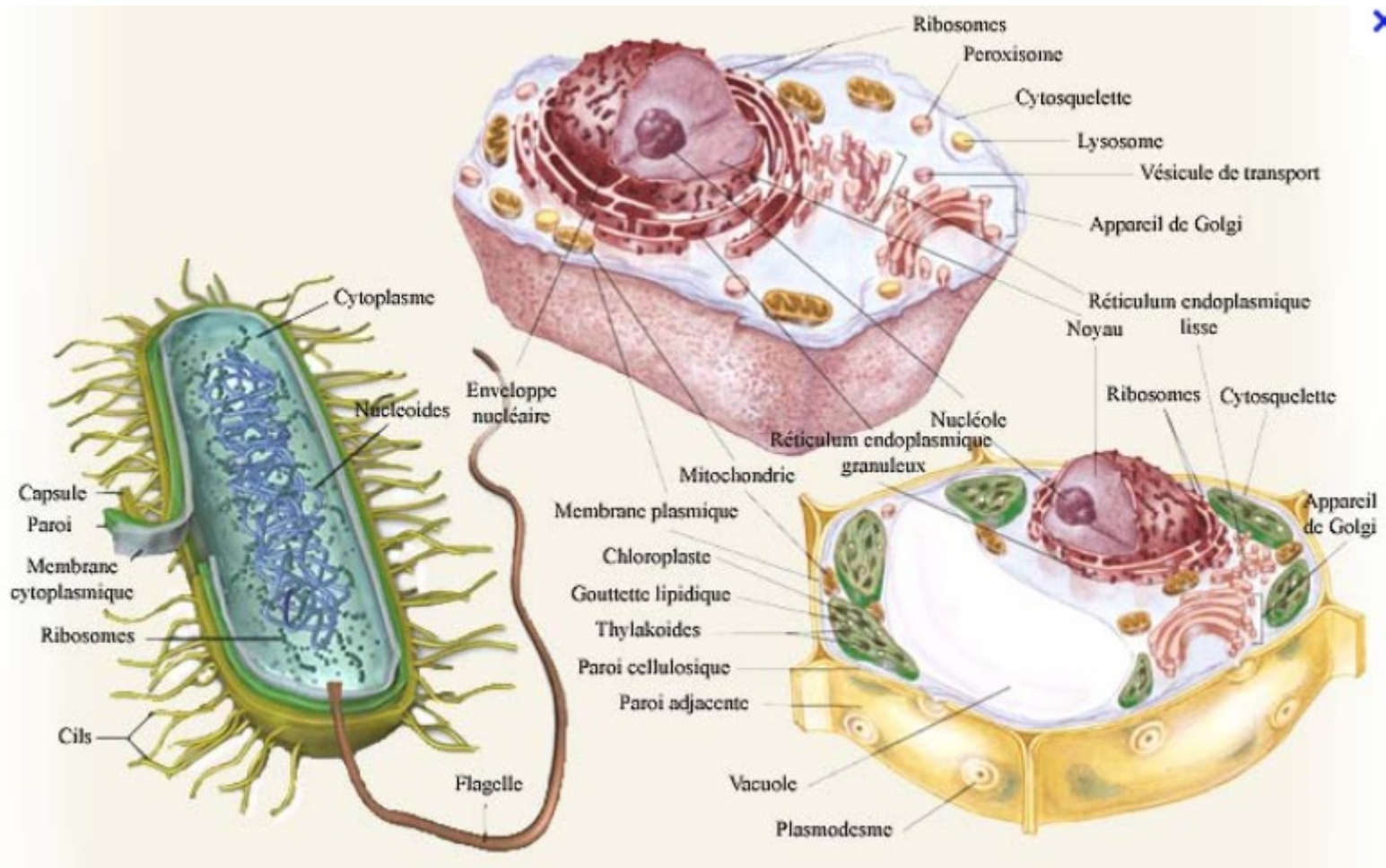
Mise en contexte et émergence de la problématique

A.V

De l'observation du monde qui nous entoure, on constate une **grande diversité des êtres vivants tant au niveau des procaryotes qu'au niveau des eucaryotes**, à l'heure actuelle, on dénombre autour de 1.7 millions d'espèces mais l'inventaire est incomplet et les évaluations donnent des estimations de plusieurs millions voire dizaines de millions d'espèces.

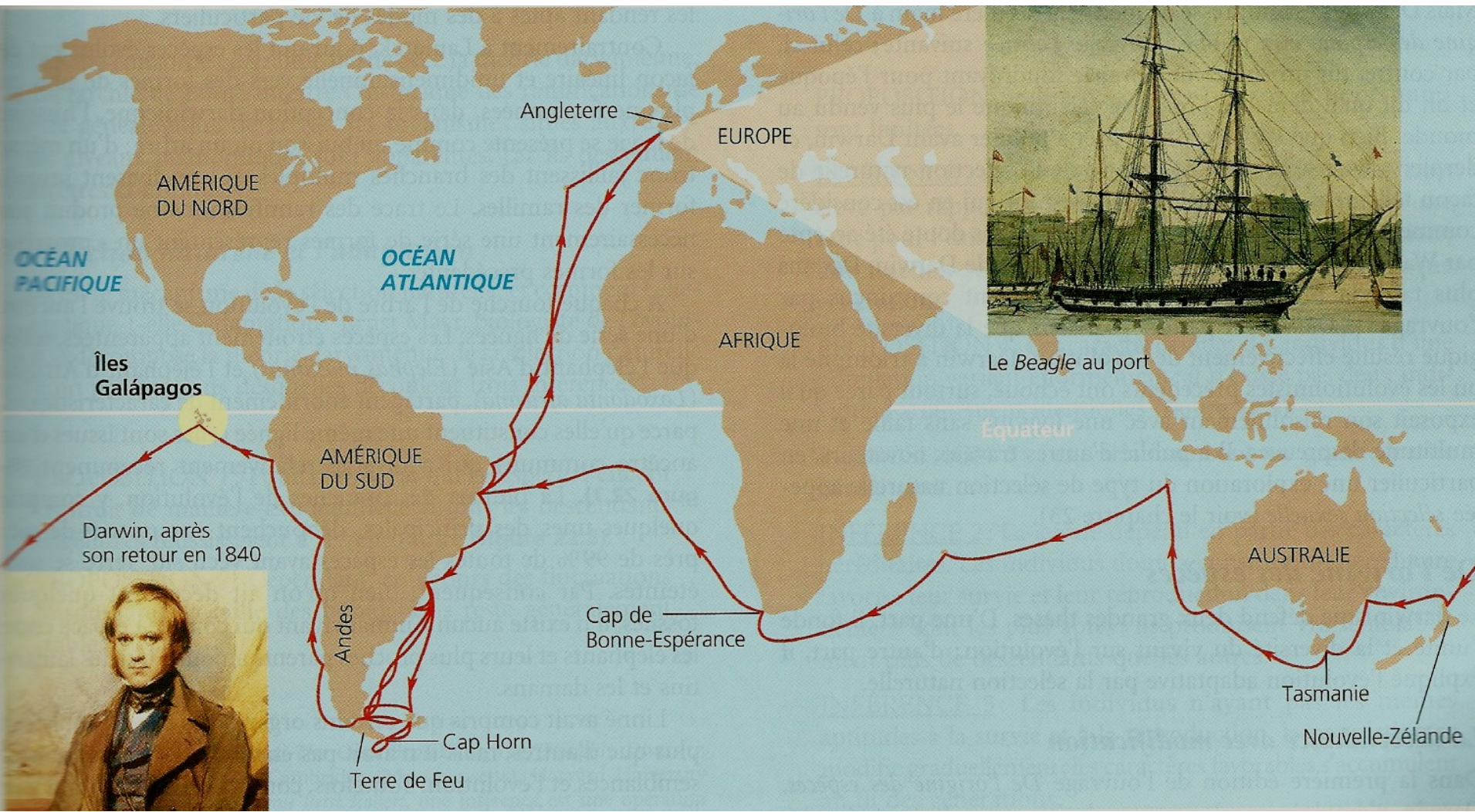


Néanmoins, tous les êtres vivants partagent un **certain nombre de caractéristiques communes** : au niveau cellulaire et au niveau moléculaire

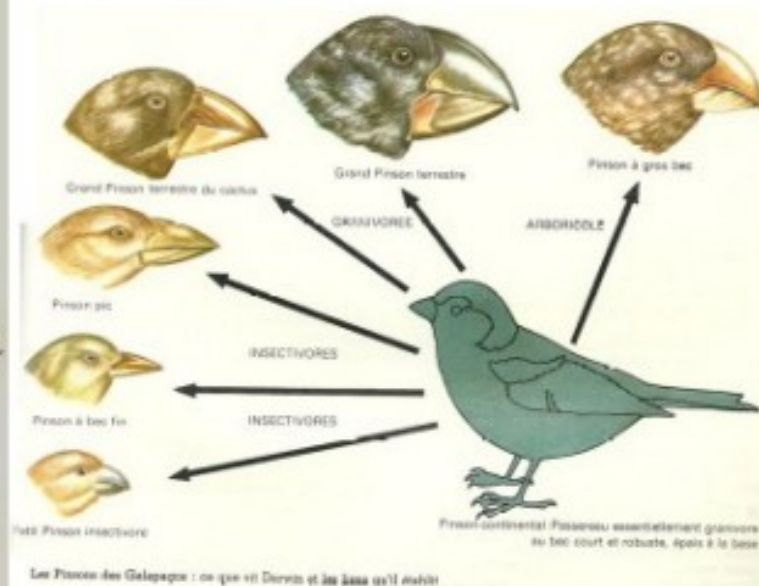


Document 1 : les pinsons de Darwin, un exemple remarquable de radiation adaptative

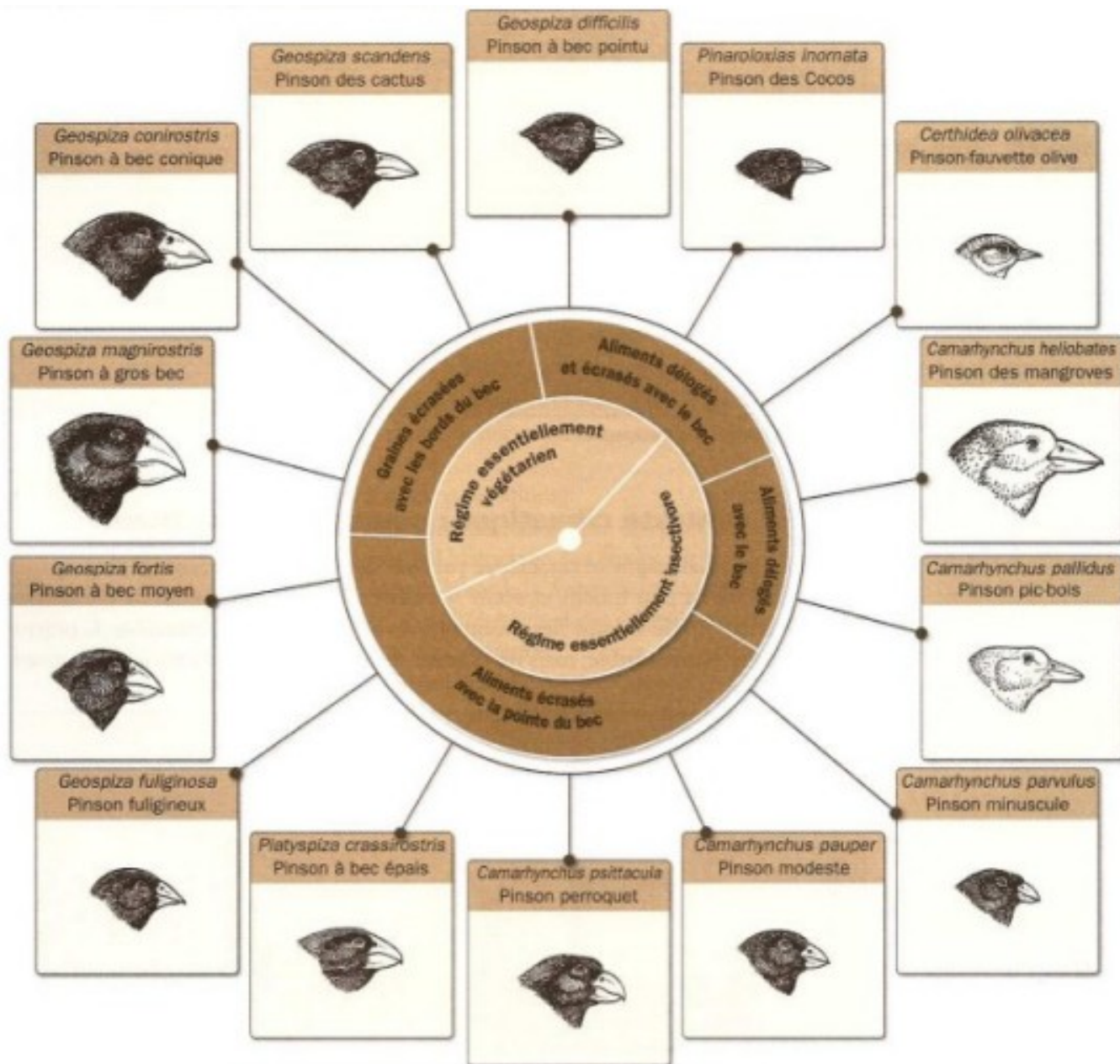
Dans *L'origine des espèces*, Darwin écrivait :
« Nos classifications deviendront, dans la mesure où cela sera possible, des généalogies ».



Les Géospizes des Galápagos sont des espèces très proches d'Oiseaux présentes sur les îles Galapagos et qui avaient déjà frappé Darwin en son temps ; ce sont les fameux « pinsons de DARWIN ». Ils présentent un bec étonnamment adapté à leur régime alimentaire, les ressources nutritives variant en fonction des conditions environnementales, plus ou moins humide dans îles des Galapagos. DARWIN avait alors conclu à leur diversification à partir d'une espèce ancestrale venue du continent.



En effet, suite à ses nombreuses observations, notamment celles des pinsons des Galápagos, il pose l'hypothèse qu'une **ressemblance entre des espèces différentes est un caractère hérité d'un ancêtre commun**, elle est donc la conséquence d'une **parenté génétique**.



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

Document 2 : le diagramme de Darwin

<https://leblob.fr/sante/le-diagramme-de-darwin>

La théorie darwinienne prend en compte les variations des organismes au cours des générations successives. Les mutations du génome aboutissent à une diversification des populations et celles conférant un avantage sont sélectionnées c'est-à-dire conservées et transmises à la descendance, c'est la sélection naturelle.

Problématique :

Quels sont les facteurs contrôlant l'évolution et permettant la création d'espèces ?

En quoi la phylogénie permet elle de retracer l'histoire de la vie ?

I. Origines du polymorphisme au sein des population

1. rappels sur les sources de diversification des génomes (cf SVF4)

document 3 : rappels sur les sources de diversification des génomes

→ D'après vos connaissances, compléter le tableau ci-dessous et préciser le(s)quel(s) de ce(s) mécanisme(s) permet(tent) l'apparition de nouveaux gènes.

Source de diversification	Origine / moment	Conséquences
Mutations ponctuelles		
Réarrangements chromosomiques		
Brassages génétiques		
Transferts horizontaux de gènes		

seules les mutations ponctuelles permettent l'apparition de nouvelles séquences codantes c'est à dire de nouveaux allèles.

Cependant, si la fréquence des mutations ponctuelles est estimée à 1.10^{-4} à 1.10^{-5} pb, du fait des systèmes de réparations cellulaires, la fréquence des mutations mesurée est de 1.10^{-9} pb donc :

- pour une bactérie comme E. Coli

$4,7.10^6$ pb (génome haploïde) x 2 (puisque réplication) x 1.10^{-4} = 940 erreurs
à chaque réplication avant réparation

seulement 0,0094 erreurs après réparation

soit 1,2 erreur (0,0094 x 128) après 8 cycles de réplication pour 256 cellules filles

- pour une cellule diploïde humaine

3.10^9 pb (génome haploïde) x 2 (car diploïde) x 2 (puisque réplication) x 1.10^{-4} = 12.10^5
erreurs à chaque réplication avant réparation

seulement 12 erreurs après réparation

soit 6 erreurs en moyenne pour chaque cellule fille.

MAIS du fait de la redondance du code génétique et de la portion plus ou moins importante de génome non codant selon les espèces (97% de l'ADN humain)

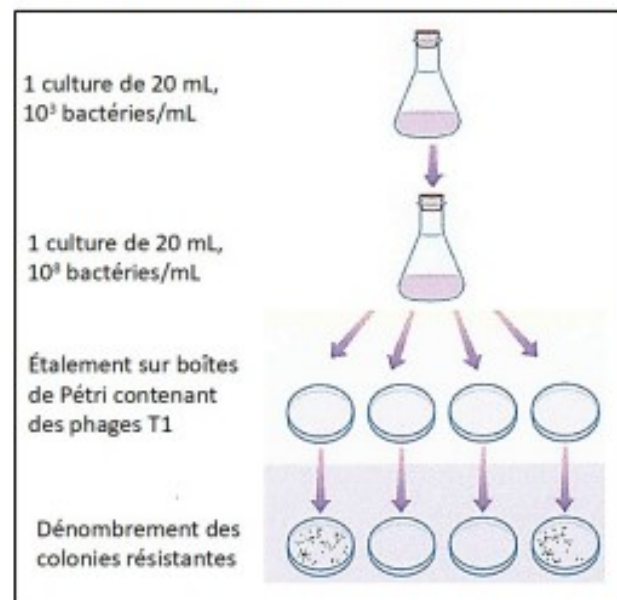
la plupart de ces mutations sont neutres.

2. les mutations apparaissent de manière aléatoire : mise en évidence expérimentale par Luria et Delbrück (1943)

document 4 : mise en évidence expérimentale du caractère aléatoire des mutations par le test de fluctuation.

On effectue une culture d'*Escherichia coli* sensibles à au bactériophage T1 en milieu nutritif complet à une concentration 10^3 cellules.ml⁻¹.

Une fois arrivé à 10^8 cellules.ml⁻¹, on étale les bactéries sur des boîtes de Pétri contenant des phages T1. On obtient alors des plages translucides à l'endroit où les bactéries sensibles sont mortes mais aussi des plages où les bactéries ont résisté au virus.



On obtient alors comme résultats :

Numéro des boîtes de Pétri	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	moyenne	variance
Nombre de colonies résistantes	14	15	13	21	15	14	26	16	20	13	16,7	18,2

$$\text{Moyenne} = \frac{\text{Effectif total des colonies résistantes}}{n = \text{nombre de lots}} = 16,7$$

$$\text{Variance} = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}{n} = 18,2$$

→ Que représente la variance par rapport à la moyenne?

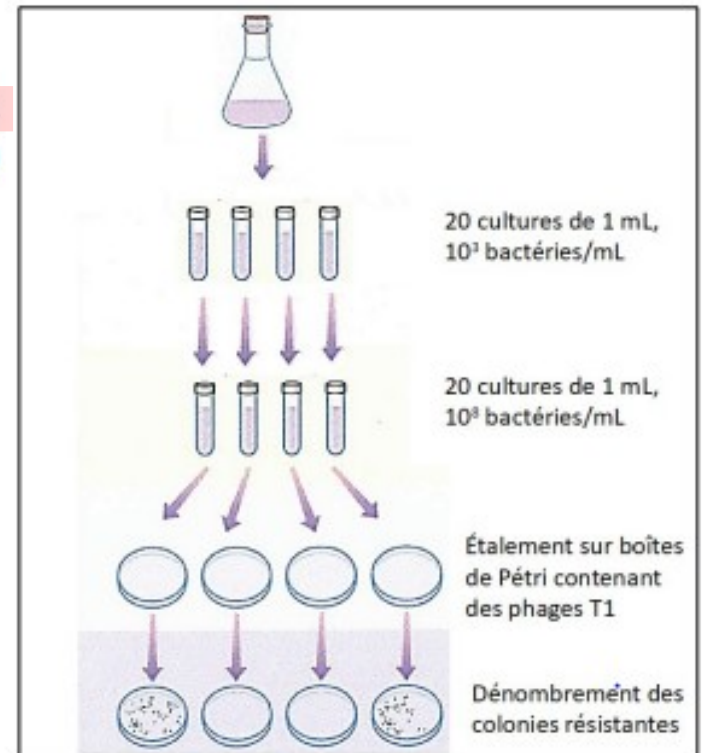
La question est de savoir si :

- la mutation permettant la résistance au phage a été induite par la pression de sélection exercée par le phage, c'est l'hypothèse adaptative

ou si

- la mutation permettant la résistance est apparue de manière aléatoire au sein de la population AVANT l'exposition au phage T1, c'est l'hypothèse mutationnelle.

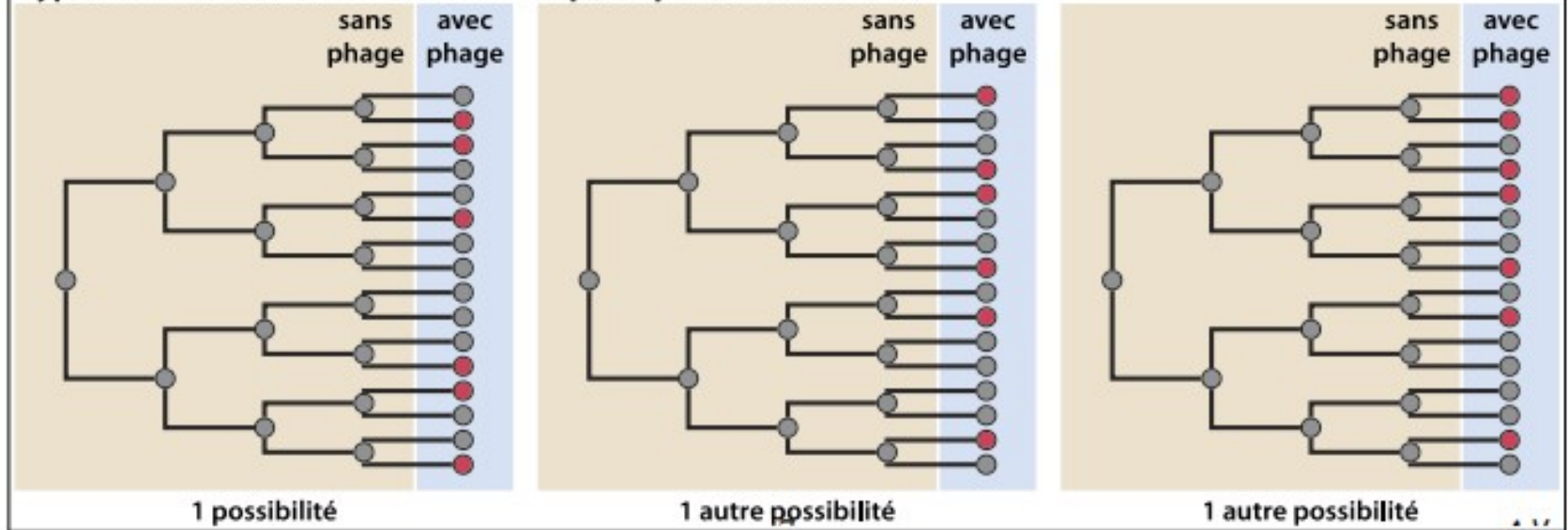
Pour y répondre, Luria et Delbrück ont alors réalisé un **test de fluctuation**. Ils décident alors de séparer la culture de 20 mL en 20 cultures de 1 mL.



Selon les hypothèses, la variance sera proche ou très éloignée de la moyenne :

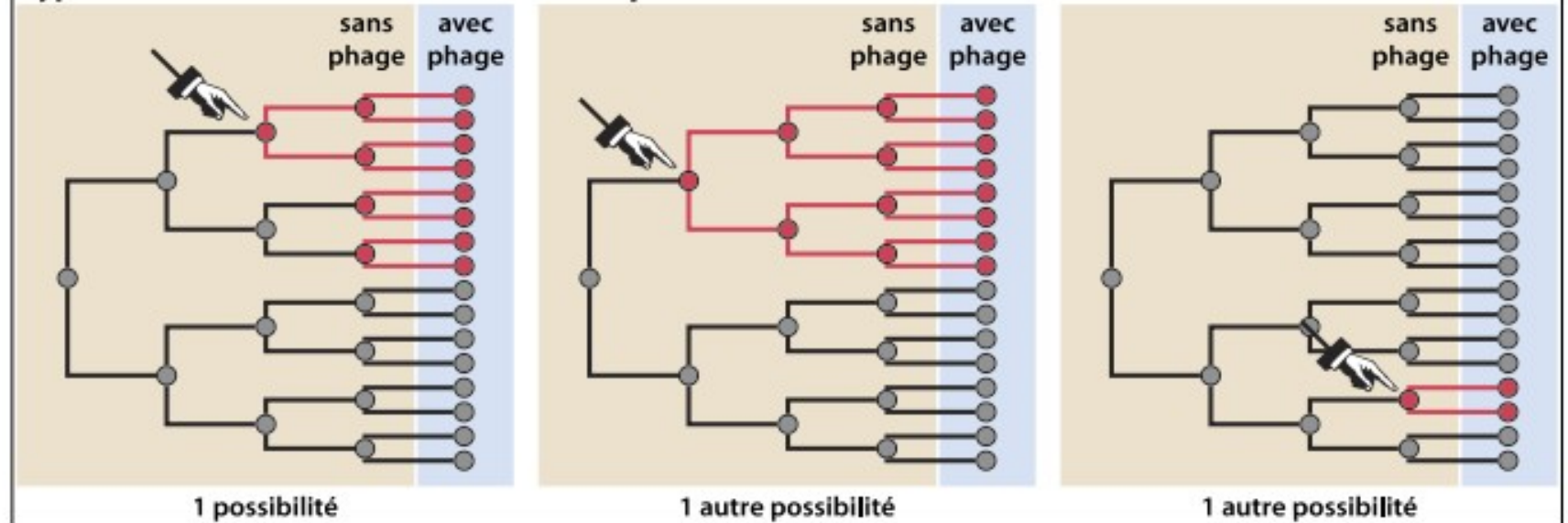
- selon l'hypothèse 1, dans chaque culture, l'exposition au phage devrait induire un nombre équivalent de colonies résistantes et la variance devrait être proche de la moyenne

Hypothèse : les mutations sont induites par la pression du milieu.



- selon l'hypothèse 2, dans chaque culture, le nombre de colonies résistantes dépendra aléatoirement de la précocité de l'apparition de la mutation dans la population bactérienne, celle-ci se transmettant par la suite aux générations suivantes, la variance devrait donc être très supérieure à la moyenne.

Hypothèse : les mutations surviennent de façon aléatoire.



Voici les résultats obtenus par Luria et Delbrück lors de leurs travaux

Numéro des boîtes de Pétri	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	moyenne	variance
Nombre de colonies résistantes	1	0	3	0	0	5	0	5	0	6	107	0	0	0	1	0	0	64	0	35	11,3	752,1

→ Quelle hypothèse est validée? Que peut on conclure sur l'apparition des mutations?

→ Pourquoi dans la 1^{re} expérience, la variance était elle proche de la moyenne?

En conclusion

- les mutations sont aléatoires ET indépendamment des conditions du milieu
- les réarrangements chromosomiques et les mutations ponctuelles permettent les innovations génétiques
 - ➔ complexification du génome
 - ➔ diversification des espèces au cours de l'évolution.
- Cependant, l'évolution ne va pas nécessairement vers plus de complexité et peut parfois être régressive
 - ➔ retour à l'état unicellulaire dans certains taxons (exemple des levures)
 - ➔ perte de fonctions biologiques (exemple de la réduction des organes sensoriels ou digestifs chez certains parasites)

Toujours est il qu'une question demeure :

Comment sont modifiées les fréquences alléliques au sein de la biosphère ?

II. La sélection naturelle est une force majeure de la modification des fréquences alléliques

1. approche expérimentale et modélisation de la sélection naturelle

1.1 un exemple historique, la phalène du Bouleau

document 5 : exemple de la phalène du bouleau

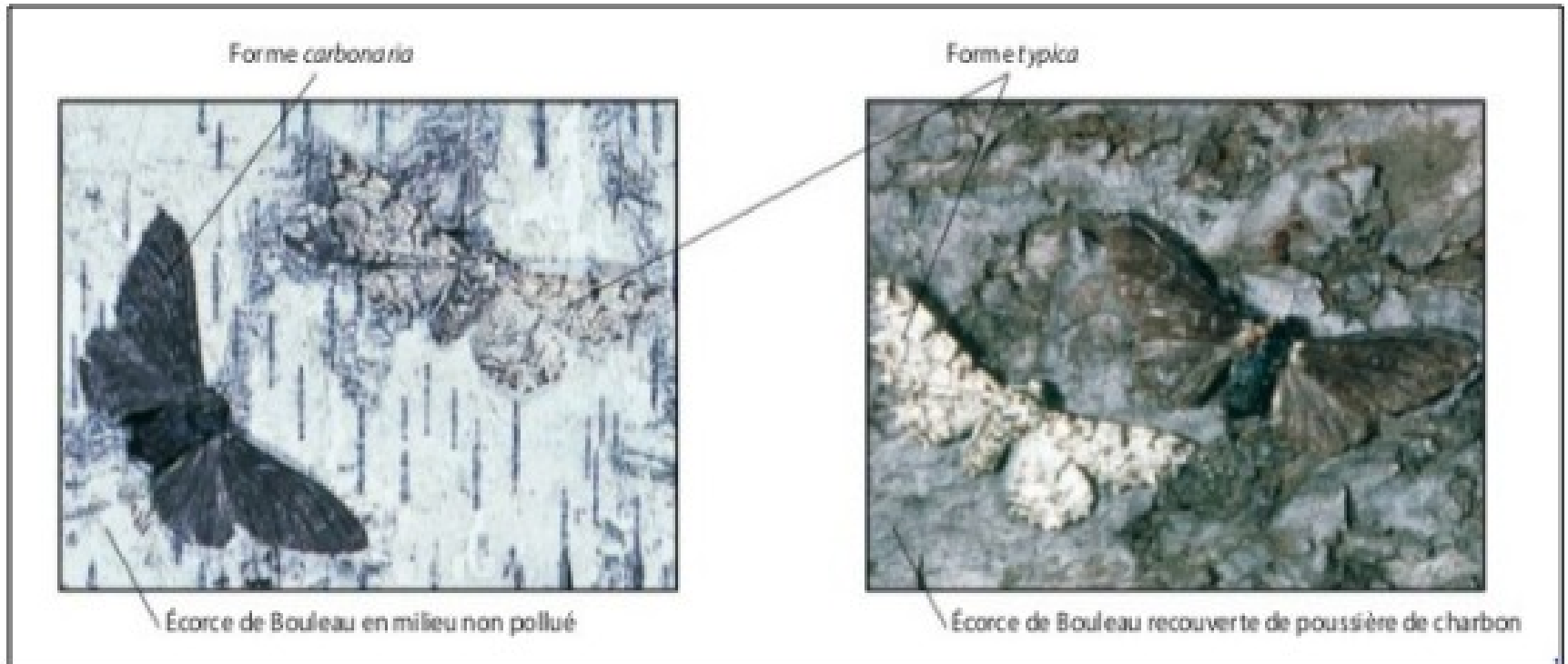
La phalène du bouleau est un papillon nocturne qui se repose le jour sur le tronc des arbres. On connaît plusieurs variétés de phalènes, notamment une variété claire et une variété sombre. Une étude remarquable menée en Angleterre dans la région de Manchester montre comment un nouveau phénotype peut s'imposer dans une population.

→ *D'après les documents ci-dessous, expliquer la répartition observée des différents phénotypes de phalènes en fonction de leur environnement.*

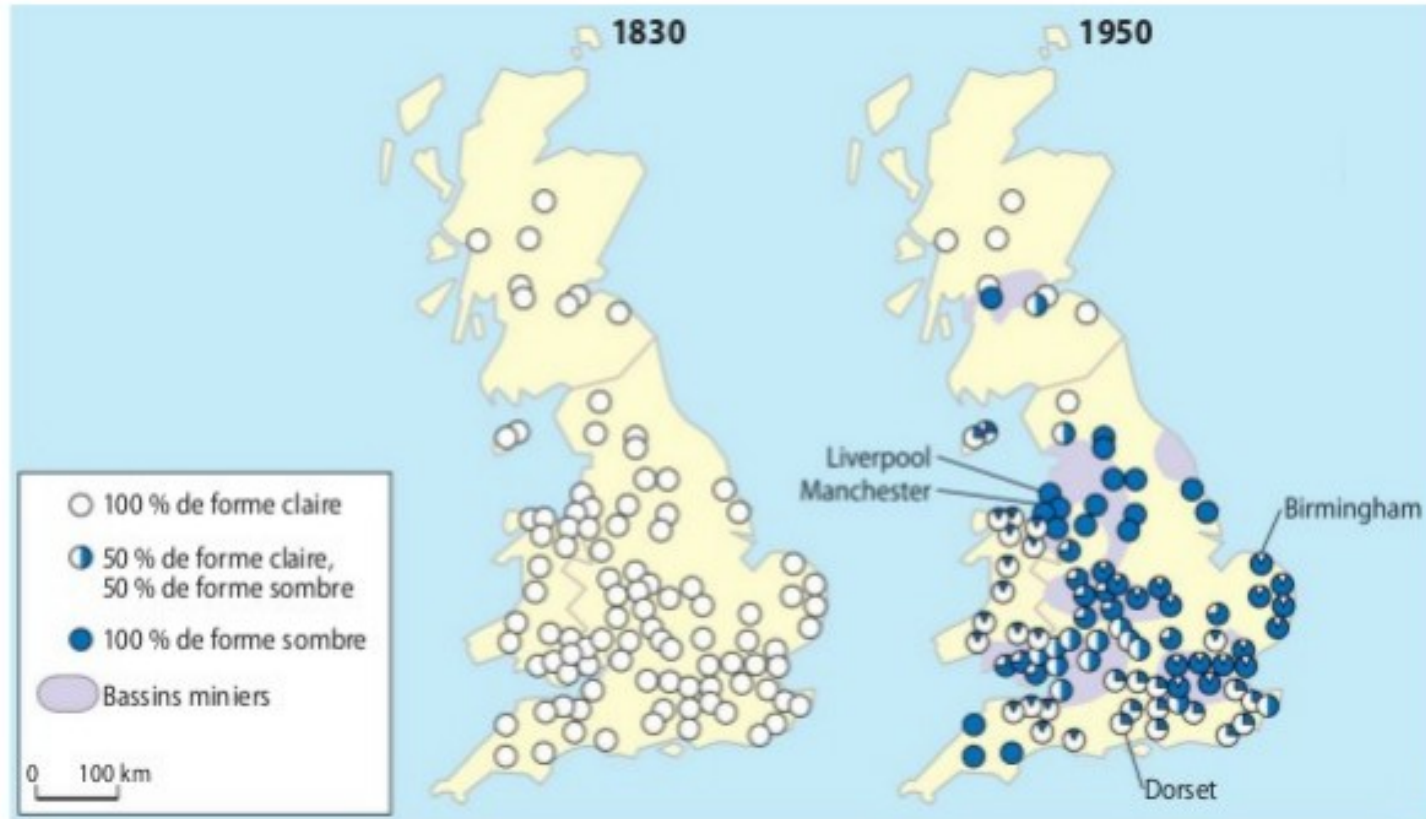
→ *Expliquer par quels mécanismes l'allèle carbonaria a-t-il pu apparaître et augmenter sa fréquence au sein de la population de phalène depuis 1848.*

Au milieu du XIXe siècle, la variété claire de la phalène dite *typica*, est très largement majoritaire en Angleterre. Les papillons de cette forme sont de couleur blanche, tachetés de noir, de telle sorte qu'ils passent quasiment inaperçus lors qu'ils sont posés sur le tronc des bouleaux (figure a)

En 1848, on a capturé pour la première fois autour d Manchester une phalène de couleur sombre, dite *carbonaria*. On sait aujourd'hui que l'origine de cette coloration est une mutation dominante d'un gène autosomique.



La fréquence de cette nouvelle forme s'est ensuite rapidement accrue : en 1895, 95 % des phalènes de la région de Manchester étaient de la forme carbonaria. Une corrélation entre la fréquence relative des deux formes de phalène et le développement de la pollution industrielle semble exister. Les industries polluantes du nord et de l'est de l'Angleterre ont en effet entraîné la disparition des lichens et le noircissement des troncs d'arbres.



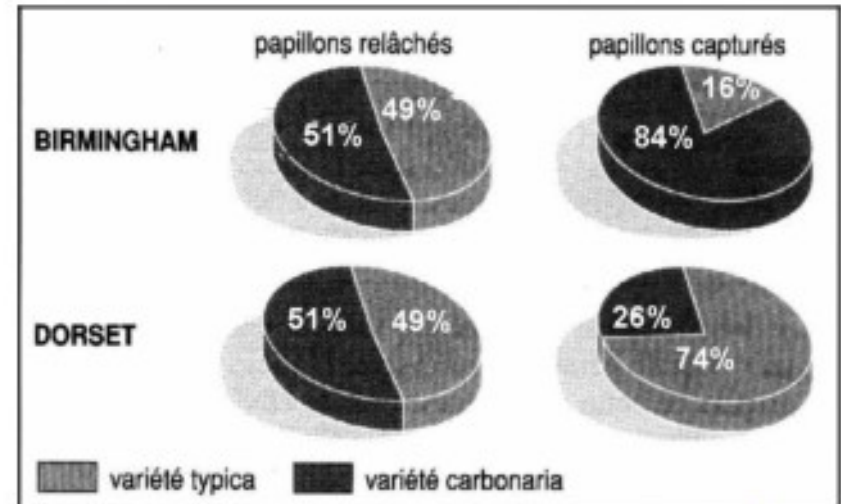
une expérience pour comprendre la répartition des deux variétés de phalène en Angleterre

Des chercheurs émettent alors l'hypothèse que la forme *carbonaria* est mieux camouflée sur les troncs sombres : elle échappe ainsi plus facilement aux oiseaux prédateurs et survit plus longtemps. Pour tester cette hypothèse, ils réalisent l'expérience suivante : des phalènes des deux phénotypes sont capturées, marquées ventralement par une minuscule tache de peinture puis lâchées dans deux bois différents :

- un bois aux troncs clairs et couverts de lichens (région non polluée du Dorset) ;

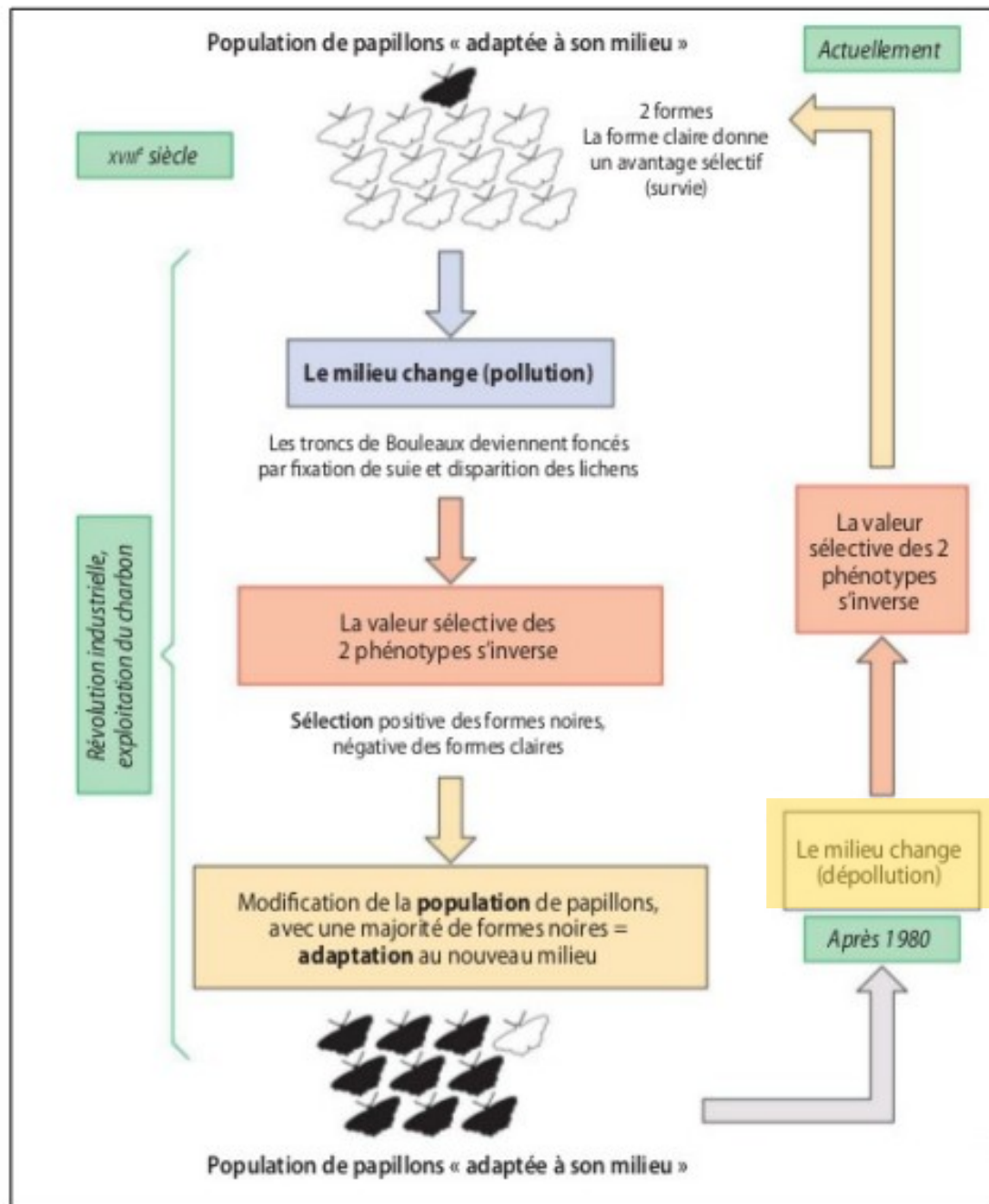
- un bois aux troncs sombres (région polluée de Birmingham).

Quelques jours après, les phalènes sont de nouveau capturées (avec la même technique) et dénombrées.



→ Enfin, préciser pourquoi, le phénotype *carbonaria* a fortement diminué depuis 1950.

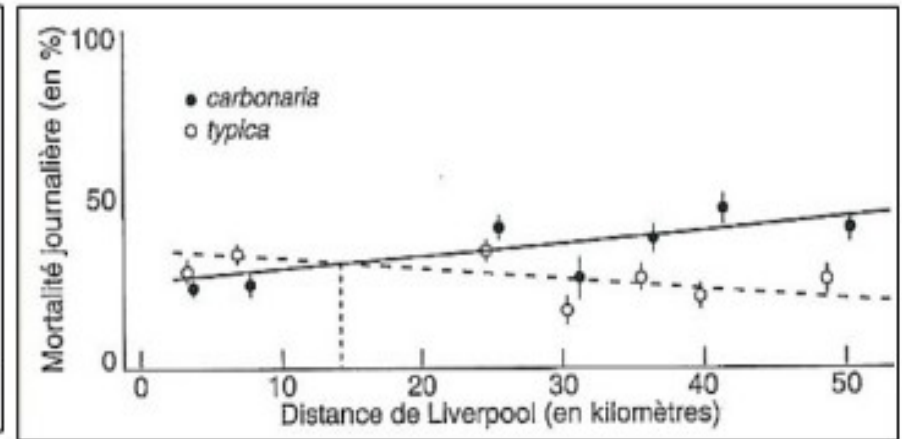
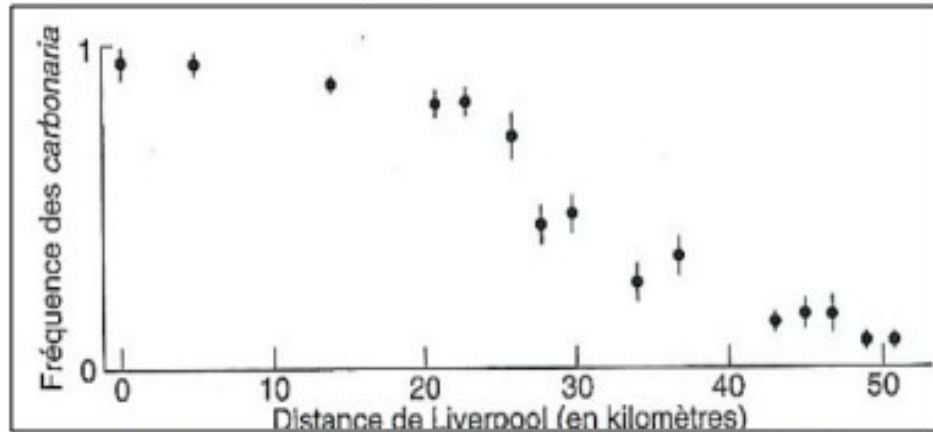




1.2 les modélisation montrent la complexité de la sélection naturelle

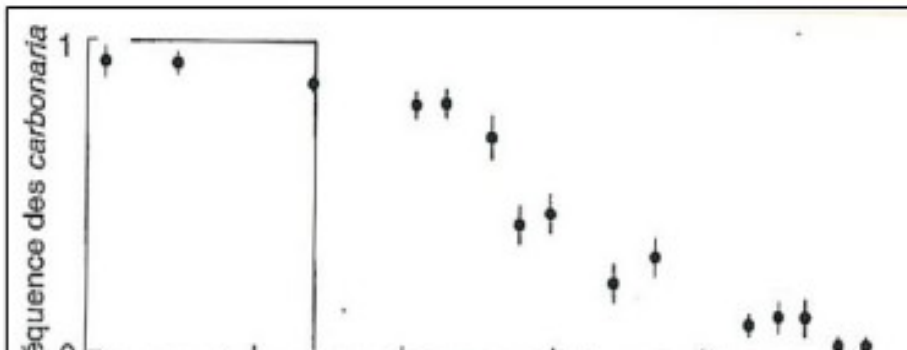
document 6 : étude de la répartition des morphes de phalènes et modélisations permettant d'expliquer les facteurs influençant leur sélection

6a : cline de fréquence des morphes carbonaria et mortalité des 2 types de morphes selon la distance à la zone industrielle de Liverpool



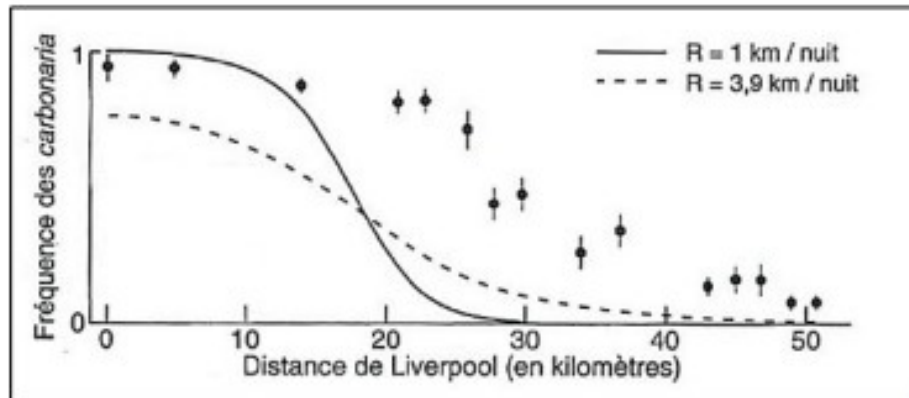
→ Mettre en relation les deux graphiques et conclure

6b : modélisation de l'effet de la prédation seule sur la répartition des morphes carbonaria (en trait plein)



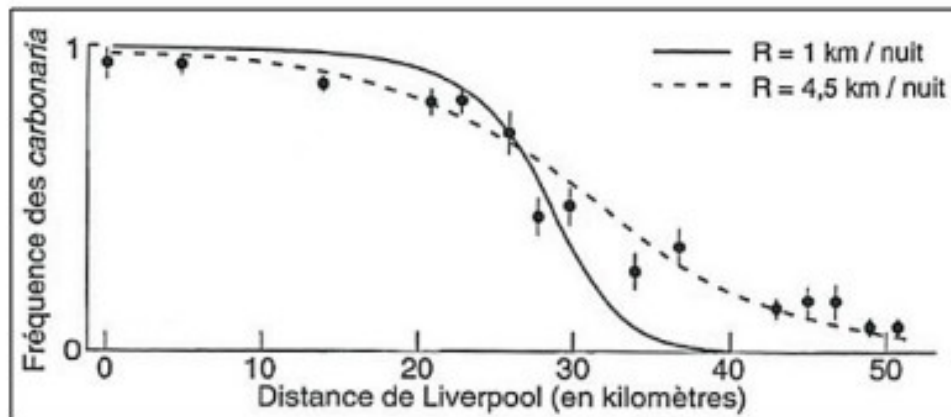
→ Que peut on conclure de cette modélisation ?

6c : prise en compte de la migration nocturne (de l'ordre du km/nuit) des papillons par la méthode de capture-marquage-recapture



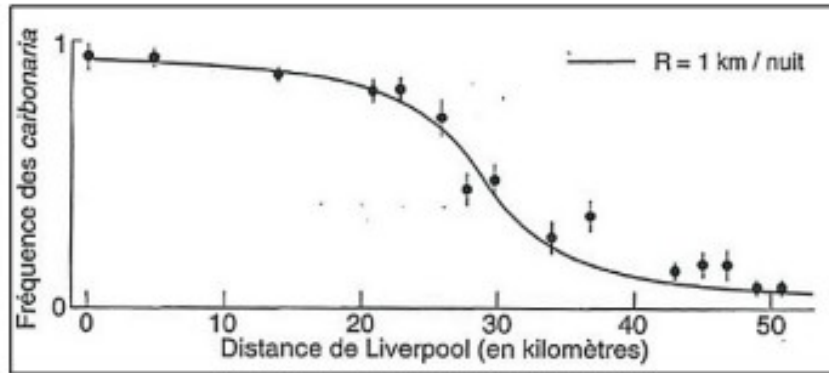
→ *Quelle nouvelle information apporte la prise en compte de la migration nocturne des papillons ?*

6d : prise en compte de la viabilité plus forte (de l'ordre de 20%) des morphes carbonaria en élevage



→ *Cette nouvelle prise en compte permet-elle d'être en adéquation avec le cline de fréquence ?*

6e : modèle incluant la prédation, la migration nocturne dans un rayon de 4,5 km/nuit et une **sélection fréquence dépendante négative** c'est qu'un morphe a d'autant plus de chance de survie qu'il est moins fréquent au sein d'une population polymorphe



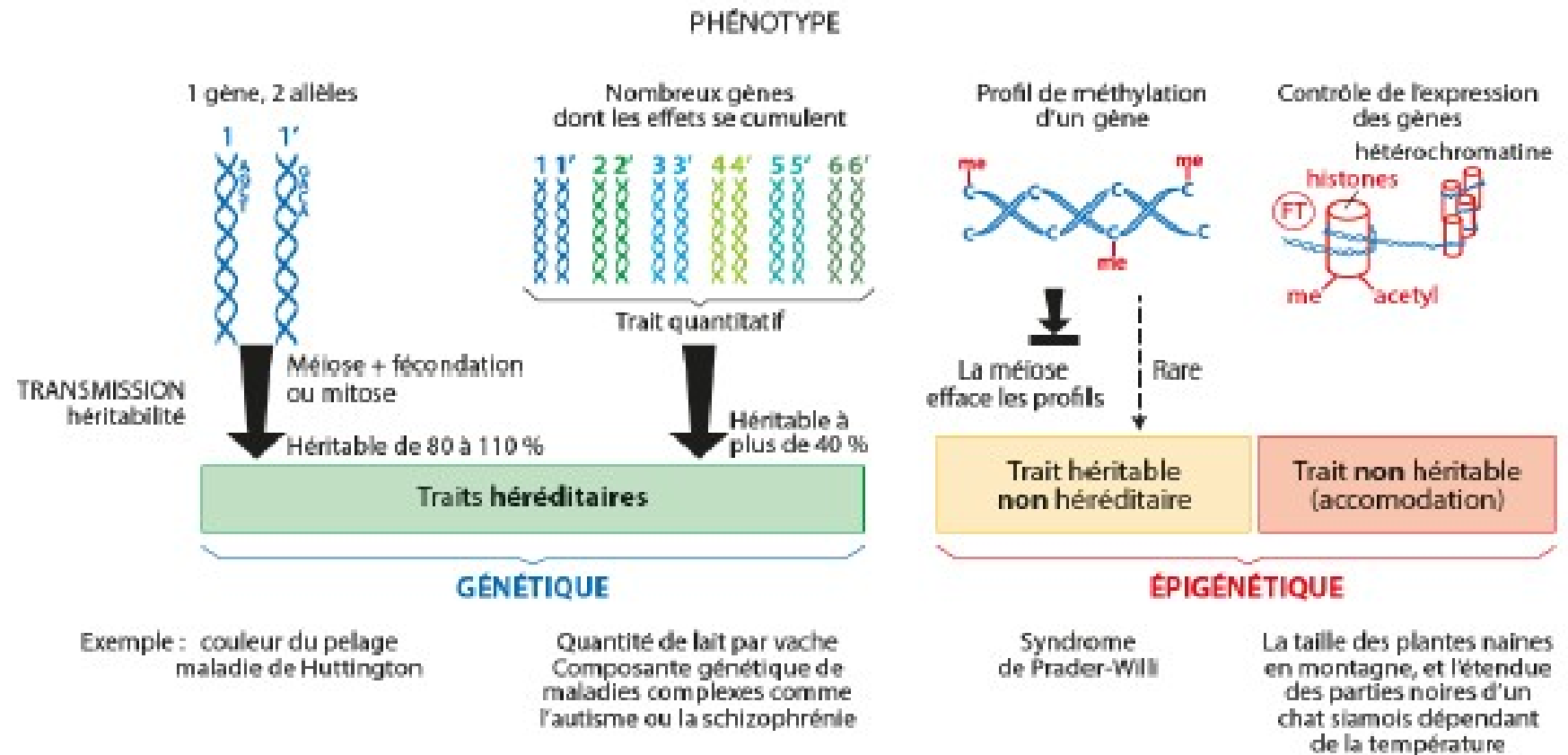
→ *Conclure sur les différents facteurs intervenant dans la sélection des morphes de phalènes.*

2. sélection naturelle est une force évolutive quantifiable par la valeur sélective ou fitness

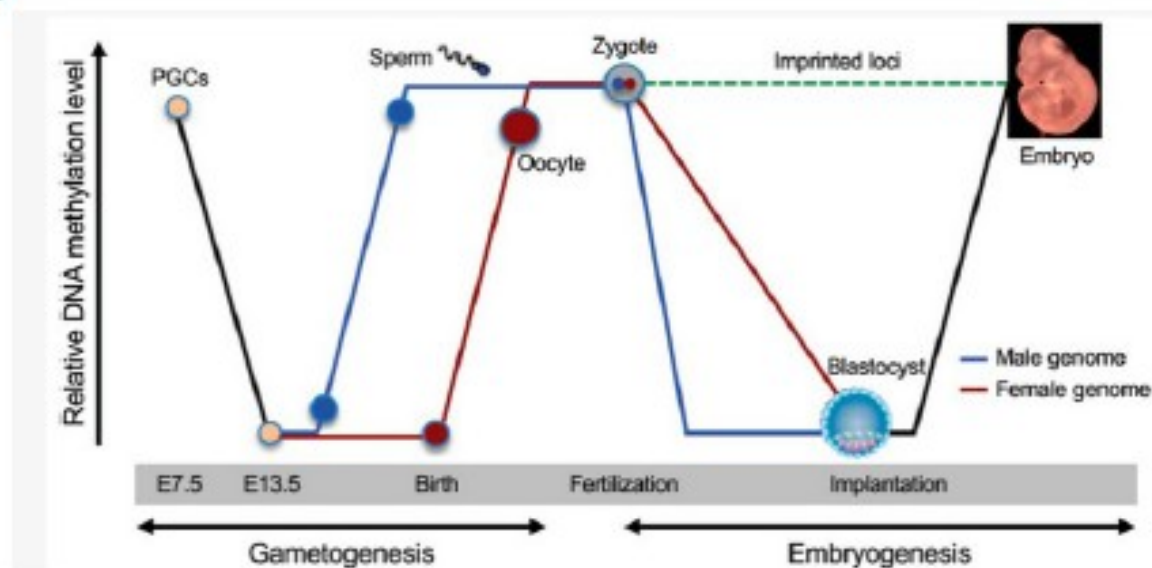
2.1 la sélection agit uniquement sur les caractères héréditaires

Document 7 : notion de traits héréditaires et de traits héréditaires

→ D'après ce document, définir la notion de traits héréditaires et de trait héréditaires.



Pour information : Changements dynamiques dans la méthylation de l'ADN au cours du développement des Mammifères



On observe deux vagues de déméthylation et de reméthylation globales de l'ADN au cours du développement. Les cellules germinales primordiales (PGC) présentent initialement des niveaux élevés de méthylation de l'ADN. Au cours de l'embryogenèse, on observe une déméthylation globale puis une phase de reméthylation dans les spermatogonies mâles avant la naissance et après la naissance dans les ovocytes I femelles. Cette méthylation de novo entraîne l'établissement de modèles de méthylation des cellules germinales spécifiques au sexe. Peu de temps après la fécondation, les marques de méthylation héritées des gamètes sont à nouveau effacées sauf celles des gènes à empreinte parentale (on connaît aujourd'hui une centaine de gènes à empreinte). Lors de l'implantation de l'embryon in utéro, une 2^e vague de méthylation de novo établit le modèle de méthylation embryonnaire initial.

2.2 notion de valeurs sélectives absolue et relative et coefficient de sélection

Lorsque les différents génotypes n'ont pas dans des conditions environnementales données, la même **viabilité** c'est à dire la même probabilité de survivre jusqu'à l'âge reproducteur, **et la même fertilité** c'est à dire la même espérance du nombre de descendants, on dit qu'il n'ont pas la même **valeur sélective**.

$$W = v \text{ (viabilité)} \times f \text{ (fertilité)}.$$

Prenons l'exemple du polymorphisme chez un serpent en considérant sa couleur résultant de l'expression de 2 allèles B et b.

L'allèle Brun étant dominant, les serpents de génotype B//B ou b//B sont de couleur brune et les serpents de génotype b//b sont de couleur verte.

Les formes brunes capables dans l'environnement considéré de se fondre dans le paysage (ont dit qu'ils sont cryptiques) ont de meilleures chances de survie, **leur viabilité** notée **v** est donc de : $v = 80 \%$, alors que les phénotypes de couleur verte ont une viabilité plus faible : $v = 60 \%$

En revanche, les formes brunes ont une **plus faible fertilité** notée **f**, en moyenne, les femelles produisent 13 descendants alors les formes vertes en produisent 20.

→ Calculer la valeur sélective absolue (w) et relative (ω) pour chaque génotype avec :

$$W = v \text{ (viabilité)} \times f \text{ (fertilité)} \text{ et } \omega_{\text{génotype considéré}} = W_{\text{génotype considéré}} / W_{\text{max}}$$

entre les valeurs sélectives de chacun de ces variants sont importants et plus l'effet de la sélection naturelle sera marqué.

A partir des valeurs sélectives absolues, on calcule les **valeurs sélectives relatives (ω)** comprises entre 0 et 1, qui sont le **rapport entre la valeur sélective absolue d'un génotype et la valeur sélective absolue la plus élevée** parmi les génotypes considérés :

$$\omega_{\text{génotype considéré}} = W_{\text{génotype considéré}} / W_{\text{max}}$$

→ *Calculer à présent le coefficient de sélection de chacun des génotype avec :*

$$s = 1 - \omega$$

→ *Conclure sur ce qu'il reflète*

Le coefficient de sélection de chaque génotype est noté s avec :

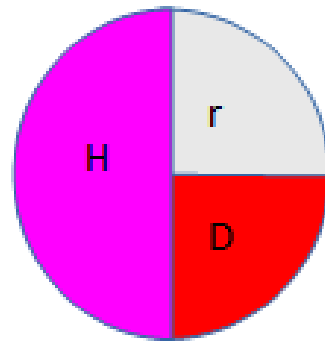
$$s = 1 - w,$$

ce coefficient de sélection reflète l'écart de fitness d'un génotype par rapport au génotype qui à la meilleure valeur sélective absolue, il quantifie donc l'intensité de la sélection sur le génotype considéré, plus s est grand et plus la pression de sélection dans un environnement donnée, exerce un effet négatif sur le génotype.

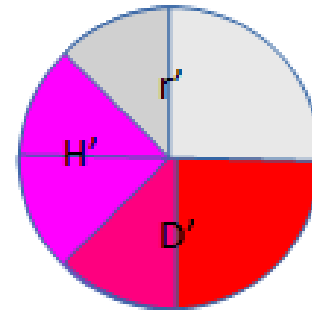
2.3 effet de la sélection sur les fréquences génotypiques et alléliques par rapport à l'équilibre de H-W

Pour rappels, **le régime de reproduction peut modifier les fréquences génotypiques** au sein de la population :

exemple de l'homogamie qui favorise l'homozygotie

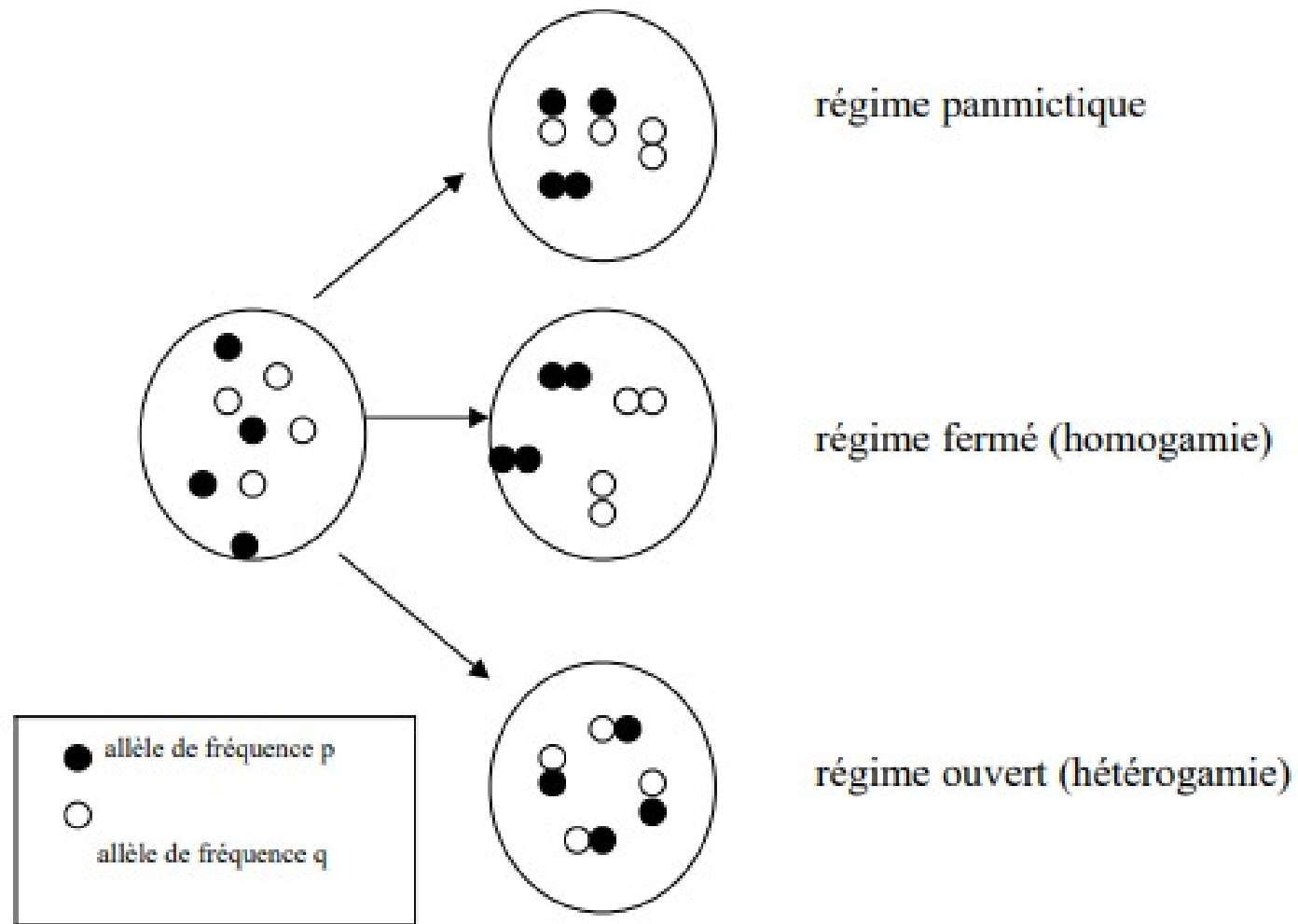


1e génération issue
de l'homogamie



2e génération issue
de l'homogamie

Mais le régime de reproduction ne modifie pas les fréquence alléliques !!!



Document 9 : modification des fréquences génotypiques et alléliques soumis à la sélection naturelle

Reprenons l'exemple de la phalène du Bouleau

En 1956, une série d'expériences a été réalisée par Kettlewell et son équipe pour comprendre l'origine de la diversité observée dans la nature : des animaux marqués de formes claires et sombres ont été lâchés dans la région industrielle de Birmingham et dans la région non-polluée de Dorset. Des recaptures à l'aide de pièges ont ensuite été effectuées et cela a permis d'estimer la survie des papillons dans la nature.

Lieu de l'expérience	Birmingham (zone polluée)		Dorset (zone non polluée)	
Phénotype	<i>Typica</i>	<i>Carbonaria</i>	<i>Typica</i>	<i>Carbonaria</i>
Taux de survie relative en %	1,5	5,7	13,7	4,7
Valeur sélective relative (w)				
Coefficient de sélection (s)				

Valeurs issues du site <https://www.ac-reunion.fr/comprendre-l-evolution-de-la-phalene-du-bouleau-avec-edu-modele-127788>

- *Quels sont les papillons ayant les meilleurs taux de survie relative dans les zones étudiés.*
- *Les fertilités étant comparables pour les différents morphes, en déduire les valeurs sélectives relatives.*
- *Calculer le coefficient de sélection pour chaque région pour le morphe ayant la plus faible fitness relative.*
- *Interpréter les résultats.*

Lieu de l'expérience	Birmingham (zone polluée)		Dorset (zone non polluée)	
Phénotype	<i>Typica</i>	<i>Carbonaria</i>	<i>Typica</i>	<i>Carbonaria</i>
Taux de survie relative en %	1,5	5,7	13,7	4,7
Valeur sélective relative (w)	1,5/5,7 = 0,26	5,7/5,7 = 1	13,7/13,7 = 1	4,7/13,7 = 0,34
Coefficient de sélection (s)	1-0,26 = 0,74	1-1 = 0	1-1 = 0	1-0,34 = 0,66

Valeurs issues du site <https://www.ac-reunion.fr/comprendre-l-evolution-de-la-phalene-du-bouleau-avec-edu-modele-127788>

Sur le site de Birmingham, le coefficient de sélection vaut 0,74 pour les morphes typica avec un avantage sélectif pour les morphes carbonaria. Ce trait de caractère est donc avantageux dans un environnement pollué avec une fitness 4 fois supérieure à celle de l'autre morphe, ce qui devrait entraîner une augmentation rapide de la proportion de carbonaria dans le milieu.

Sur le site de Dorset, non pollué, la situation est inverse avec un coefficient de sélection cependant plus faible de 0,66 pour les morphes carbonaria avec un avantage sélectif pour les morphes typica ; cependant cet avantage est moins fort (fitness seulement 3 fois supérieure) que celui des carbonaria en zone polluée.

La différence de sélection pourrait s'expliquer soit par une sélection fréquence-dépendante avec un avantage au phénotype carbonaria moins présent et plus récent, soit par un effet de sélection non-visuelle qui améliorerait de manière intrinsèque (meilleur métabolisme,...) la survie des formes carbonaria par rapport aux formes typica si les deux survivent à la prédation.

Si les données semblent en accord avec un modèle de sélection naturelle, plusieurs critiques ont été faites aux travaux de Kettlewell (papillons relâchés dans un environnement qui n'est initialement pas le leur, biais de représentativité des phénotypes,...).

Des expériences analogues ont été réalisées entre 2002 et 2007 et publiées en 2009 par Michael Majerus mais en relâchant les papillons la nuit et avec une densité plus faible et plus proche des populations réelles.

Années	Fréquence locale de <i>carbonaria</i>	<i>typica</i> relâchés	<i>carbonaria</i> relâchés	<i>typica</i> victimes de prédation	<i>carbonaria</i> victimes de prédation
2001	0.12	-	-	-	-
2002	0.1	706	101	162	31
2003	0.06	731	82	204	24
2004	0.07	751	53	128	17
2005	0.04	763	58	166	18
2006	0.02	774	34	145	6
2007	0.01	797	14	158	4

→ Calculer les coefficients de sélection à partir de ces nouvelles données et les comparer aux précédentes et conclure.

Année	2002	2003	2004	2005	2006	2007
Taux de survie des morphes <i>carbonaria</i>						
Taux de survie des morphes <i>typica</i>						
Valeur sélective relative du morphe <i>typica</i>						
Valeur sélective relative du morphe <i>carbonaria</i>						
Coefficient de sélection						

Année	2002	2003	2004	2005	2006	2007
Taux de survie des morphes <i>carbonaria</i>	(101-31)/101 = 0,69	(82-24)/82 = 0,71	(53-17)/53 = 0,68	(58-18)/58 = 0,69	(34-6)/34 = 0,82	(14-4)/14 = 0,71
Taux de survie des morphes <i>typica</i>	(706-162)/706 = 0,77	(731-204)/731 = 0,72	(751-128)/751 = 0,83	(763-166)/763 = 0,78	(774-145)/774 = 0,81	(797-158)/797 = 0,80
Valeur sélective relative du morphe <i>typica</i>	1	1	1	1	0,81/0,82 = 0,98	1
Valeur sélective relative du morphe <i>carbonaria</i>	0,69/0,77 = 0,89	0,707/0,72 = 0,98	0,68/0,83 = 0,82	0,69/0,78 = 0,88	1	0,71/0,8 = 0,89
Coefficient de sélection pour le morphe <i>carbonaria</i>	1-0,89 = 0,11	1-0,98 = 0,02	1-0,82 = 0,18	1-0,88 = 0,12	1-1 = 0	1-0,89 = 0,11

Les résultats montrent qu'actuellement le morphe *carbonaria* est désavantagé par rapport au morphe *typica*, cependant le coefficient de sélection oscille entre 0,1 et 0, ce qui montre une variation très lente de la fréquence du morphe *carbonaria* dans les populations et explique encore son maintien dans la population, bien qu'en faible proportion.

L'ensemble de ces constats permet de modéliser l'évolution d'une population sous l'action d'une pression de sélection en se référant à la fréquence des populations selon le modèle d'Hardy-Weinberg.

Soit w_1 la valeur sélective du génotype (C//C), w_2 celle de (C//c) et w_3 celle de (c//c).

En notant p la fréquence de l'allèle dominant, ici C et q la fréquence de l'allèle récessif, ici c, dans une situation où un phénotype dépend de deux allèles pour un seul locus, alors la fréquence des génotypes est la suivante, sachant que $p+q = 1$

Génotype	CC	Cc	cc
Fréquence	p^2	$2pq$	q^2
Fréquence avec sélection	$w_1 p^2$	$w_2 2pq$	$w_3 q^2$

→ Déterminer les fréquences alléliques p et q pour les allèles C et c en 1956 dans la région de Birmingham où :

$$F(C//C) = 0,38 ; F(C//c) = 0,47 \text{ et } F(c//c) = 0,15$$

Un calcul complexe permet de montrer ici que la variation de fréquence allélique de la génération n à la génération $n+1$, $\Delta p = p' - p$ peut se déduire à partir des fréquences initiales et du coefficient de sélection.

On admettra ici que :

$$\Delta p = s p q^2 / (1 - s q^2)$$

(équation à ne surtout pas apprendre)

→ Déterminer la variation de la fréquence Δp de l'allèle C et préciser alors p' c'est à dire la fréquence de p à la génération suivante.

→ A présent, déterminer les fréquences alléliques p et q en 2007 et la variation de la fréquence Δp de l'allèle C. Préciser alors p' c'est à dire la fréquence de p en 2008.

→ Déterminer les fréquences alléliques p et q pour les allèles C et c en 1956 dans la région de Birmingham où :

$$F(C//C) = 0,38 ; F(C//c) = 0,47 \text{ et } F(c//c) = 0,15$$

$$F(C) = p = 0,38 + 0,47/2 = 0,615 \text{ et } F(c) = q = 1 - p = 0,385$$

→ Déterminer la variation de la fréquence Δp de l'allèle C et préciser alors p' c'est à dire la fréquence de p à la génération suivante.

En 1956 dans la région de Birmingham $s = 0,74$ donc

$$\Delta p = 0,74 \times 0,615 \times (0,385)^2 / (1 - (0,74 \times (0,385)^2)) = 0,076 \text{ soit } 7,6 \%$$

On peut donc prédire une augmentation de fréquence de l'allèle C de 7,6 % à la génération suivante soit une proportion p' de 40,9 %.

Ces résultats montrent donc une évolution rapide de la fréquence de l'allèle dans la population sous l'effet d'une pression de sélection entraînant un coefficient s supérieur à 0,7

→ *A présent, déterminer les fréquences alléliques p et q en 2007 et la variation de la fréquence Δp de l'allèle C. Préciser alors p' c'est à dire la fréquence de p en 2007.*

En 2007, la fréquence locale de carbonaria est de 0,01 donc $F(C//C) + F(C//c) = 0,01$ et $F(c//c) = 1 - 0,01 = 0,99$

Il est beaucoup plus simple de calculer F(c) car $F(c//c) = 0,99$ et $\omega_3 = 1$

$$0,99 = F(c//c) = \omega_3 q^2 \text{ avec } \omega_3 = 1 \text{ donc } q = \sqrt{0,99} = 0,995 \text{ et } p = 1 - 0,995 = 0,005$$

Ici $s = 0,11$

La variation de $\Delta p = 0,11 \times 0,005 \times 0,99 / 1 - (0,11 \times 0,99) = 0,005$ donc p' c'est à dire p en 2008 sera de 0,005025 !

En conclusion, la fréquence des allèles ne varient quasiment plus en 2007, on peut donc dire que la population est à l'équilibre.

Les fréquences génotypiques soumises à la sélection naturelle sont modifiées par la valeur sélective du génotype considéré.

La valeur sélective est ainsi un bon outil dans l'étude de la sélection naturelle et l'estimation de l'action d'un facteur de pression du milieu sur un trait de caractère donné sur les modifications des fréquences alléliques au cours du temps.

Les hypothèses du modèle de Hardy-Weinberg sont rarement toutes réunies dans une population étudiée, cependant ce modèle est une référence très utile puisqu'il permet de déterminer simplement pour un gène considéré si une population est à l'équilibre OU est soumise à une/plusieurs pressions de sélection.

2.4. notion de compromis évolutif ou trade-off

La valeur sélective d'un trait peut réduire celle d'autres traits.

Par exemple, en cas de sélection sexuelle, certains traits observés chez les mâles augmentent leur probabilité d'être choisis par les femelles mais peut aussi augmenter la probabilité de prédation ou de manière plus générale réduire leur viabilité.

Le paradisier de Goldie (*Paradisea decora*) vit en Papouasie-Nouvelle-Guinée.

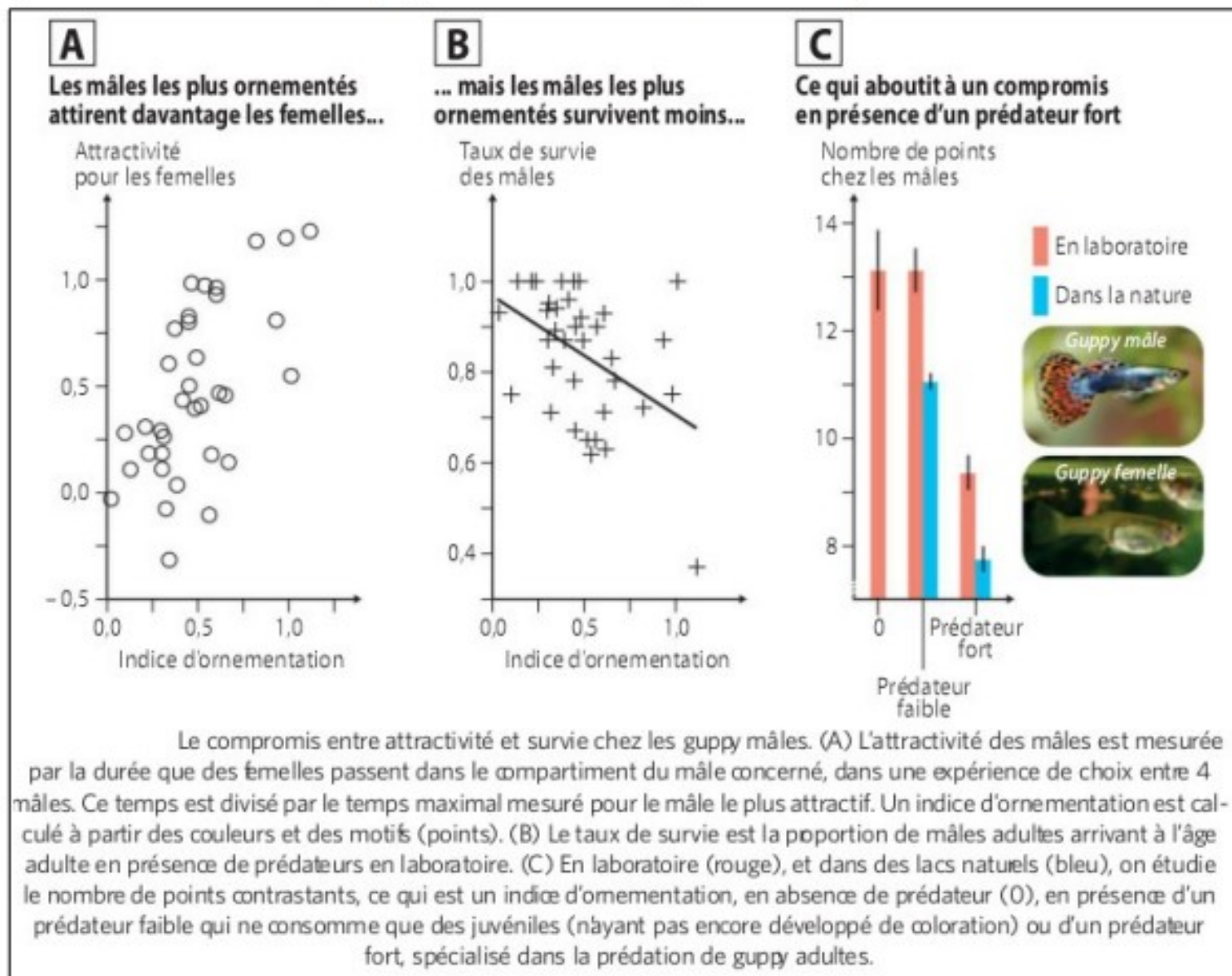
Le **dimorphisme sexuel** est très marqué.

Le mâle présente un plumage très coûteux à fabriquer et une parade nuptiale très complexe :
taux de réussite d'accouplement 20-40 %



Document 10 : exemple de compromis évolutif chez les guppy mâles entre attractivité et viabilité

→ D'après le document suivant, expliquer la notion de compromis évolutif.

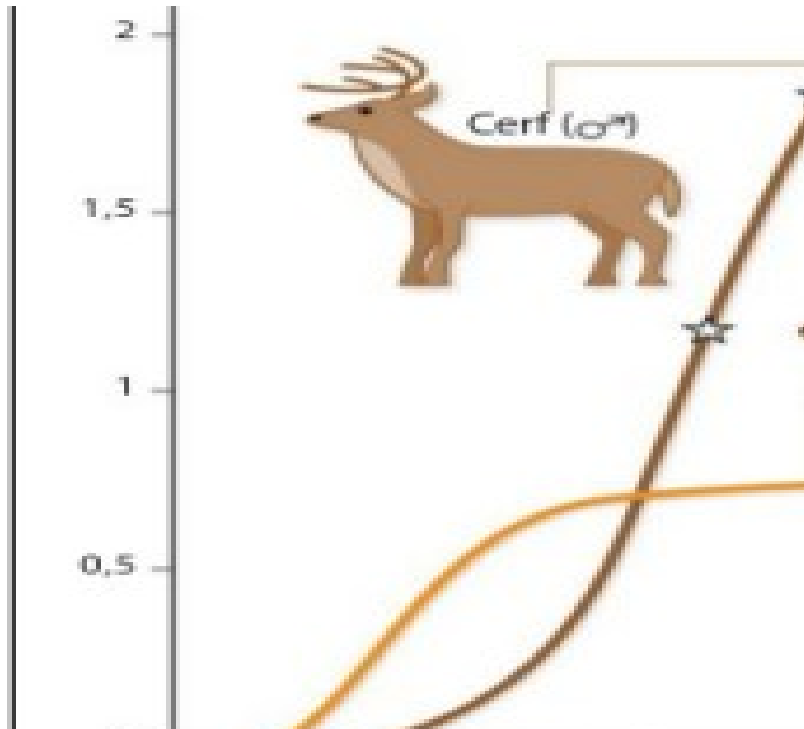


3. La sélection naturelle peut maintenir ou réduire le polymorphisme de la population

3.1 la sélection directionnelle réduit le polymorphisme

Lorsqu'un allèle est préférentiellement sélectionné par rapport à un ou plusieurs autres, comme dans le cas de la phalène du Bouleau, **on parle de sélection directionnelle.**

La sélection sexuelle est également **directionnelle** puisqu'elle favorise certains traits chez les mâles (grandes mandibules chez les Lucanes, masse et bois chez les cerfs, plumage du paon ...)



3.2 la sélection balancée maintien le polymorphisme

Lorsque la sélection tend à maintenir la diversité des allèles, on parle de **sélection balancée**.

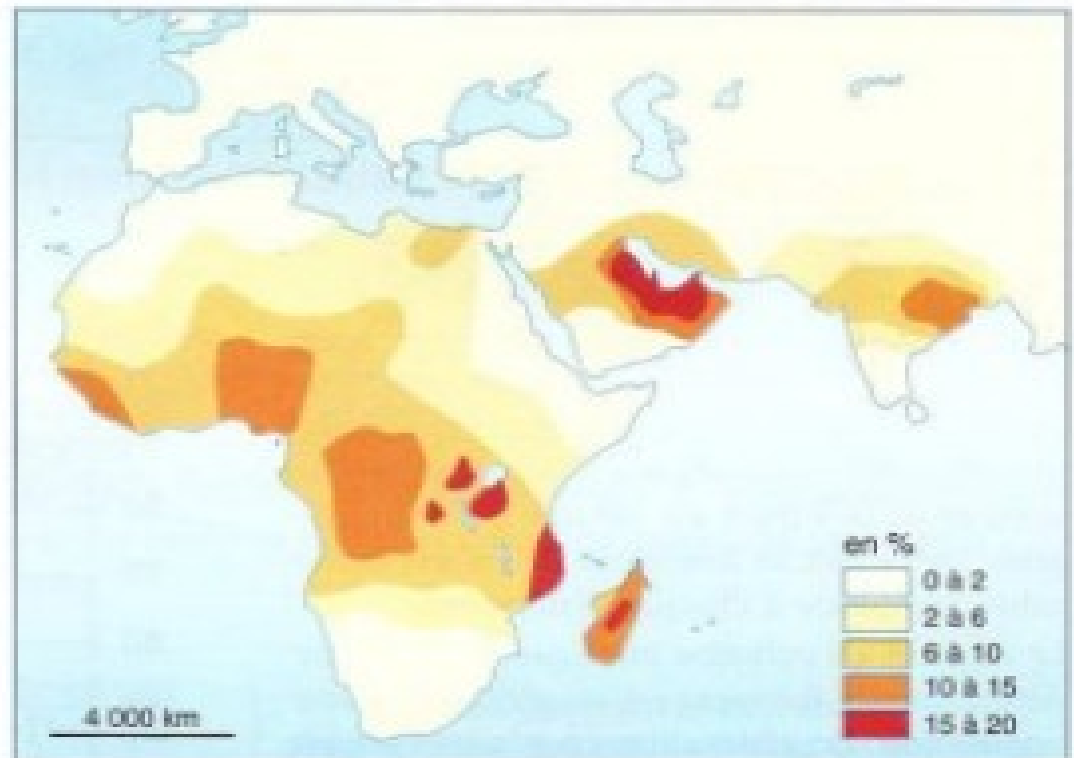
- La sélection balancée peut favoriser l'hétérozygotie, exemple de la drépanocytose et du paludisme

document 11 : avantage de l'hétérozygotie dans la résistance au paludisme

Il s'agit d'une maladie génétique récessive. L'allèle β^S de la chaîne β de l'hémoglobine. La drépanocytose est caractérisée par une déformation des globules rouges, accompagnée d'une anémie sévère. Des occlusions vasculaires sont plus fréquentes : l'espérance de vie est diminuée (beaucoup meurent jeunes).

Les hétérozygotes (β^S/β^A) produisent à la fois l'hémoglobine S et de l'hémoglobine A (normale) et ne sont pas malades.

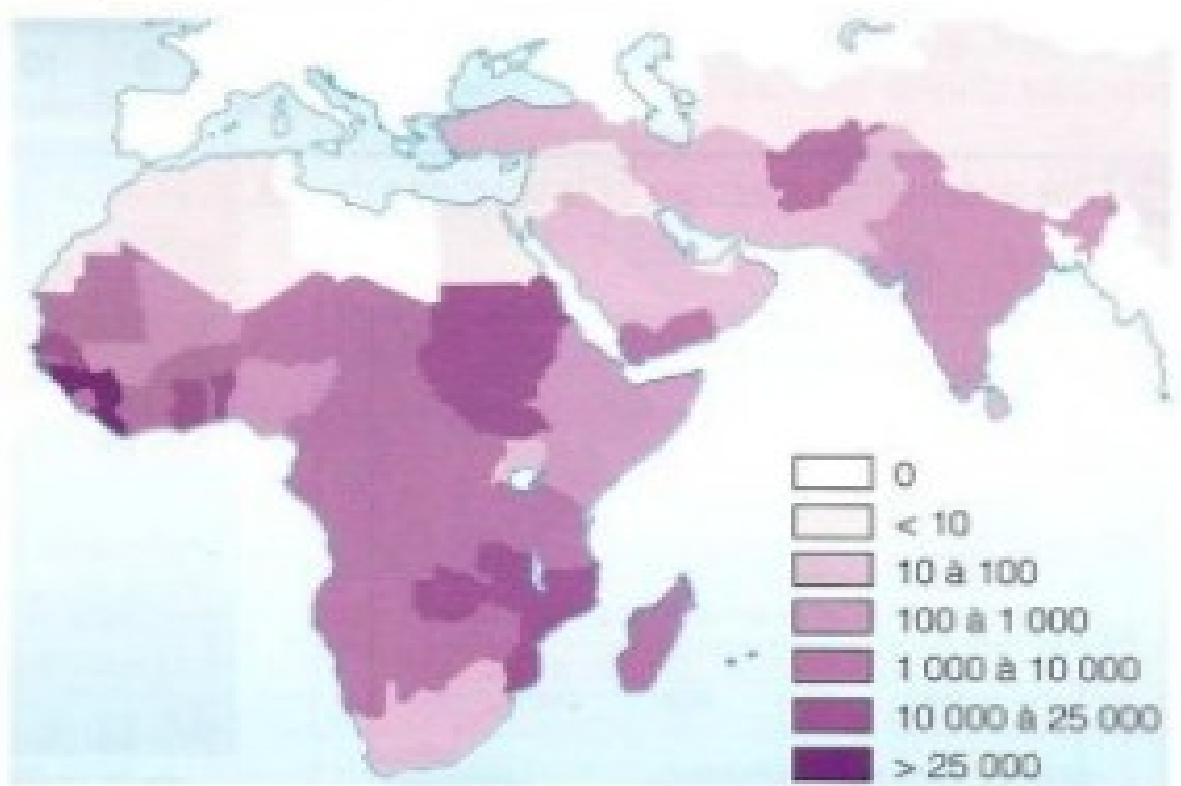
Dans les régions où le paludisme est endémique, la fréquence de l'allèle β^S est élevée (jusqu'à 25 % de la population (et même plus dans certaines régions d'Afrique)).



Fréquence de l'allèle β^S .

La maladie due à un parasite (le *Plasmodium*) qui se développe dans le sang. Ce parasite unicellulaire passe une partie de son cycle de vie dans certains insectes (les anophèles) qui vivent dans les zones intertropicales, chaudes et humides. On contracte la maladie par la piqûre d'un anophèle qui a transmis le parasite dans le sang humain.

Un des principaux fléaux mondiaux, elle cause entre 1,5 et 2,5 millions de pertes de vies par an, dont un grand nombre d'enfants de moins de 5 ans.



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

Ainsi, au Nigeria, on a observé une fréquence de l'allèle β^S atteignant 0,12. Sur un échantillon de 12387 personnes, 9365 étaient $[Hb^A]$, 2993 $[Hb^A/Hb^S]$ et 29 $[Hb^S]$. On peut estimer les valeurs sélectives de chaque génotype en comparant les fréquences observées à celles attendues sous le modèle de Hardy-Weinberg. Le tableau ci-après résume les calculs :

	β^A/β^A	β^A/β^S	β^S/β^S
Nombre observé	9365	2993	29
Fréquence observée	0,7560	0,2416	0,0023
Fréquence allélique	$\beta^A = 0,8768$		$\beta^S = 0,1232$
Fréquence attendue H-W	0,7688	0,2160	0,0152
Taux de survie relative	0,98	1,12	0,15
Valeur sélective relative	0,88	1	0,13

➤ La sélection balancée peut être fréquence-dépendante

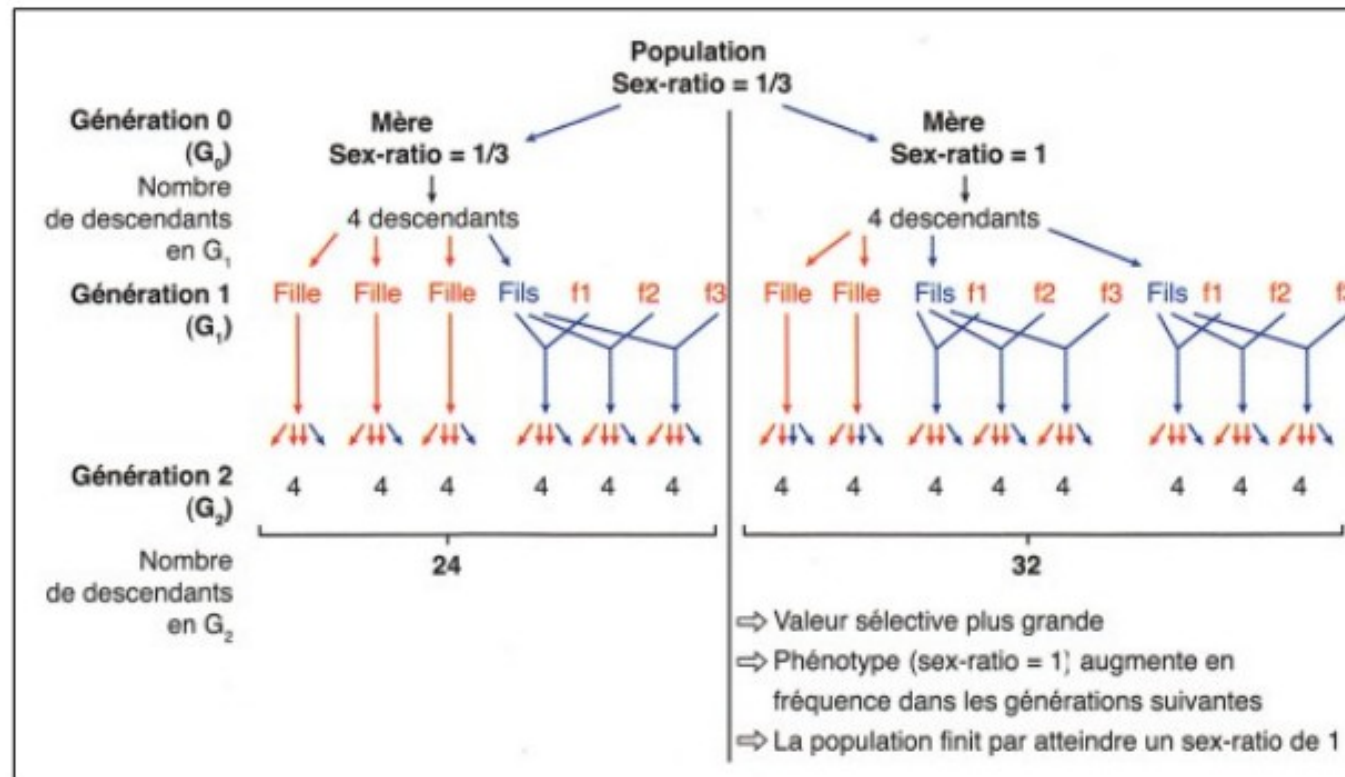
document 12 : cas du maintien du sex ratio autour de 1, principe de Fischer (1930)

Selon le principe de Fischer (1930), supposons une population où les naissances mâles soient moins fréquentes que les naissances femelles (sex ratio = 1/3). Un nouveau-né mâle a alors des chances d'accouplement plus élevées qu'une nouveau-née femelle. Par conséquent il peut s'attendre à avoir plus de descendants (qu'une femelle).

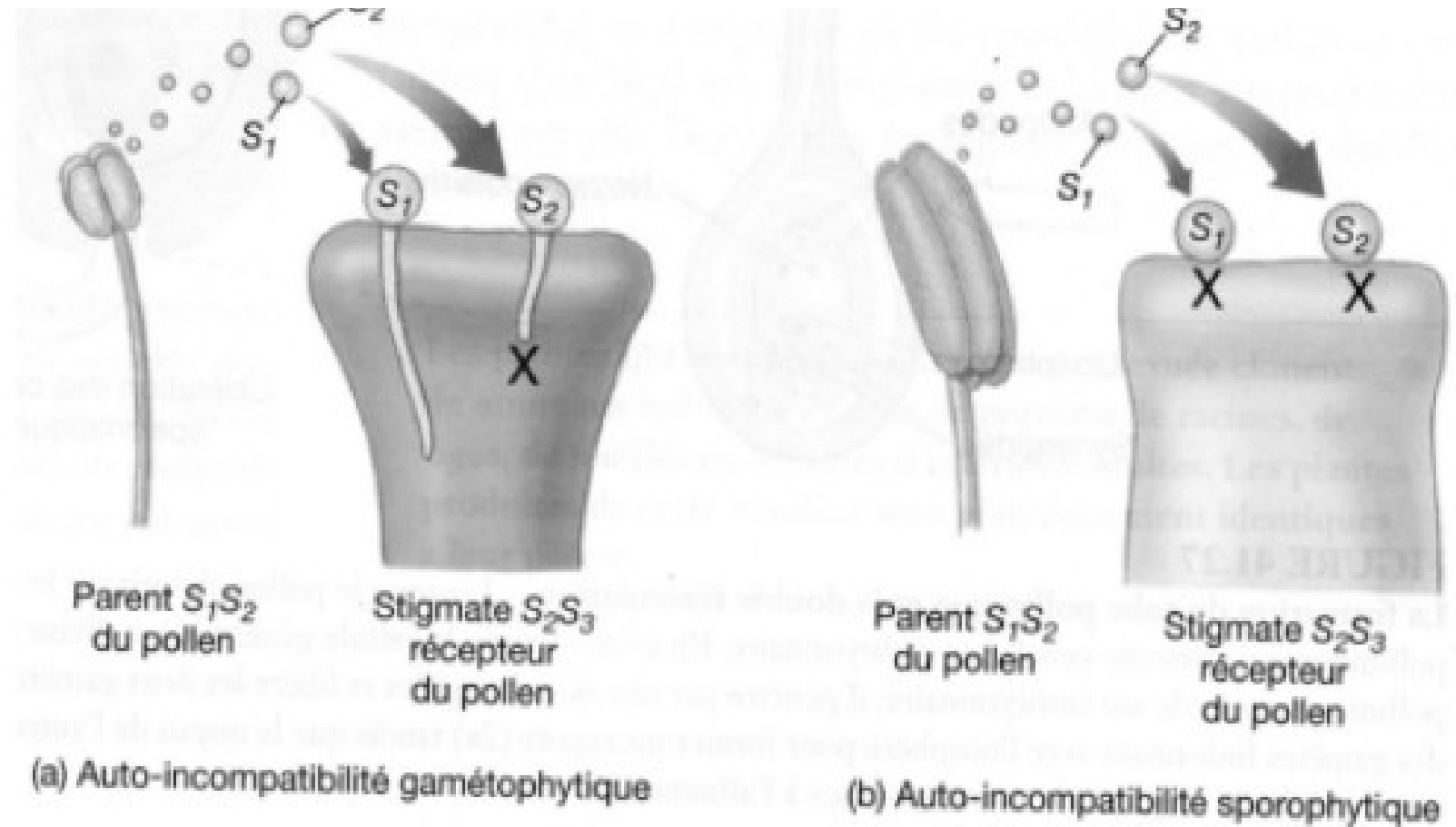
L'apparition au sein de la population de parents génétiquement disposés à produire des mâles ont tendance à avoir un nombre de petits enfants plus élevé que la moyenne et les naissances mâles deviennent plus fréquentes.

Lorsque le sexe-ratio s'approche de 1:1, l'avantage donné à la production de mâles diminue jusqu'à disparaître complètement.

Ce raisonnement est identique si les rôles des femelles et des mâles sont inversés.



Document 13 : exemple du locus S des Angiospermes





Soit une population où l'allèle S très majoritaire,

→ Un grain de pollen S1 a une faible probabilité de produire une descendance

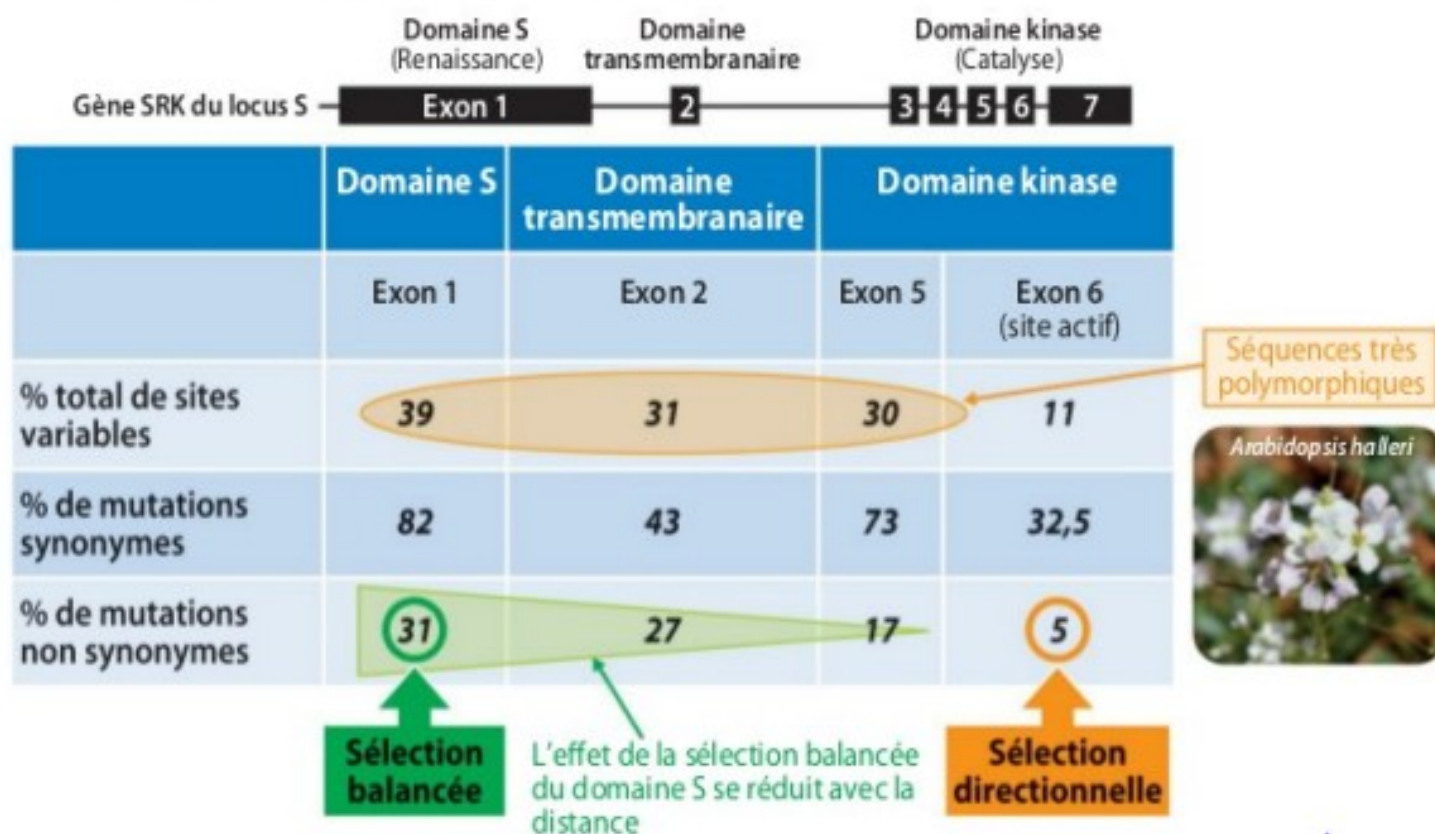
→ Sa valeur sélective est donc très faible

→ A contrario, pour les autres allèles S, valeur sélective élevée : **avantage du génotype rare aussi appelée sélection fréquence dépendante négative**

→ **Au fil des générations la** fréquence de l'allèle S1 diminue, sa valeur sélective augmente

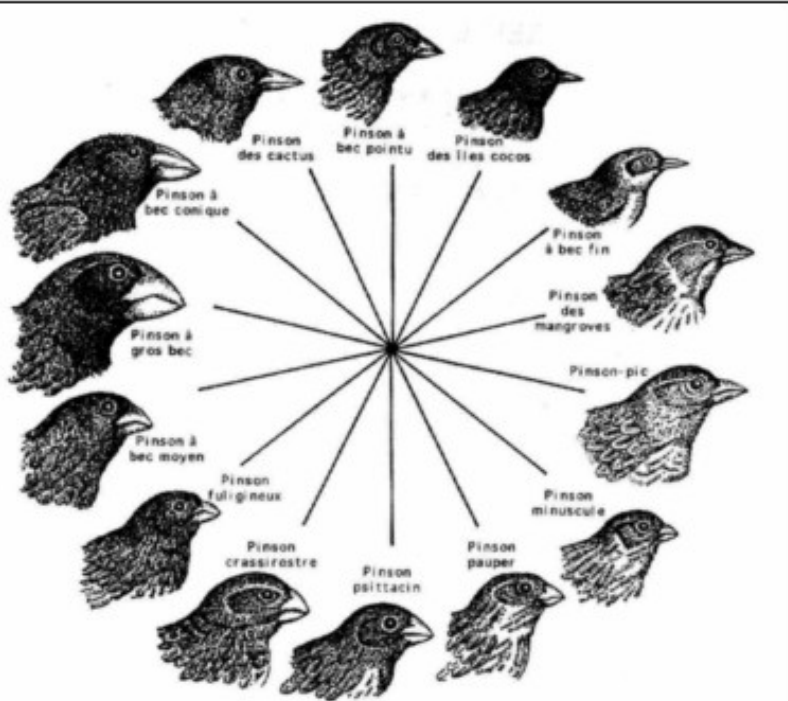
➤ Dans le cas de l'auto incompatibilité sporophytique, comme chez les Brassicacées telles que *Arabidopsis*, le polymorphisme d'une protéine kinase du locus S a été analysée. Le locus S est un site hyper variable, bien que le taux de mutation ν soit tout à fait normal.

Document 13 : exemple du locus S des Angiospermes



4. la plus ou moins grande variabilité du milieu peut influencer le type de sélection

document 14 : la radiation adaptative des pinsons de Darwin aux Galapagos



La radiation adaptative des pinsons de Darwin aux Galapagos
(d'après Grant, 1991).

La dispersion de la population colonisatrice il y a 1 à 5 millions d'années entre des îles offrant des habitats et des ressources différents a favorisé une spéciation intense qui a donné naissance à treize espèces morphologiquement et écologiquement différentes.

d'après Ecologie générale, Barbault

On observe sur les îles Galapagos, au large de l'équateur, 13 espèces de pinsons dérivant toutes d'un ancêtre commun qui aurait colonisé l'archipel il y a quelques millions d'années, il s'agit d'un exemple typique de radiation adaptative.

Pour comprendre ce processus de spéciation, Peter et Rosmary Grant dans les années 1970 ont étudié deux populations de pinsons actuelles soumises à la sélection naturelle.

Sur une des îles, la Grande Daphné, le climat est soumis à des variations hygrométriques (de la teneur de l'atmosphère en humidité) qui sont reliées au déplacement d'un courant marin du Pacifique : El Niño. En 1976, ils ont mesuré la taille des becs des pinsons de cette île. L'espèce Geospiza fortis possède un gros bec, alors que l'espèce Geospiza scandens possède un petit bec. Les « gros bec » se nourrissent de grosses graines, alors que les « petit bec » se nourrissent de petites graines. Afin de suivre la taille des populations, les chercheurs les ont bagués.

En 1977, les îles ont été frappées par une forte sécheresse, ce qui a affecté la fructification des végétaux et donc la production de graines. Les deux

espèces de pinsons ont donc vu le nombre de leur reproduction diminuer et nombre de leur portée mourir. Cependant le nombre de grosses graines est devenu relativement plus important que celui des petites graines. Ainsi la population des « gros bec » s'est développée au détriment des « petit bec ». En 1978, la végétation des îles fut luxuriante du fait de l'abondance des pluies. Le nombre des petites graines était alors important et proportionnellement plus important que celui des grosses graines : les pinsons « petit bec » se reproduisirent rapidement. De fait, la proportion relative des populations des deux espèces de pinsons semble être dépendante des facteurs climatiques.

→ A partir des tableaux suivants, construire les courbes correspondants au nombre de Pinsons sur l'île de la Grande Daphné, en fonction de la taille du bec (population totale : 2000 individus) et conclure sur les différents types de sélection possible en fonction de la variabilité du milieu à l'aide du document 15.

♣ Nombres de Pinsons recensés sur l'île de la Grande Daphné, en fonction de la taille du bec (population totale : 2000 individus)

A : observations réalisées pour une année pluvieuse

Nombre de pinsons	1	7	47	193	452	600	452	193	47	7	1	0	0	0
taille du bec en mm	6.5	7	7.5	8	8.5	9	9.5	10	10.5	11	11.5	12	12.5	13

B : observations réalisées pour une année de sécheresse

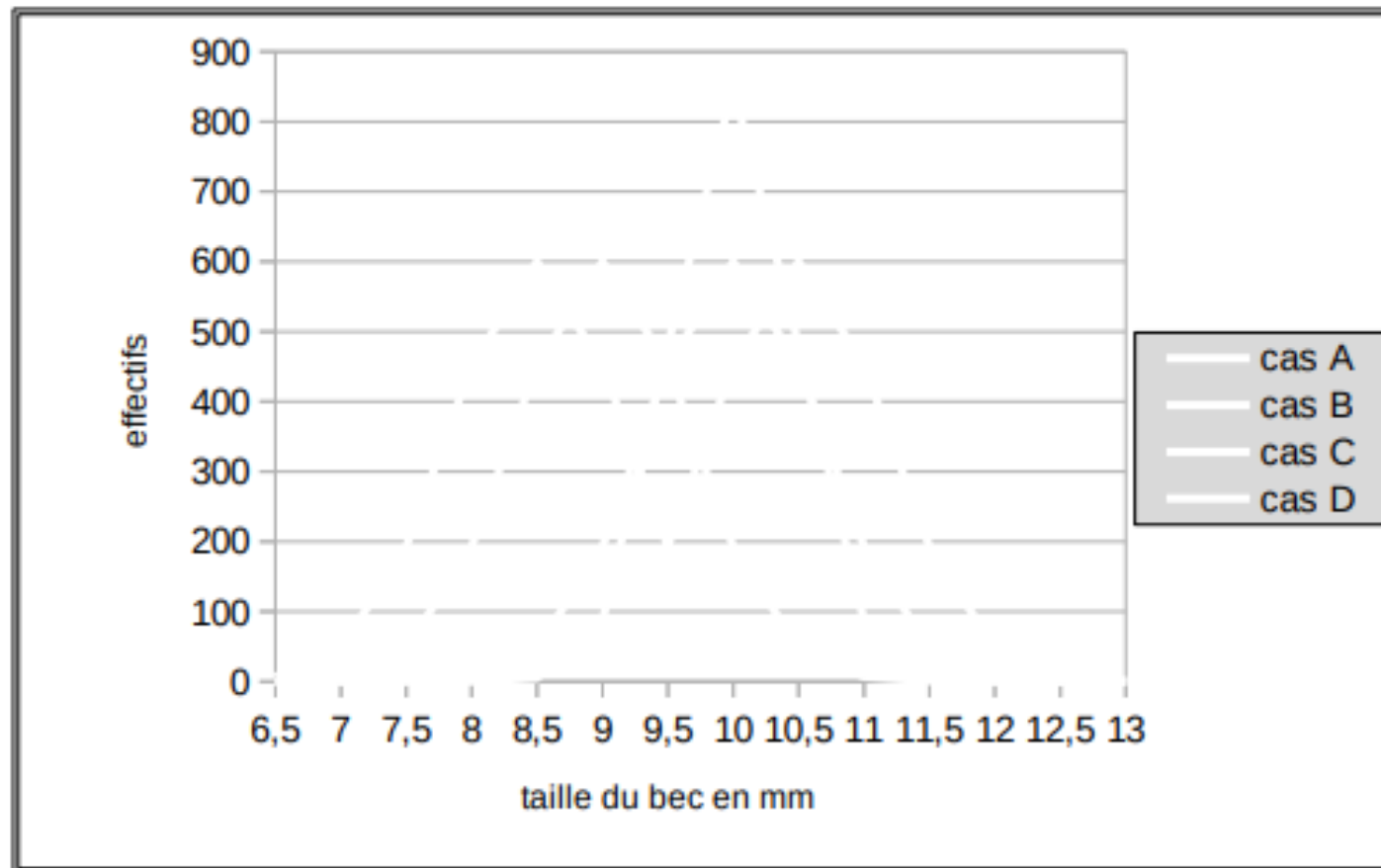
Nombre de pinsons	0	0	1	7	47	193	452	600	452	193	47	7	1	0
taille du bec en mm	6.5	7	7.5	8	8.5	9	9.5	10	10.5	11	11.5	12	12.5	13

C : effectifs estimés dans le cas où la sécheresse perdurerait plusieurs années :

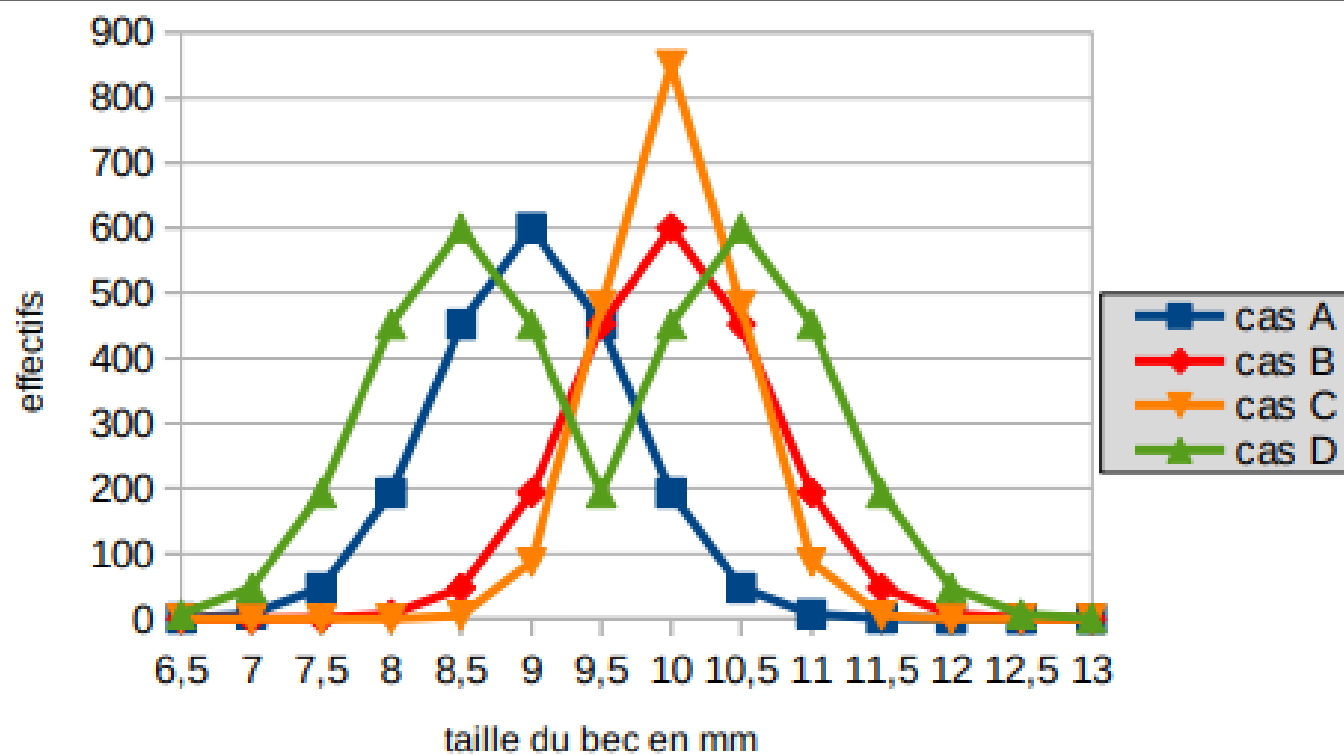
Nombre de pinsons	0	0	0	0	5	87	481	850	481	87	5	0	0	0
taille du bec en mm	6.5	7	7.5	8	8.5	9	9.5	10	10.5	11	11.5	12	12.5	13

D : effectifs estimés dans le cas hypothétique où deux sortes de végétations existeraient sur l'île : l'une luxuriante et l'autre sèche :

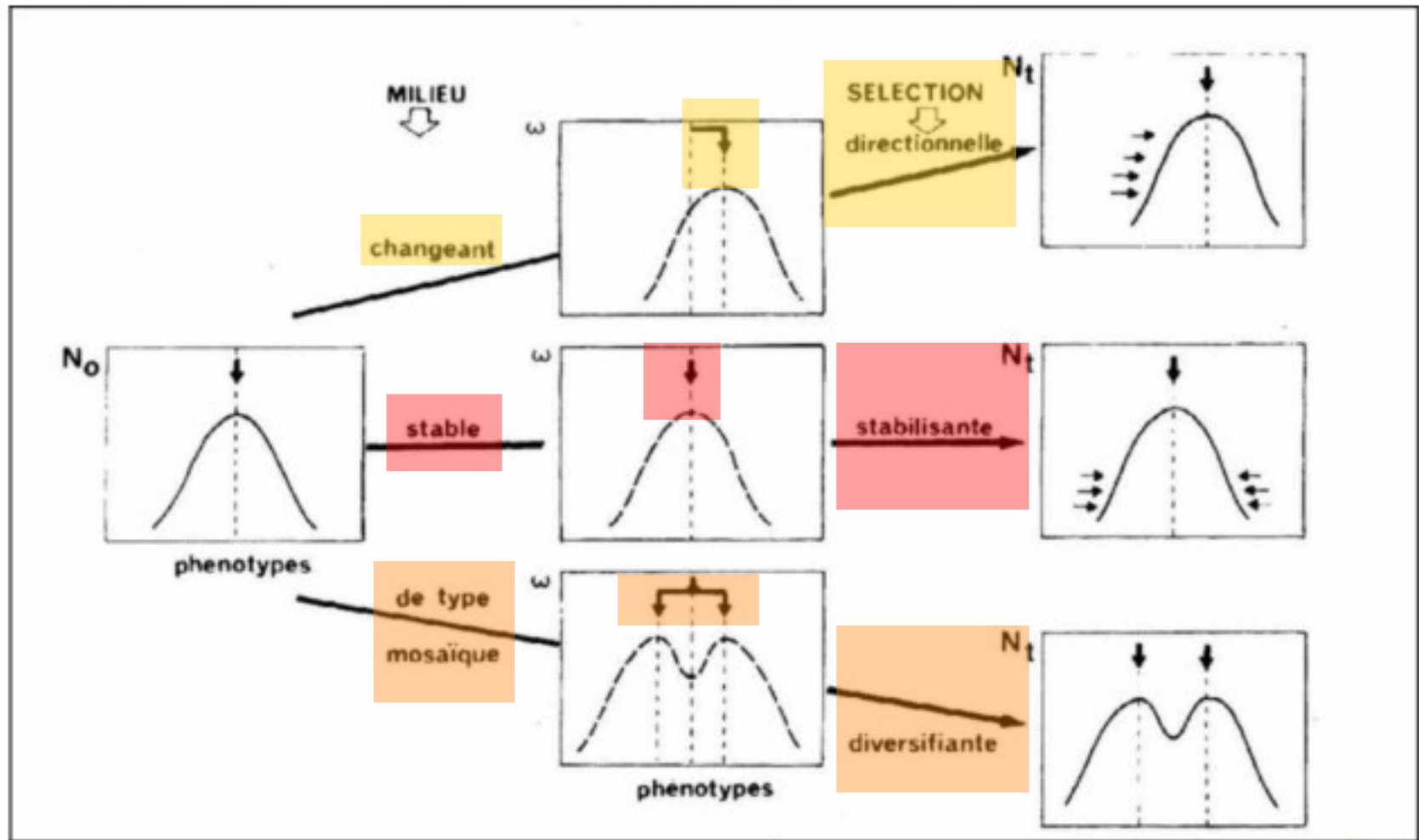
Nombre de pinsons	7	47	193	452	600	452	193	452	600	452	193	47	7	1
taille du bec en mm	6.5	7	7.5	8	8.5	9	9.5	10	10.5	11	11.5	12	12.5	13



graphiques des effectifs de pinsons observés en fonction de la taille de leurs becs
selon les différents types de végétations présentes sur l'île



document 15 : la stabilité du milieu influence le type de sélection



Représentation schématique des trois types de sélection :

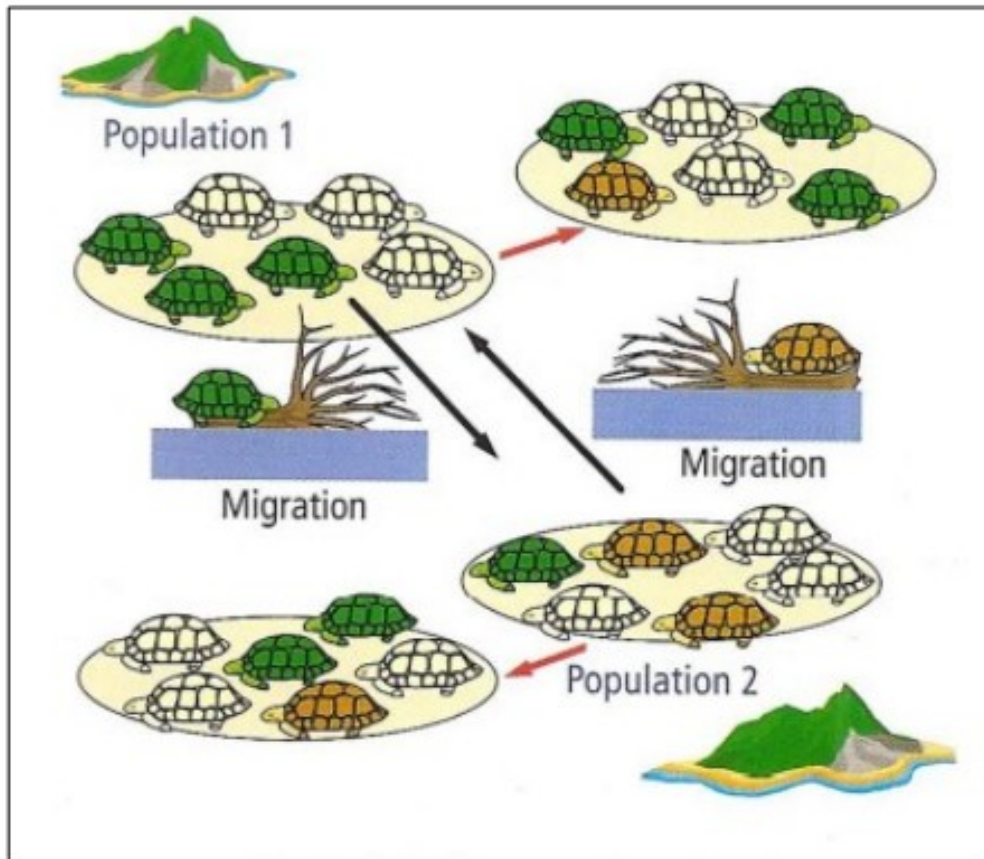
1. La sélection directionnelle, qui agit en milieu changeant déplace le phénotype modal ;
2. La sélection stabilisante, qui opère en milieu stable, maintient constamment le phénotype modal ;
3. La sélection diversifiante, qui survient en milieu de type mosaïque, provoque l'apparition de plusieurs phénotypes modaux.

N_0 et N_t , effectifs aux temps t_0 et t ; ω , valeurs sélectives.

d'après Ecologie générale, Barbault

5. Les migrations ont tendance à homogénéiser les fréquences alléliques des populations

document 16 : les migrations atténuent les effets de la sélection sur les fréquences alléliques (d'après Harry 2008)



→ En quoi les migrations atténuent les effets de la sélection sur les fréquences alléliques ?

À une échelle locale, l'accueil de nouveaux allèles pourra être un apport de variabilité.

À une échelle globale, les migrations ont tendance à homogénéiser les fréquences alléliques des populations en contact, limitant les effets locaux de la sélection (ou de la dérive génétique, cf infra) e, uniformisant le polymorphisme.

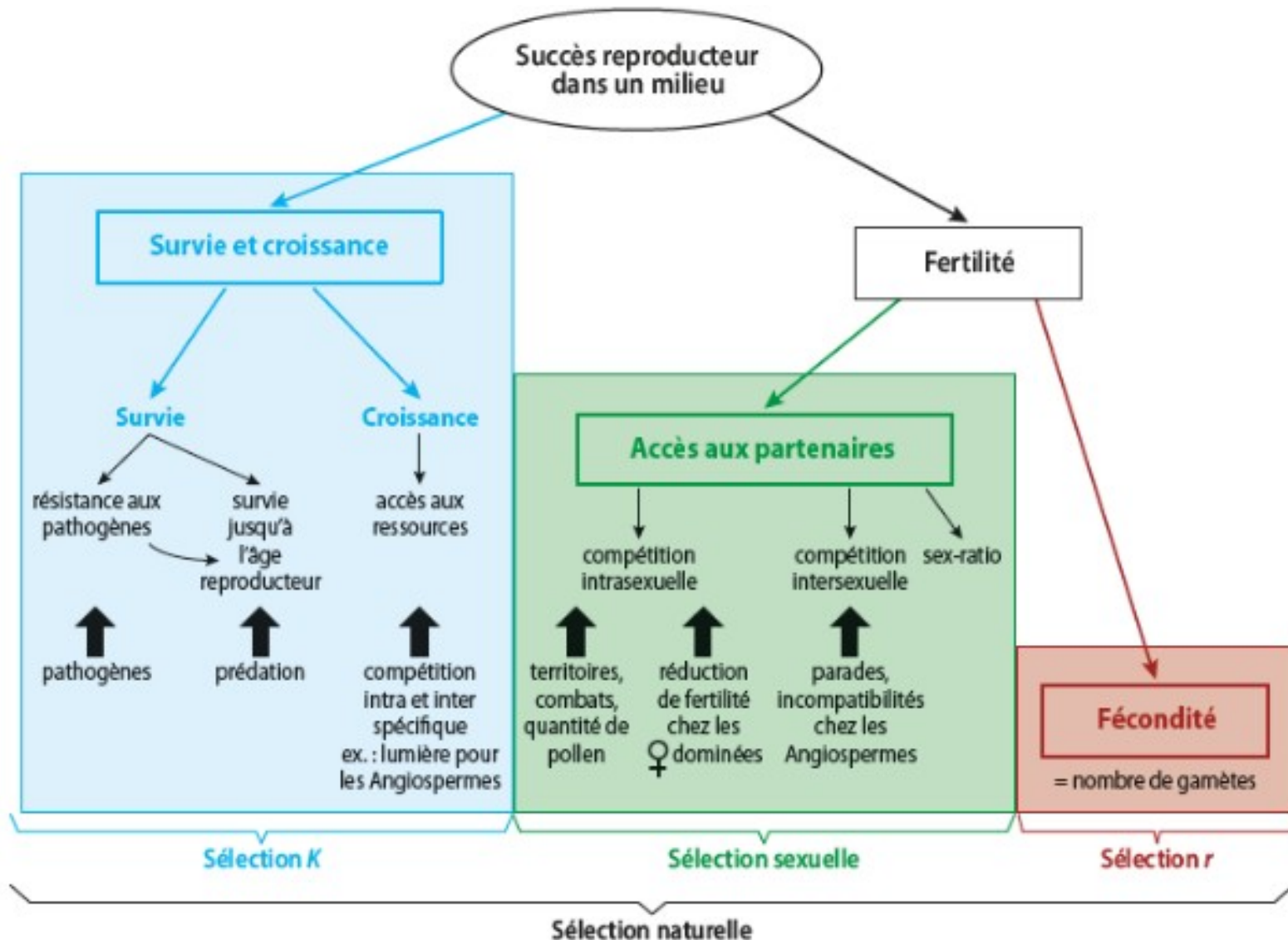
L'environnement ne détermine pas l'apparition des mutations
MAIS
exerce une pression de sélection en favorisant certains génotypes,
appelés alors écotypes les plus adaptés à ce milieu.

La sélection naturelle exerce donc un tri allélique en fonction de l'environnement et
implique nécessairement trois conditions :

- **la population doit présenter une *variation interindividuelle* de quelques traits**
- **ce trait doit être *lié au succès reproductif ou à la survie c'est à dire avoir une bonne valeur sélective***
- **ce trait doit être *transmissible héréditairement*.**

On parle de
sélection positive lorsque on a fixation de l'allèle avantageux, $F(A)$ proche de 1
sélection négative lorsqu'elle entraîne l'élimination de l'allèle délétère, $F(A)$ proche de 0

document 17 : la valeur sélective d'un trait dépend de son environnement biotique et abiotique.



III. La dérive génétique est l'autre force majeure de la modification des fréquence alléliques

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

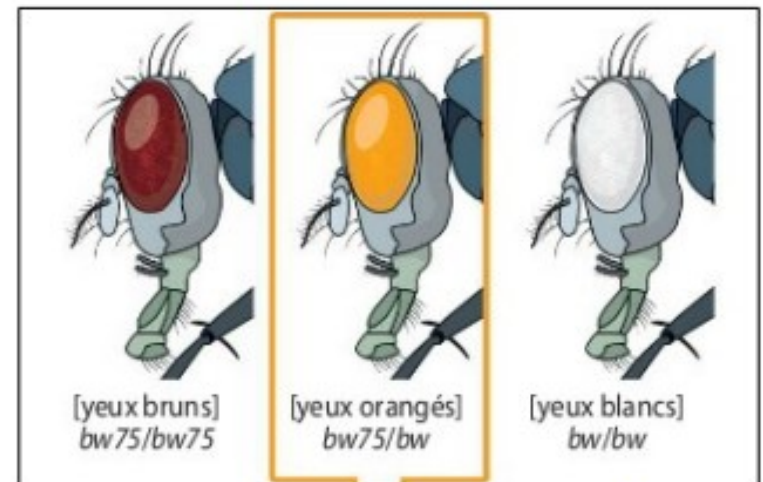
1. approche expérimentale de Buri (1956)

document 18 : approche expérimentale de la dérive génétique par Buri, 1956

En 1956, le généticien Peter BURI publie une étude menée sur des Drosophiles *Drosophila melanogaster*.

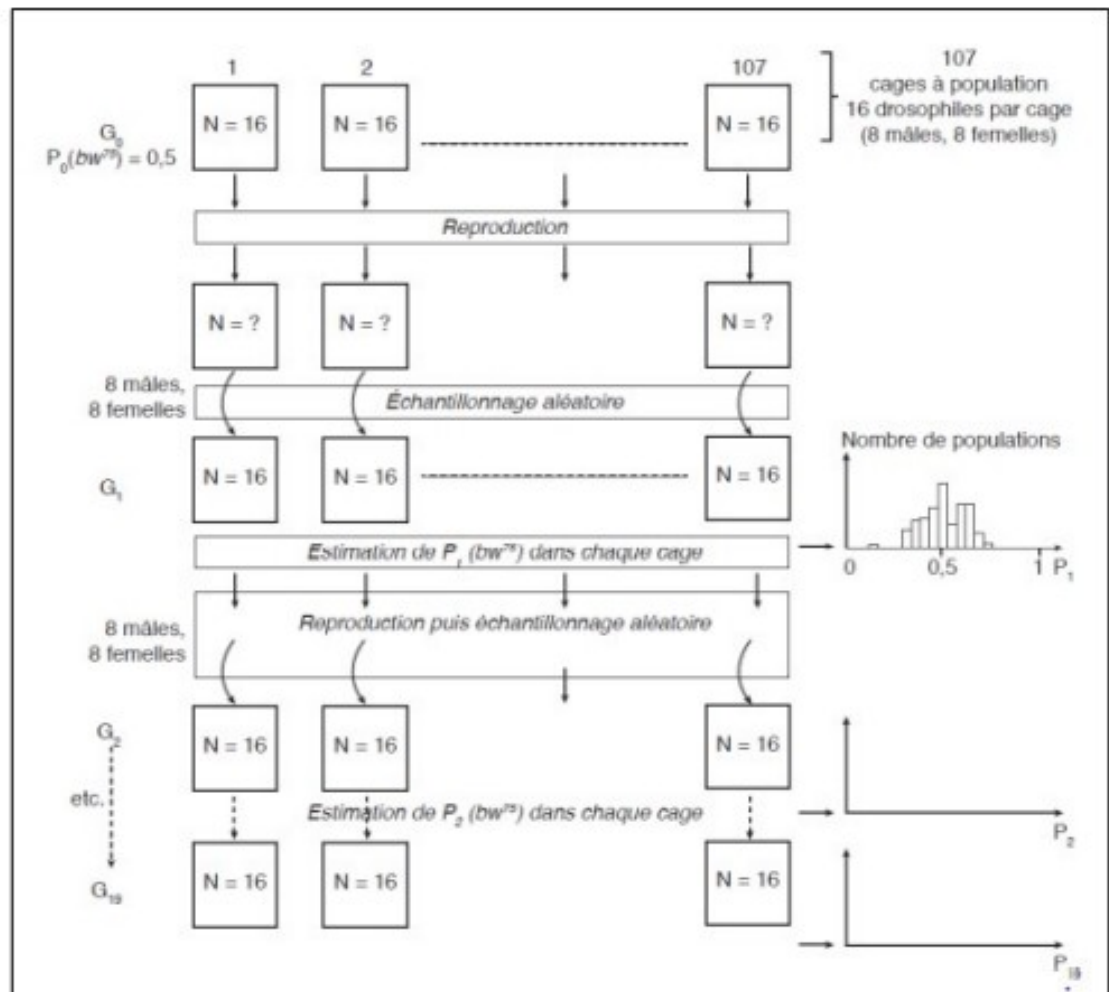
Il étudie un caractère monogénique, la couleur des yeux, dont il démontre préalablement qu'il n'est pas soumis à la sélection puisque les deux allèles déterminant la couleur des yeux, *bw75* et *bw*, n'ont aucune conséquence sur la viabilité ou la fertilité quelque soit leur valeur. On dit qu'ils sont neutres.

- les homozygotes *bw75/bw75* ont les yeux bruns
- les homozygotes *bw75/bw* ont les yeux orange vif
- les hétérozygotes *bw75/bw* ont les yeux orange clair.

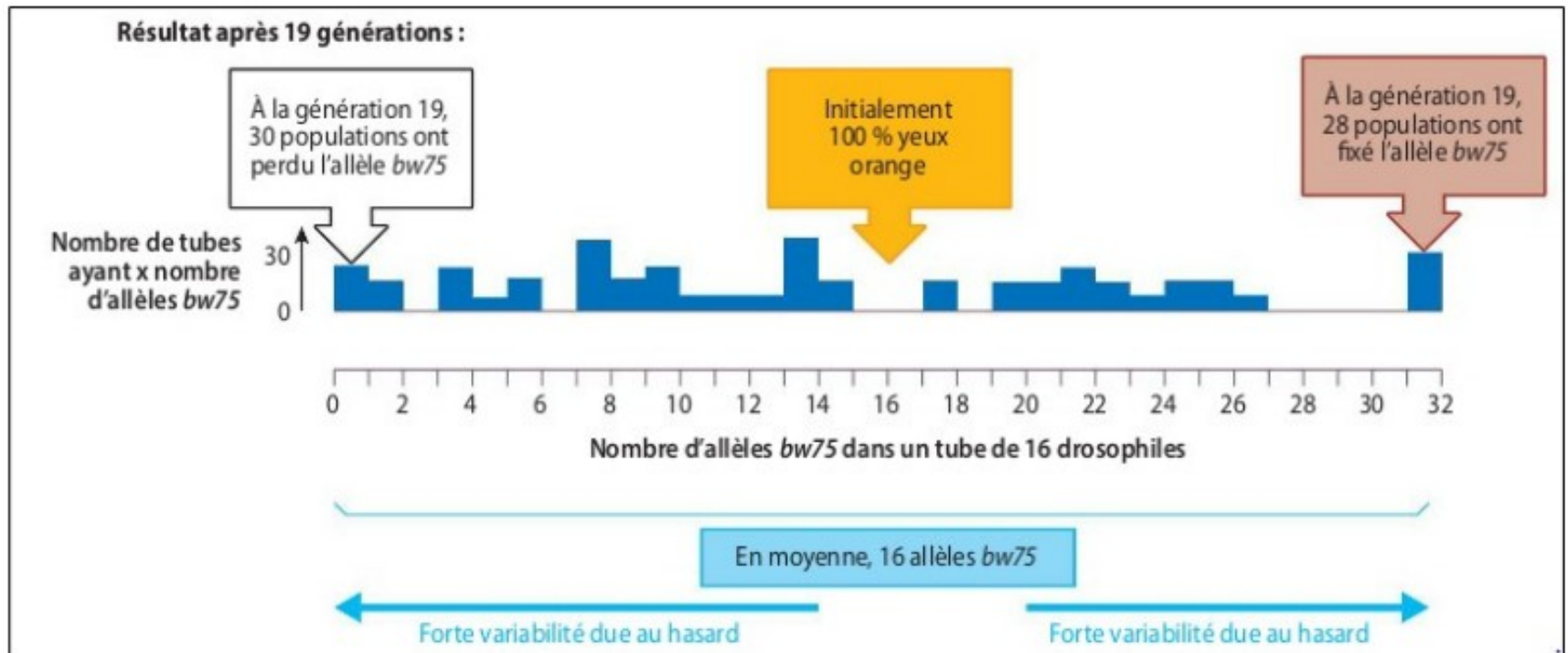


Le scientifique élève alors isolément 107 populations de 16 individus hétérozygote, 8 mâles et 8 femelles, avec une fréquence de chaque allèle égale donc à 0,5.

Enfin, alors que la population croît, 8 mâles et 8 femelles sont prélevés au hasard pour former une nouvelle population de 16 Mouches et l'opération est répétée 19 fois :



Au bout de 20 générations, il observe que :



- les fréquences alléliques initiales ne sont pas maintenues, l'équilibre de H-W n'est donc pas vérifié.
- les fréquences obtenues dans chaque population et entre les générations sont extrêmement variables avec :
 - un maintien des deux allèles dans 49 / 107 populations
 - une fixation du seul allèle *bw75* dans 28/107 populations
 - une fixation du seul allèle *bw* dans 30/107 populations.

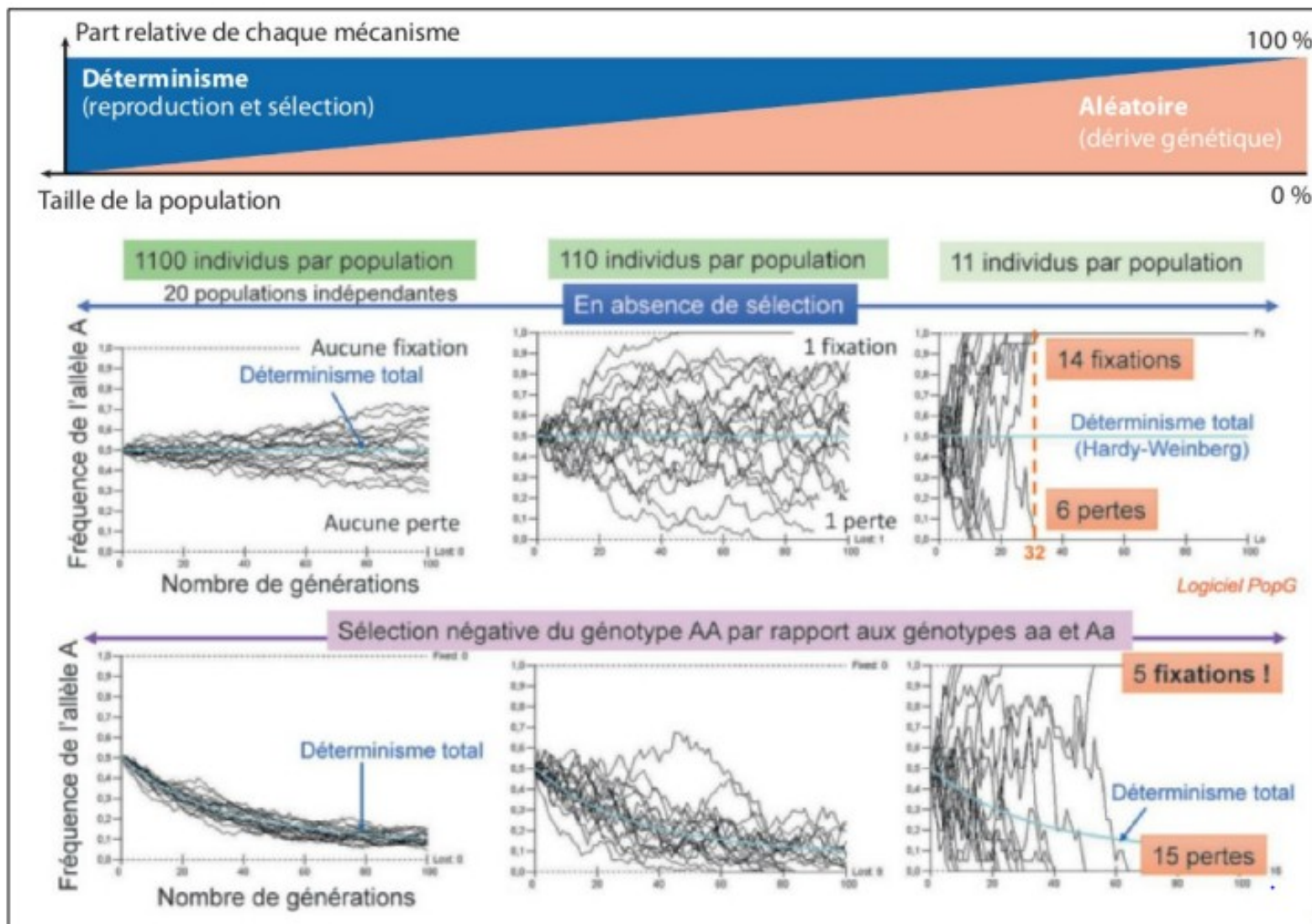
Buri en conclut que les allèles étaient fixés ou éliminés au hasard sans être soumis à la sélection, c'est le concept de dérive génétique.

2. la dérive génétique agit d'autant plus rapidement que la taille de la population est réduite

Document 19 : rapport entre la taille de la population et la dérive génétique

→ Comment agit la dérive génétique en rapport avec la taille de la population ?

→ Que nous apprend le deuxième graphique quand aux allèles fixés par la dérive génétique.



3. notion d'effectif efficace et incidence de la dérive génétique sur les fréquence alléliques

La probabilité de fixation d'un allèle dépend du nombre d'individus reproducteurs le portant et contribuant au pool d'allèles de la génération suivante, quand **N** est petit la variation de la fréquence allélique par dérive génétique est importante.

L'effectif efficace N_e , d'une population est l'effectif permettant d'éviter des variations fortes de fréquences alléliques par dérive génétique, il est déterminé en fonction du nombre de mâles (N_{σ}) et de

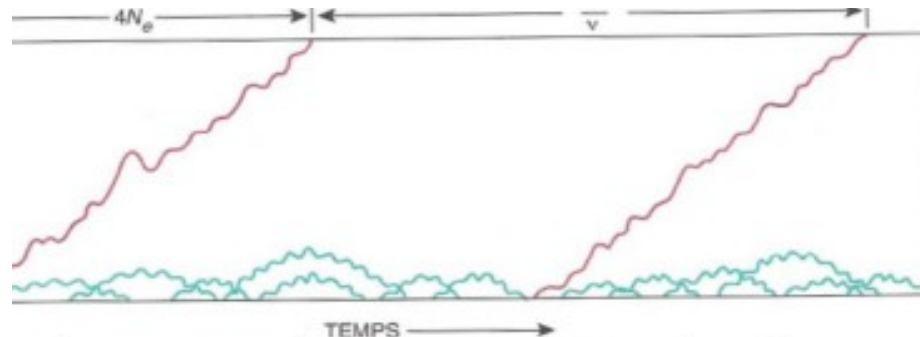
femelles (N_{φ}) reproducteurs :

$$N_e = 4 \frac{N_{\sigma} \times N_{\varphi}}{N_{\sigma} + N_{\varphi}}$$

Prenons l'exemple d'une population caractérisée par un sex-ratio très marqué soit une population de 10 000 individus formée de 8 000 femelles et 2 000 mâles.

Dans ce cas, la population efficace vaut $N_e = 4 \times 2\,000 \times 8\,000 / (2\,000 + 8\,000) = 6\,400$

Si la population passe sous cet effectif, la dérive génétique sera forte.



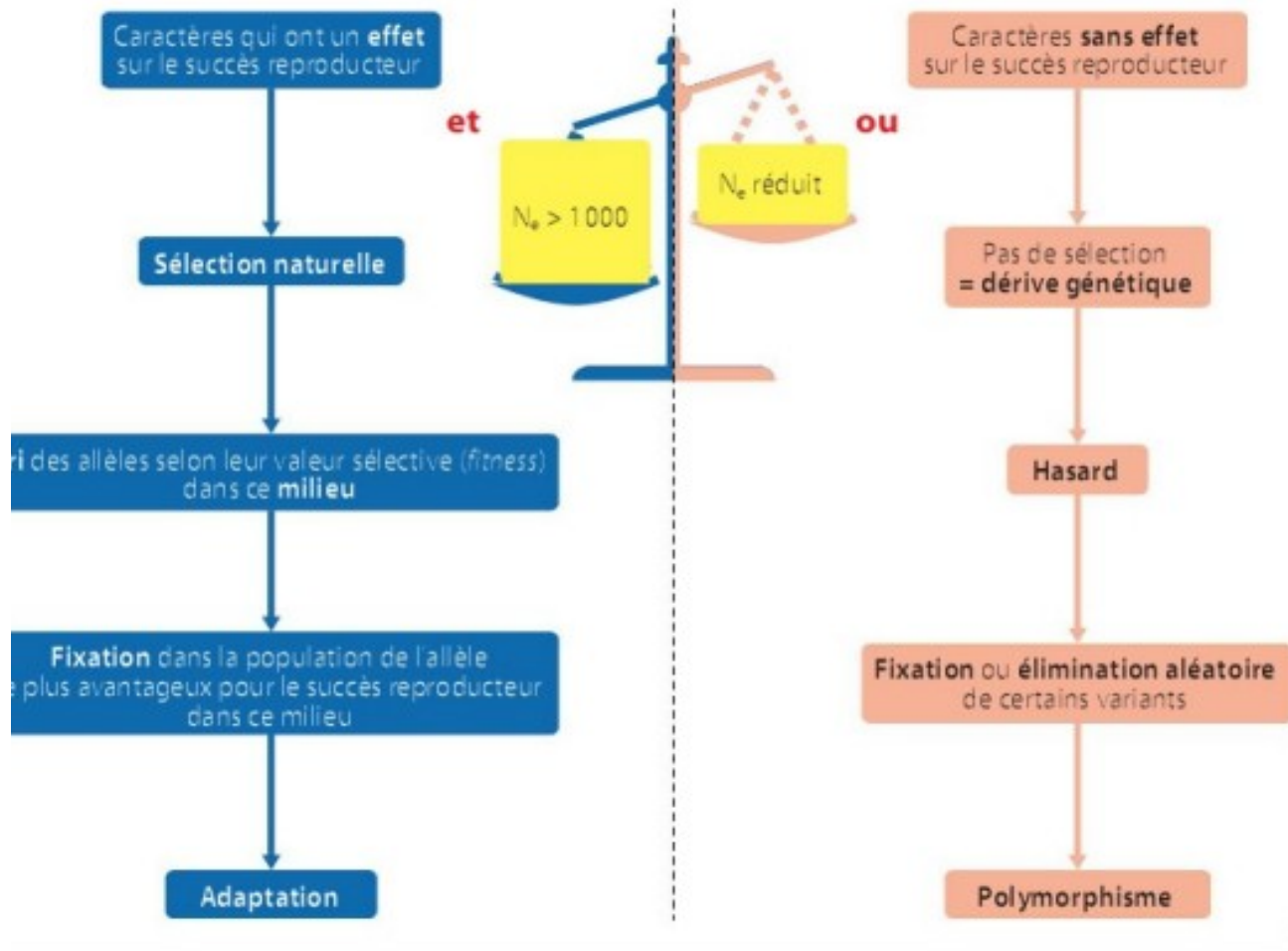
ALLÈLES MUTANTS (GÈNES VARIANTS) apparaissent au hasard dans une population. Leur fréquence fluctue dans le temps; la plupart sont éliminés (courbes vertes), mais ils se répandent dans la population et se fixent: leur fréquence atteint alors 100 pour les allèles qui se fixent (courbes rouges). Les études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

On a établi que la **variation des fréquences alléliques due à la dérive génétique est égale à** :

$$\Delta p = \frac{pq}{2N_e}$$

On peut en déduire que **plus l'effectif efficace N_e est grand est moins la dérive génétique modifie les fréquences alléliques d'une génération à l'autre.**

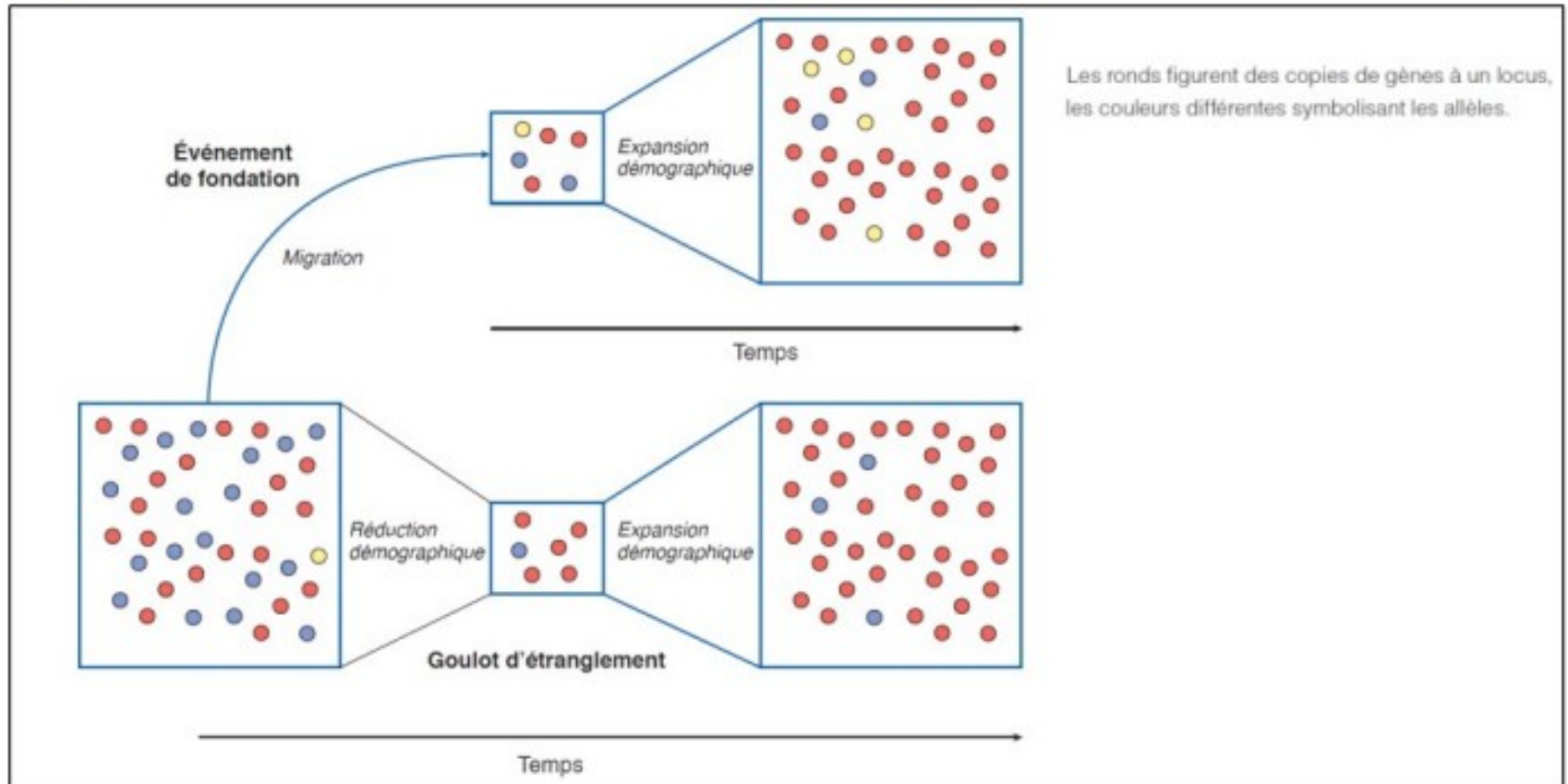
Document 21 : l'équilibre sélection naturelle/dérive génétique dépend de l'effectif efficace



4. les goulots d'étranglement et l'effet fondateur : 2 situations de réduction de taille de la population où la dérive génétique est très active

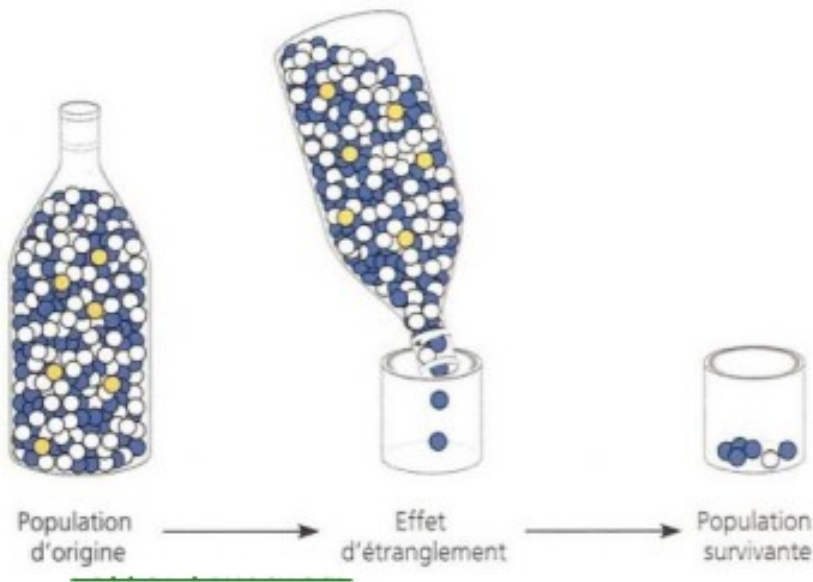
Document 22 : conséquences génétiques des goulots d'étranglement et des événements de fondations

→ Expliquer en quoi la dérive génétique est très active dans les cas des goulots d'étranglement et des événements de fondation.



➤ l'effet goulot d'étranglement ou bottleneck

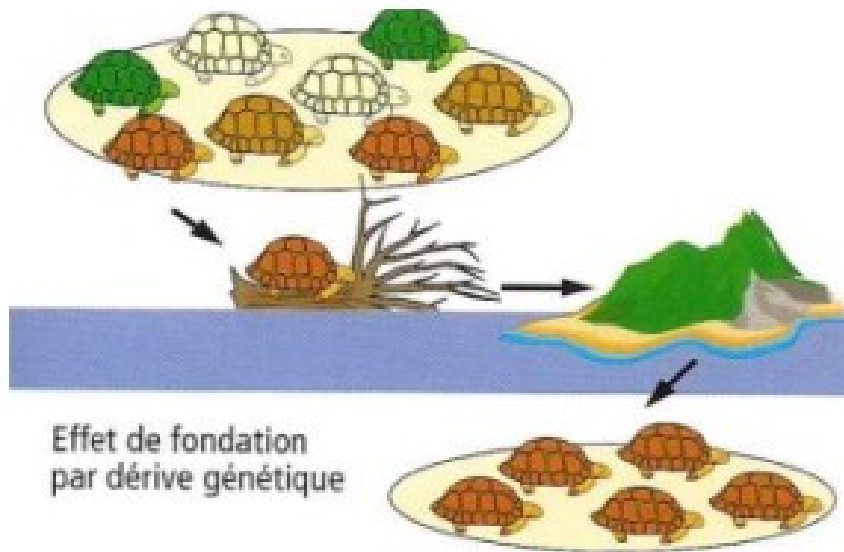
Document 22a : l'effet bottleneck



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

Lorsque, **suite à un événement quelconque** (catastrophe naturelle, accident...), une **population** est **brusquement réduite à quelques individus**, il y a **conservation au hasard d'un pool allélique** alors que de nombreux allèles sont éliminés. Cet effet appelé par analogie goulot d'étranglement diminue brutalement la variabilité génétique de la population dont l'évolution, notamment par dérive se fera à partir de ce nouveau pool d'allèles

Document 22b : l'effet fondateur



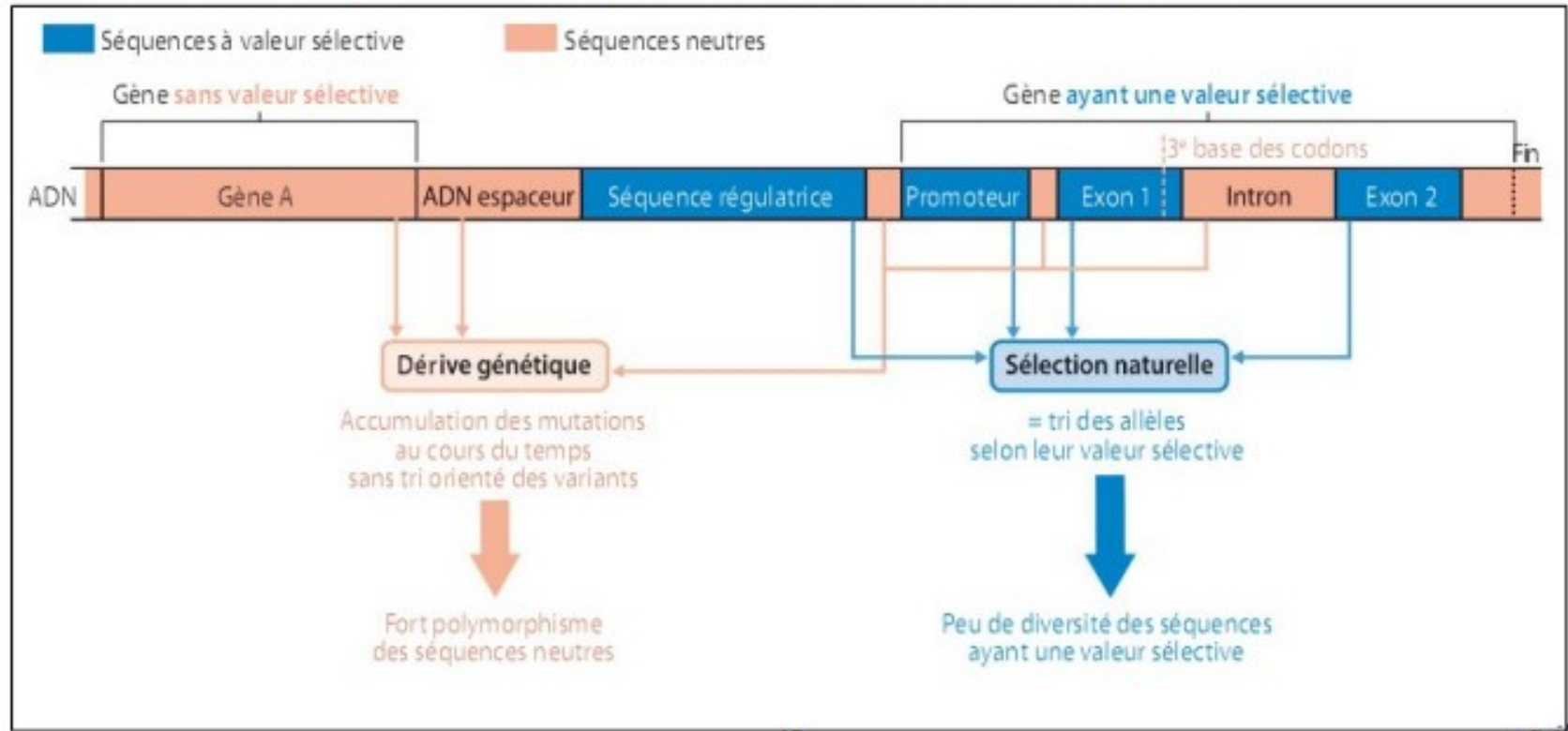
La composition génétique d'une population fille sera différente de celle de la population mère suite à un effet de fondation par une seule femelle fécondée.

Quand une petite population (voire un individu femelle fécondé unique) **migre et arrive sur une nouvelle aire de répartition sans entretenir de liens génétiques avec la population de départ, les allèles présents dans cette petite population constituent un nouveau pool originel** à partir duquel se fera l'évolution de cette population, notamment par dérive.

5. la dérive génétique agit seule sur les traits neutres mais est aussi à l'origine du polymorphisme des traits sélectionnés

document 23 : la dérive génétique agit aussi sur les traits sélectionnés

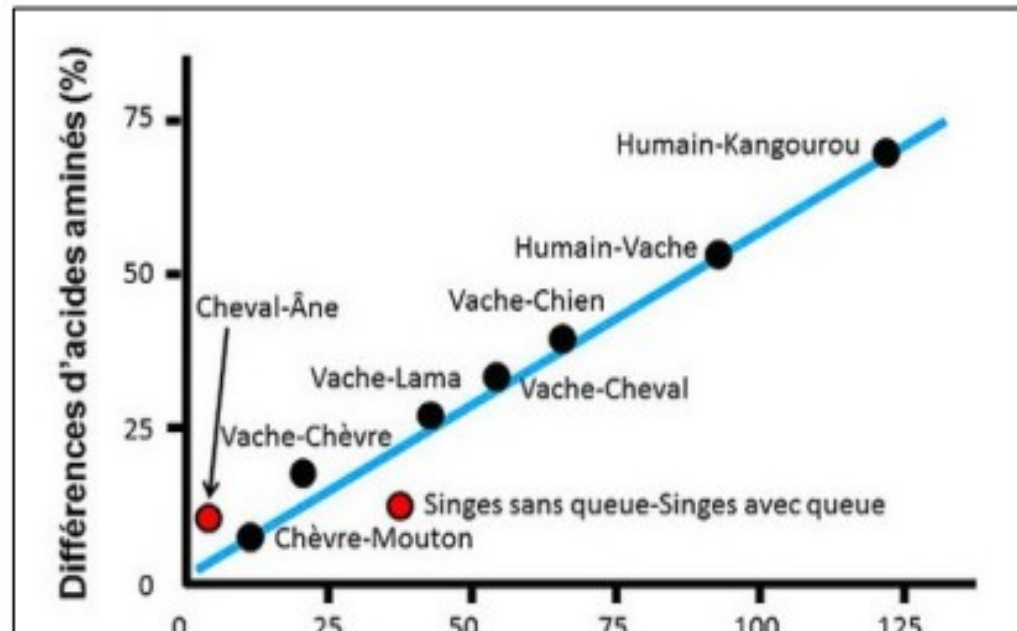
→ *En quoi la dérive génétique agit également sur les traits soumis à la sélection naturelle*



Document 24 : principe de l'horloge moléculaire et son apport dans l'établissement des phylogénies
(modèle adapté de l'étude de Langley et Fitch, 1974)

Des études basées sur des séquences protéiques chez des paires de Mammifères ont montré que les mutations s'accumulent à une vitesse proportionnelle au temps géologique.

Ici, le taux d'évolution moyen est de 0,3 % par million d'années : la comparaison chèvre-mouton (7 % divisé par 14 millions d'années; les chèvres et les moutons ayant évolué indépendamment pendant 7 millions d'années depuis leur dernier ancêtre commun) et la comparaison humain-kangourou (70 % divisé par 240 millions d'années; les humains et les kangourous ayant évolué séparément pendant 120 millions d'années) donnent toutes deux un taux d'évolution de 0,3 % par million d'années.



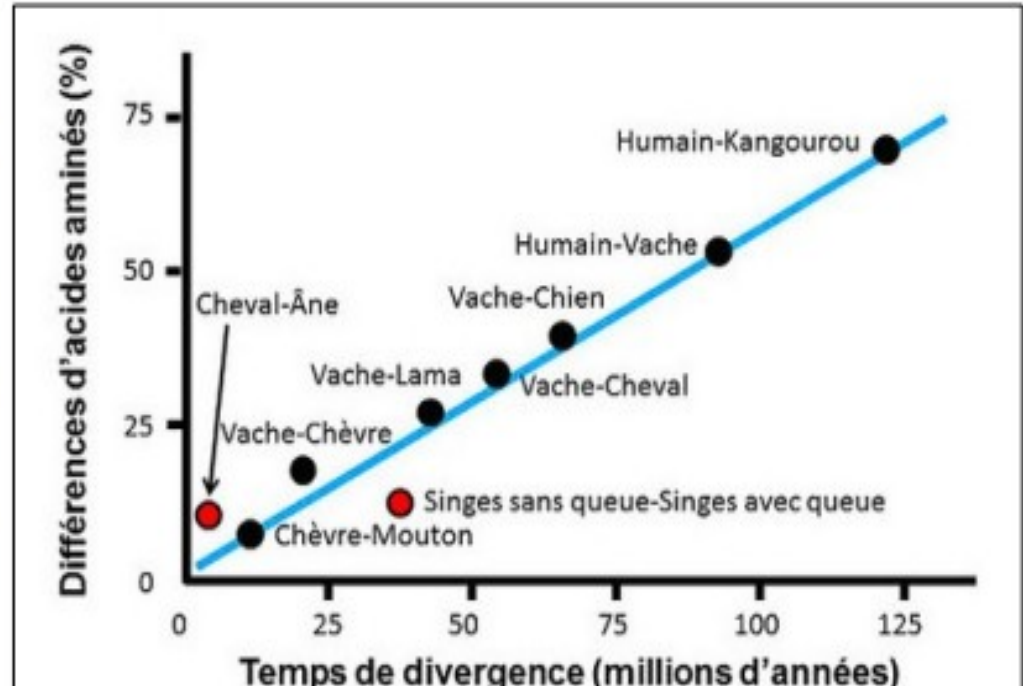
La comparaison des séquences protéiques d'hémoglobines et de cytochrome C des rats et des souris a montré que leurs protéines ont accumulé 24 % de différences.

→ Calculer depuis combien d'années ces deux espèces ont divergé à partir de leur ancêtre commun.

Document 24 : principe de l'horloge moléculaire et son apport dans l'établissement des phylogénies
(modèle adapté de l'étude de Langley et Fitch, 1974)

Des études basées sur des séquences protéiques chez des paires de Mammifères ont montré que les mutations s'accumulent à une vitesse proportionnelle au temps géologique.

Ici, le taux d'évolution moyen est de 0,3 % par million d'années : la comparaison chèvre-mouton (7 % divisé par 14 millions d'années; les chèvres et les moutons ayant évolué indépendamment pendant 7 millions d'années depuis leur dernier ancêtre commun) et la comparaison humain-kangourou (70 % divisé par 240 millions d'années; les humains et les kangourous ayant évolué séparément pendant 120 millions d'années) donnent toutes deux un taux d'évolution de 0,3 % par million d'années.



La comparaison des séquences protéiques d'hémoglobines et de cytochrome C des rats et des souris a montré que leurs protéines ont accumulé 24 % de différences.

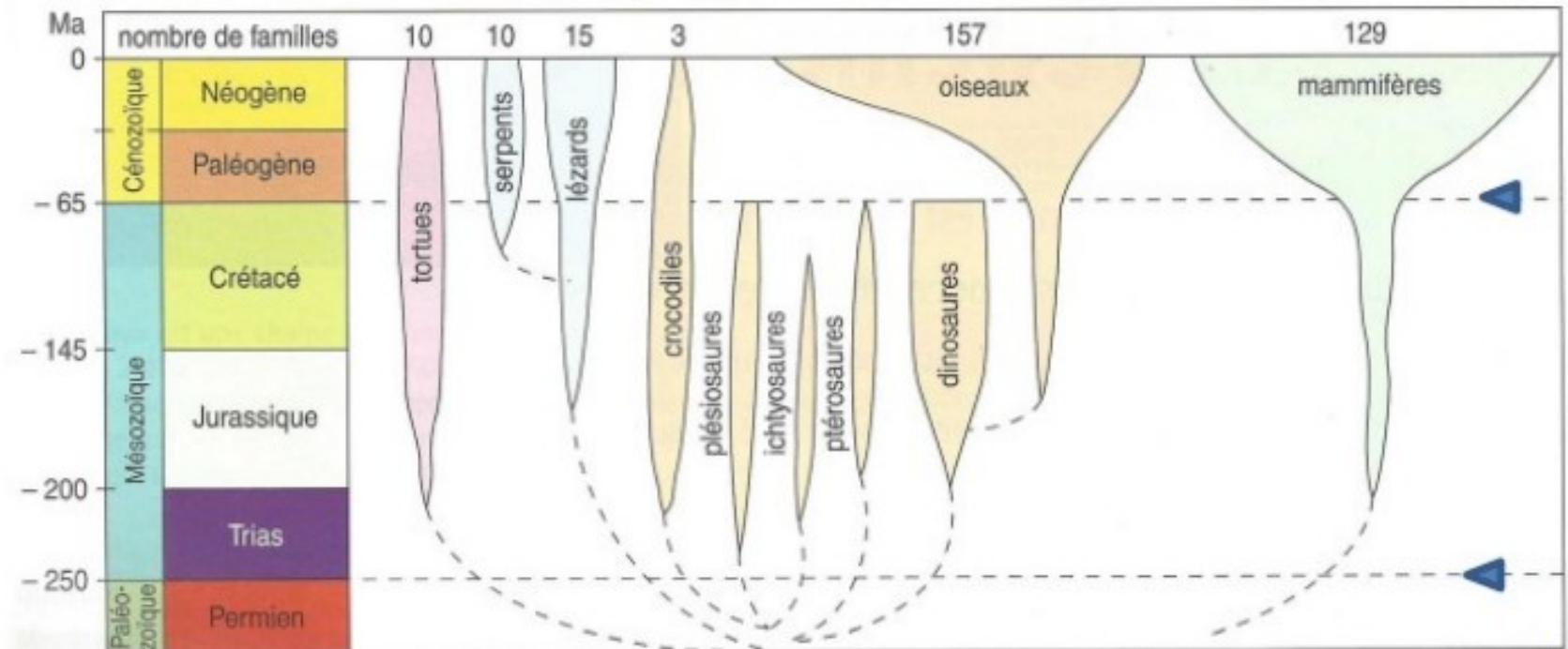
→ **Calculer depuis combien d'années ces deux espèces ont divergé à partir de leur ancêtre commun.**

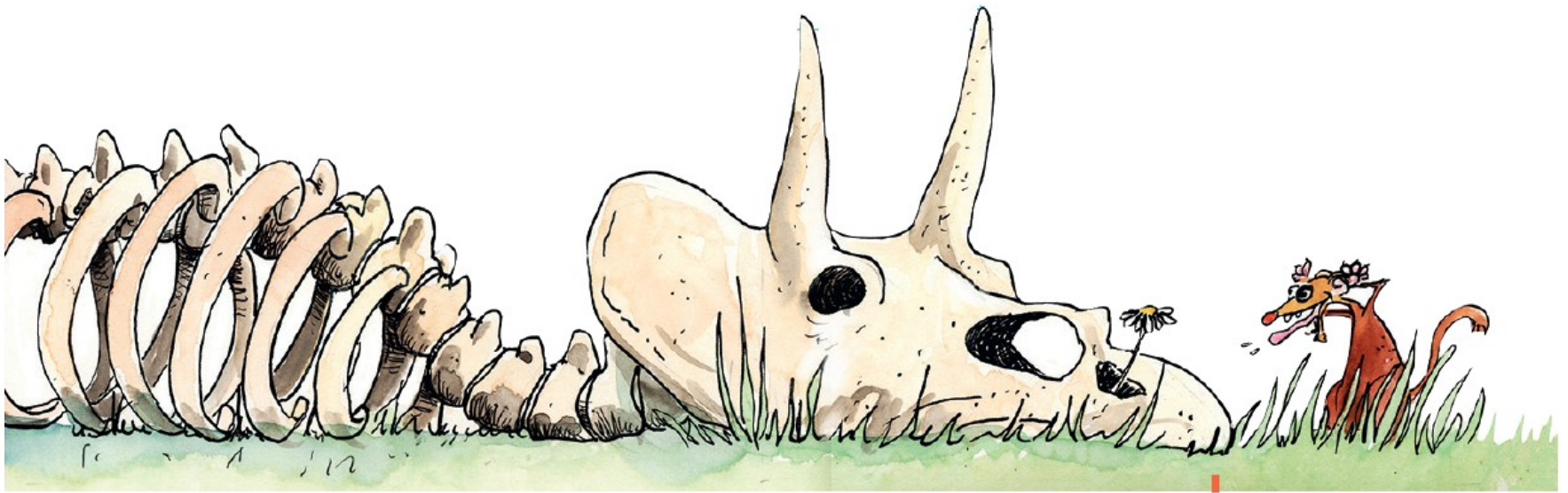
$24 / 0,3 = 80$ et $80 / 2 = 40$ donc la souris et le rat ont divergé à partir de leur ancêtre commun, il y a 40 millions d'années environ.

6. à l'échelle des temps géologiques, une dérive phylogénétique s'observe lors des crises biologiques, exemple de la crise K-T

Document 25 : histoire évolutive de quelques groupes de d'Amniotes montrant les extinctions et les radiations évolutives après la crise K-T

→ *Comment les Amniotes ont ils évolués à la limite K-T ? Proposez des hypothèses explicatives à la lumière de vos connaissances.*





L'extinction des Dinosaures aurait libéré des niches écologiques pouvant être alors occupées par des espèces de Mammifères ayant survécus et l'augmentation de leurs populations et donc une plus grande diversification génétique offrant alors des possibilités de spéciation s'est manifestée par une radiation adaptative.

Attention cependant, la découverte récente de fossiles démontrent que les Mammifères étaient déjà très diversifiés à la fin du Mésozoïque.

En conclusion, certaines circonstances environnementales aléatoires entraînent le déclin de certaines espèces spécialisées occupant des niches écologiques et permettant à d'autres espèces de les remplacer. tes dans des milieux.

Ce remplacement aléatoire, au cours des temps géologiques de cortèges d'espèces par d'autres espèces est appelé dérive phylogénétique

IV. L'évolution mène à la spéciation

1. Les multiples définitions de l'espèce

Carl Von Linné (1707-1778) propose en 1758 une nomenclature binominale pour identifier chaque être vivant désigné par 2 noms latins : le nom de *Genre* suivi du nom d'*espèce* : *Capreolus capreolus* (chevreuil) *Canis lupus* (loup) *Escherichia coli*, *Solanum tuberosum*. Cette nomenclature est encore utilisée de nos jours par les systématiciens.

<u>Exemple du Loup</u>			
	Nom latin	Nom français	Signification
Règne	<i>Animalia</i>	<i>Animaux</i>	Eucaryote phagotrophe
Embranchement	<i>Chordata</i>	<i>Cordés</i>	Le système nerveux forme un tube dorsal par rapport au tube digestif.
Sous-embranchement	<i>Craniata</i>	<i>Craniates</i>	Possèdent un crâne dans lequel se trouve la partie antérieure du système nerveux.
Super-classe	<i>Gnathostoma</i>	<i>Gnathostomes</i>	Présence de mâchoires, d'un labyrinthe à 3 canaux semi-circulaires et d'un organe olfactif s'ouvrant sur l'extérieur par 2 narines.
Classe	<i>Osteichthyes</i>	<i>Ostéichthyens</i>	Squelette osseux
Sous-classe	<i>Sarcoptérygii</i>	<i>Sarcoptérygiens</i>	Un seul élément osseux (humérus ou fémur) s'articule au niveau de la ceinture (pectorale ou pelvienne)
Division	<i>Tetrapoda</i>	<i>Tétrapodes</i>	4 membres à 5 doigts
Infra-classe	<i>Mammalia</i>	<i>Mammifères</i>	Présence de mamelles et de poils
Division	<i>Theria</i>	<i>Thériens</i>	Paroi du crâne particulière
Super-ordre	<i>Eutheria</i>	<i>Euthériens (placentaires)</i>	Développement embryonnaire dans l'utérus maternel et échanges foeto-maternels grâce au placenta.
Ordre	<i>Carnivora</i>	<i>Carnivores</i>	Présence de dents carnassières et canines transformées en crocs
Sous-ordre	<i>Caniformia</i>	<i>Caniforme</i>	Bulbe tympanique formé d'une chambre unique
Super-famille	<i>Canoidea</i>	<i>Canoïdés</i>	
Famille	<i>Canidae</i>	<i>Canidés</i>	Molaires nombreuses et griffes non rétractiles
Sous-famille	<i>Caninae</i>	<i>Caninés</i>	Fissipèdes, digitigrades
Genre	<i>Canis</i>	<i>Canin</i>	
espèce	<i>Lupus</i>	<i>Loup</i>	



Document 26 : évolution de la définition de l'espèce

→ Avec quelles notions fondamentales, la définition de l'espèce s'est elle enrichie aux cours des trois derniers siècles ?

Evolution des définitions :

Cuvier (1769-1832) : « L'espèce est une collection de tous les corps organisés nés les uns des autres ou de parents communs et de ceux qui leur ressemblent autant qu'ils se ressemblent entre eux ».

Buffon (1707-1788) : « La comparaison de la ressemblance des individus n'est qu'une idée accessoire et souvent indépendante de la succession constante des individus par la génération ; car l'Ane ressemble au Cheval plus que le Barbet au Lévrier et cependant le Barbet (Caniche) et le Lévrier ne font qu'une même espèce, puisqu'ils produisent ensemble des individus qui peuvent eux-mêmes en produire d'autres au lieu que le Cheval et l'Ane sont certainement des espèces différentes, puisqu'ils ne produisent ensemble que des individus viciés et inféconds ».

Linné (1707-1778) : « Ensemble d'individus qui engendrent par la reproduction, d'autres individus semblables à eux-mêmes ».
Derrière ces définitions se cachent l'idée du « fixisme » : les individus d'une même espèce restent identiques, n'évoluent pas.

Mayr (1904-2005) : « Groupe de populations naturelles, effectivement ou potentiellement interfécondes, qui sont génétiquement isolées d'autres groupes similaires ».

Lecointre (1964 -) : « Une espèce regroupe sous le même nom un ensemble monophylétique d'individus qui dans leur milieu naturel non perturbé se reconnaissent comme partenaires sexuels et donnent une descendance féconde ».

1.1 l'approche phénotypique de l'espèce

Document 27 : un inconvénient à la définition phénotypique, le polymorphisme intra-spécifique

La notion d'espèce d'abord intuitive est **fondée sur la ressemblance globale des individus entre eux.**

Ce moyen commode de regrouper des individus au sein d'une même espèce selon des critères observables et quantifiables

Cependant, cette **vision fixiste ne prend pas en compte les liens de parenté** entre les individus **ni le polymorphisme** qui peut exister entre deux individus appartenant pourtant à la même espèce

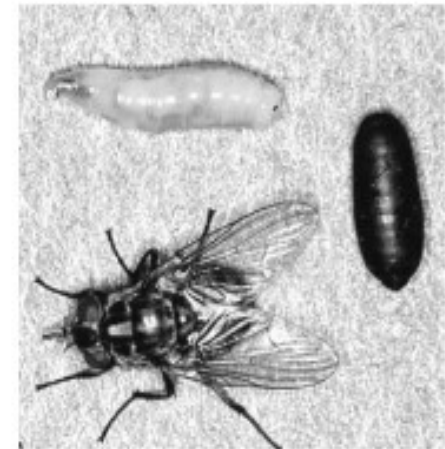
association de taille
Un Dogue et un Chihuahua
côte à côte



mâle et une femelle de Lucane



différents stades de développement
chez la mouche : larve, pupa et imago



A l'inverse, certains individus **morphologiquement indiscernables** ne se reproduisent pas entre eux, signe qu'ils ne sont pas membres de la même espèce, on parle alors d'**espèces jumelles**.

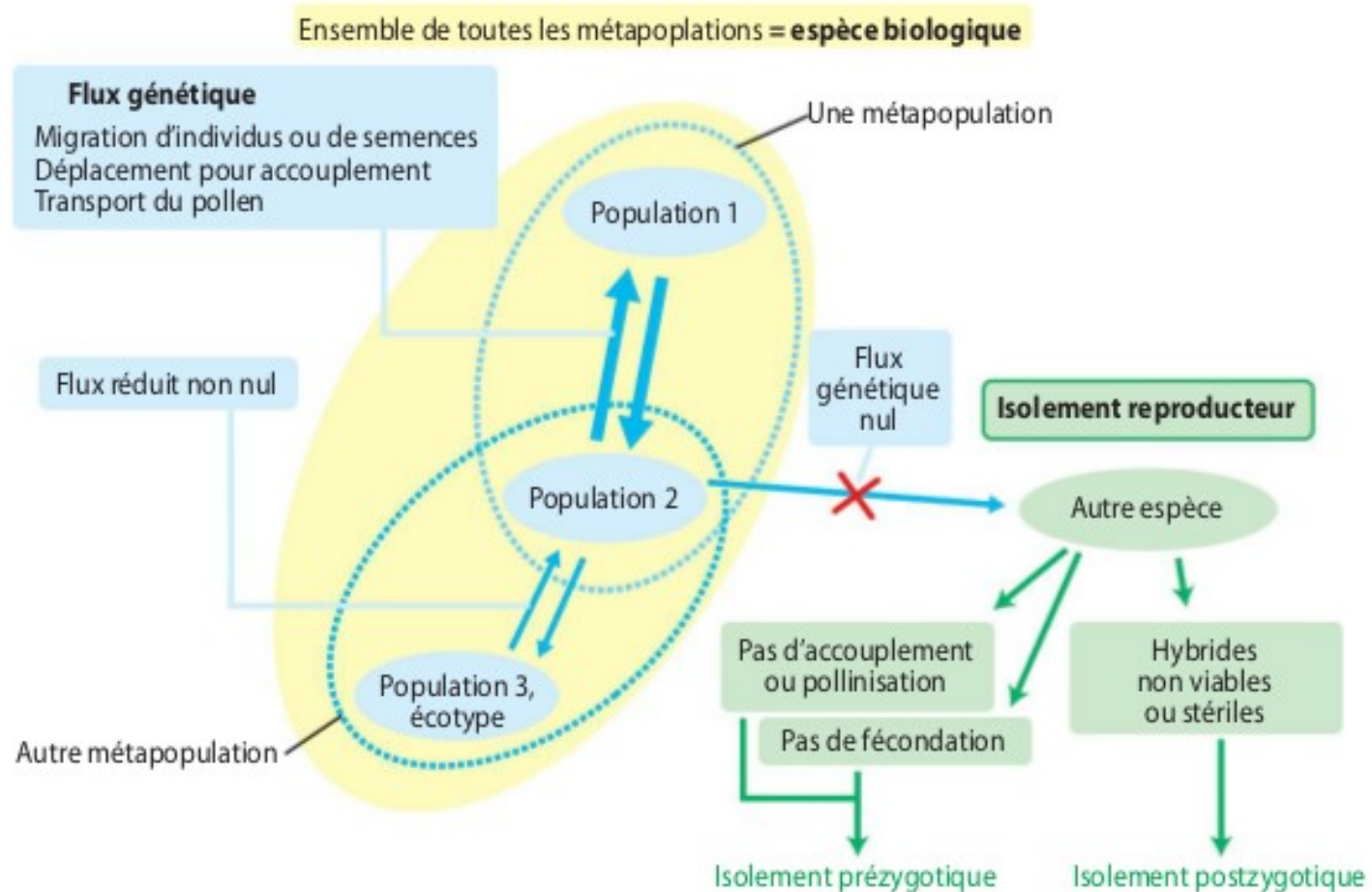
Exemple de deux espèces jumelles :
Colias hyale (le soufré) et *C. alfacariensis* (le fluoré)



1.2 l'approche biologique de l'espèce

Un **critère fondamental** est alors été **ajouté** à cette approche empirique, le **critère d'interfécondité**.

En 1942, Ernst Mayr propose ainsi de définir l'espèce comme « **un groupe de populations naturelles, actuellement / effectivement ou potentiellement interfécondes, qui sont génétiquement isolées d'autres groupes similaires** »



Cette définition résout les problèmes de l'approche phénotypique puisqu'elle **repose sur un flux génique entre individus, produisant des individus viables et féconds.**

Certains mécanismes empêchent l'hybridation entre espèces différentes et garantissent l'isolement reproducteur d'une espèce

document 28 : les causes de l'isolement reproducteur d'une espèce

→ *En quoi diffèrent les mécanismes d'isolement prézygotique et post-zygotiques ?*

MÉCANISMES D'ISOLEMENT PRÉZYGOTIQUE

Isolement géographique



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

L'isolement comportemental



Les espèces diffèrent par leur parade nuptiale.

Isolement écologique



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

Isolement mécanique



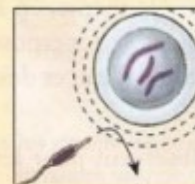
Des différences structurales entre espèces empêchent l'accouplement.

Isolement temporel



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

Prévention de la fusion des gamètes



Les gamètes d'une espèce sont peu compatibles avec les gamètes d'une autre espèce ou avec le tractus reproductif de l'autre espèce.

MÉCANISMES D'ISOLEMENT POSTZYGOTIQUE

Hybrides non viables ou stériles



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

contact de ces deux espèces produisant les hybrides fertiles.

Bien que la définition biologique de l'espèce soit la plus fréquemment utilisée, les espèces avec isolement reproducteur ne concernent que 65 % des Angiospermes et environ 40 % des Métazoaires.

1.3 L'approche écologique de l'espèce

Totalement différente de l'approche génique, elle **considère la niche écologique occupée**. Cette approche est donnée à nouveau par Ernst Mayr en 1982 :

« L'espèce est un groupe de populations naturelles, actuellement / effectivement ou potentiellement interfécondes, qui sont génétiquement isolées d'autres communautés, et qui occupent une niche particulière dans la nature »

Cette définition repose sur le principe de l'**exclusion compétitive** qui énonce que deux espèces ne peuvent occuper la même niche écologique.

Niche
écologique
=
Paramètres
abiotiques
et relations
biotiques

Niche écologique
de l'espèce A

Paramètre 1
(ex. : humidité)

Exclusion
compétitive

Paramètre 2
(ex. : température)



1.4 L'approche phylogénétique de l'espèce

Lecointre apporte à la fin des années 1990, une vision phylogénétique en définissant l'espèce comme « un **groupe monophylétique d'individus qui dans leur milieu naturel non perturbé se reconnaissent comme partenaires sexuels et donnent une descendance féconde** »

Par cette approche, on utilise les **séquence génétique** pour déterminer les relations de parenté entre êtres vivants.

Une **espèce phylogénétique** est donc définie par les **descendants d'un même ancêtre commun exclusif, partageant des caractères dérivés (synapomorphies)**. L'espèce phylogénétique est le plus petit groupe monophylétique construit par le processus de phylogénie.

Micro-lépidoptère Mineuse du Tilleul (*Phyllonorycter issikii*)



Mines dans une feuille de tilleul

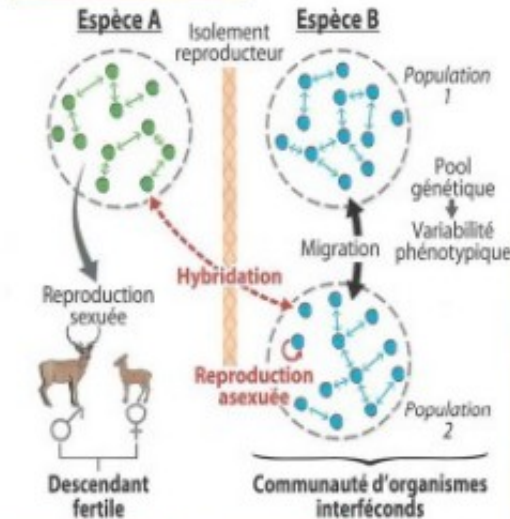
Illustrative Barcode



1.5 En conclusion

document 29 : des définitions de l'espèce complémentaires

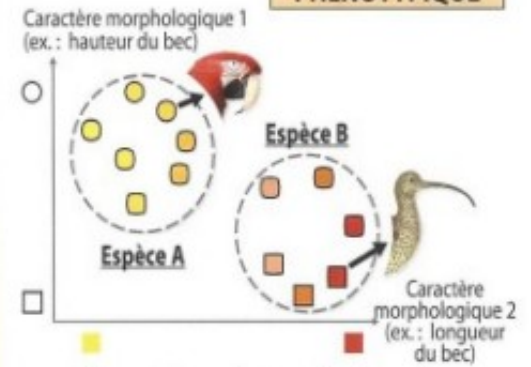
BIOLOGIQUE



MAIS :

- reproduction asexuée, hybridation
- vérification de l'isolement reproducteur ?
- Fossiles ? Procaryotes ?

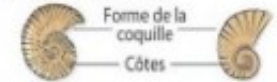
PHÉNOTYPIQUE



Groupe d'organismes qui partagent des critères morphologiques

Seul concept utilisable pour les fossiles

ex. : Ammonites

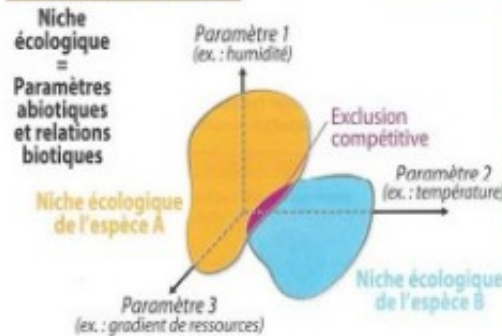


MAIS :

- Procaryotes ?
- ressemblance sans parenté
- parenté sans ressemblance

DES DÉFINITIONS COMPLÉMENTAIRES

ÉCOLOGIQUE

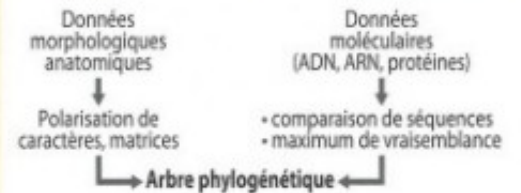


Groupe d'organismes qui occupent la même niche écologique
2 espèces = 2 niches disjointes

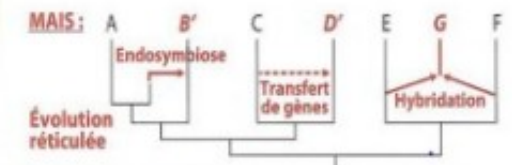
MAIS :

- variations spatio-temporelles des niches occupées
- concept peu opérationnel

PHYLOGÉNÉTIQUE



Groupe monophylétique d'individus



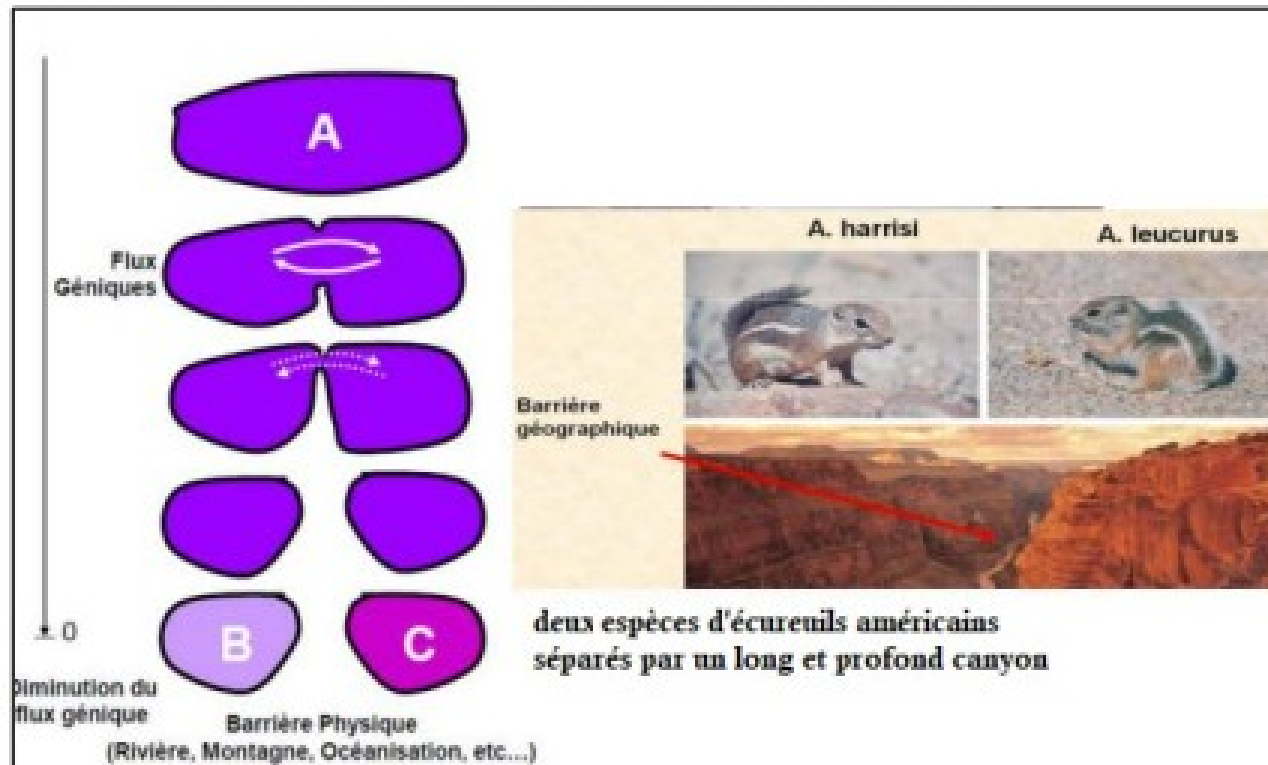
Transfert horizontal de gènes (HGT)
ex. : conjugaison bactérienne



2. l'isolement génétique des populations conduit à la spéciation

2.1 la spéciation allopatrique par isolement géographique

Document 30 : principe et exemple d'une spéciation allopatrique



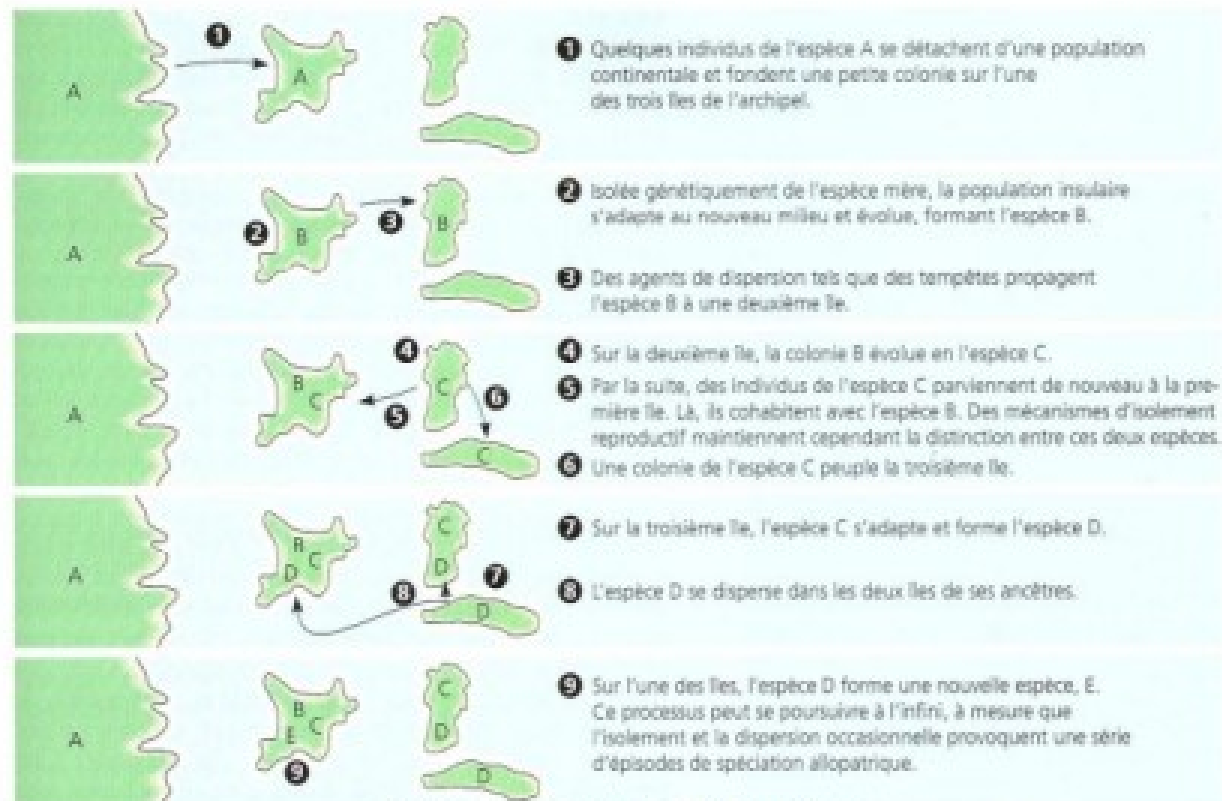
→ En quoi consiste la spéciation allopatrique ?

→ Quand elle s'applique sur une grande population ainsi scindée en deux parties plus ou moins égales, qu'elle sera alors le moteur de l'évolution pour les deux moitiés devenues indépendantes ?

Document 31 : principe d'une spéciation péripatrique et exemple des drosophiles Hawaïennes

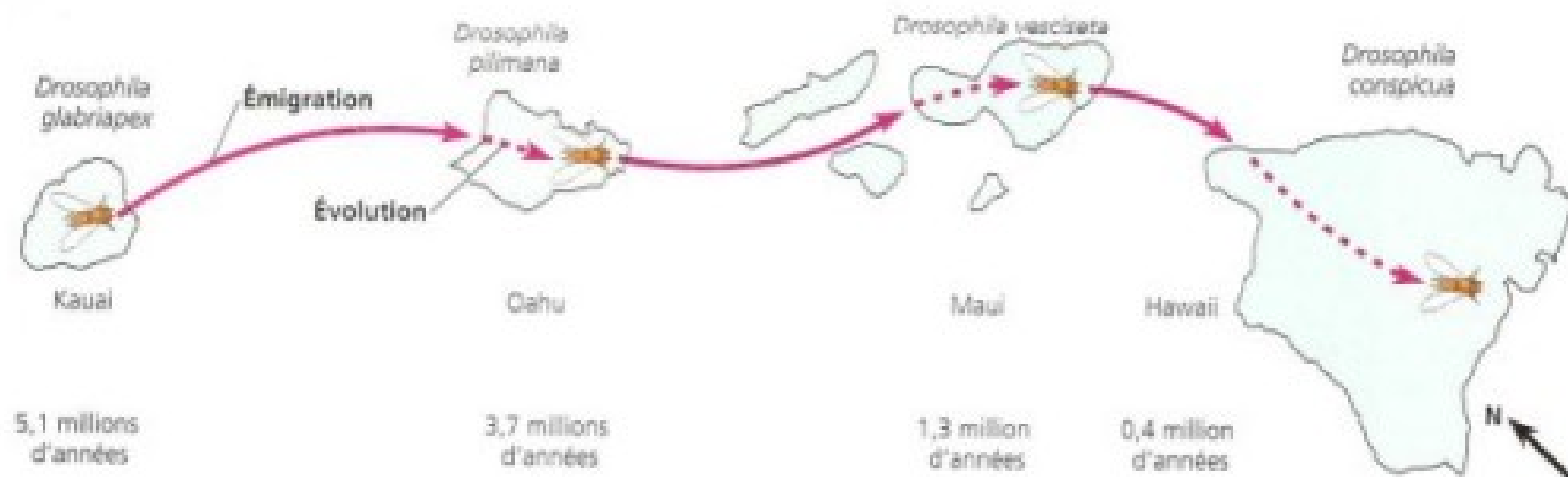


→ En quoi la spéciation péripatrique diffère-t-elle d'une spéciation allopatrique ?



Spéciation rapide dans les archipels.

Un exemple avec les drosophiles Hawaïennes

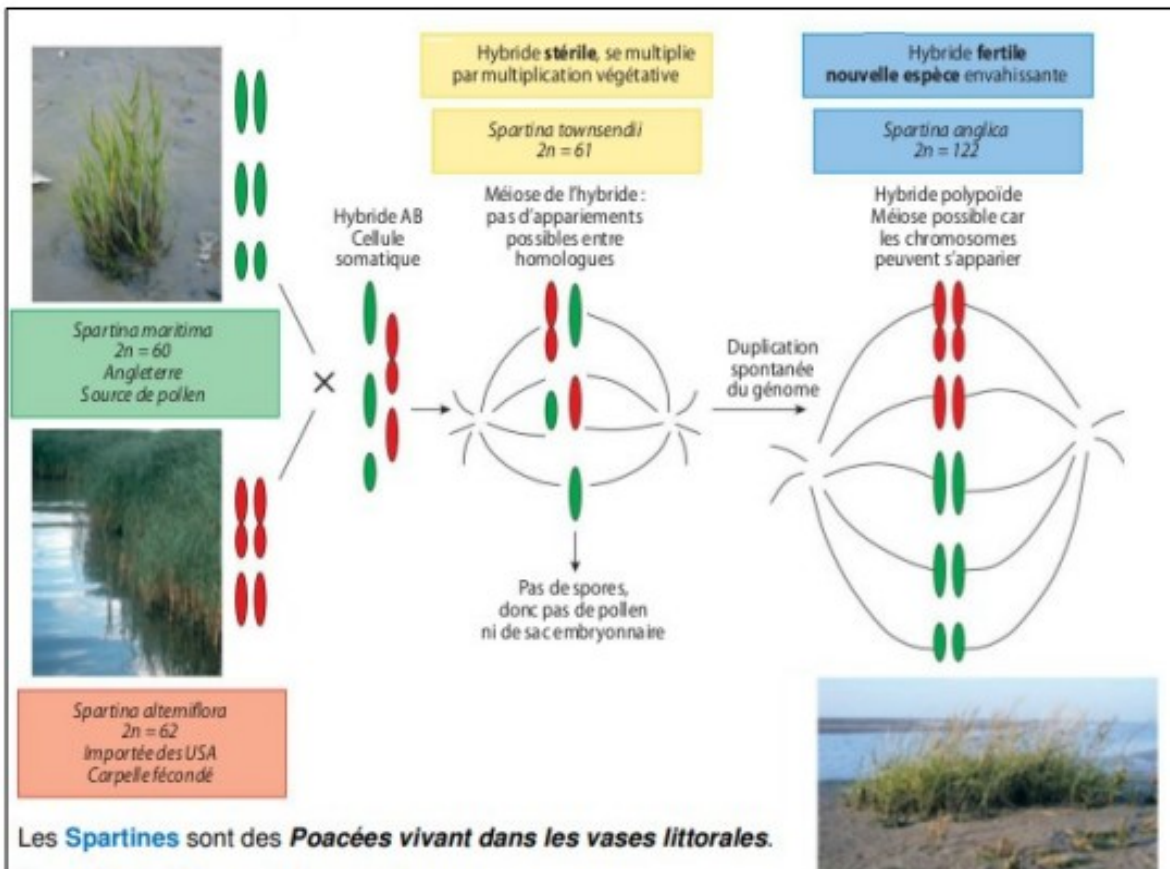


Évolution des espèces de Mouche du vinaigre (*Drosophila* sp.) dans l'archipel hawaïen. Les géologues ont déterminé l'âge de ces îles volcaniques. Ils ont noté que plus on s'éloigne de Kauai (la plus ancienne) en se dirigeant vers Hawaii, plus les îles sont jeunes. Hawaii est la plus grande île de l'archipel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

2.2 la spéciation sympatrique sans isolement géographique

On parle de **spéciation sympatrique** lorsqu'au sein d'une même population, deux espèces se scindent sans qu'il y ait eu apparition d'une barrière physique.

Les mécanismes principaux de la spéciation sympatrique chez les animaux sont notamment les **isolements prézygotiques** dus à des changements morpho-anatomiques et/ou comportementaux engendrant des appariement préférentiels entre certains membres d'une même population, cela peut être par exemple un décalage du cycle sexuel chez certains individus de la population.



→ Retracer l'histoire de l'apparition de l'espèce *Spartina anglica*.

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

Il en existe initialement deux espèces :

- L'espèce **européenne** *Spartina maritima*
- L'espèce **américaine** *Spartina alterniflora*

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

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

Document 33 : radiation non adaptative des Souris de Madère par remaniement chromosomiques

Variations géographiques entre des populations isolées de Souris communes.

Quand des colons Portugais se sont établis pour la première fois dans la petite île de Madère, dans l'Atlantique,

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

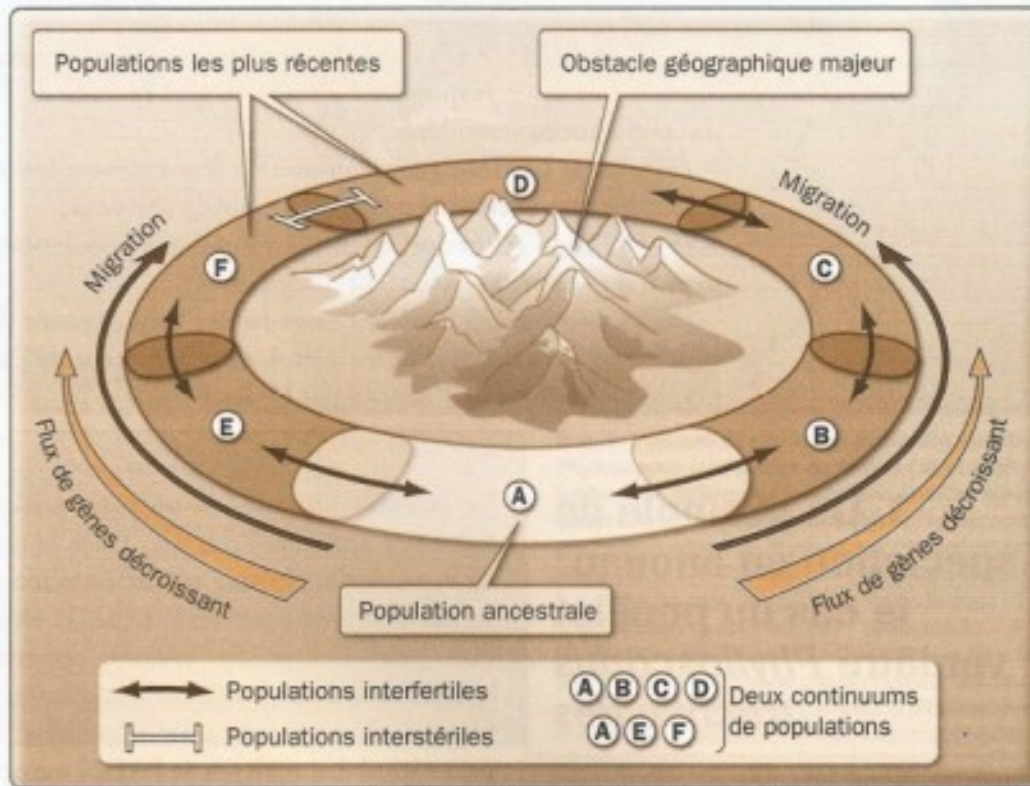


→ En quoi l'exemple de spéciation des souris de Madère est une radiation non adaptative ?

2.3 cas particulier de la spéciation en anneau

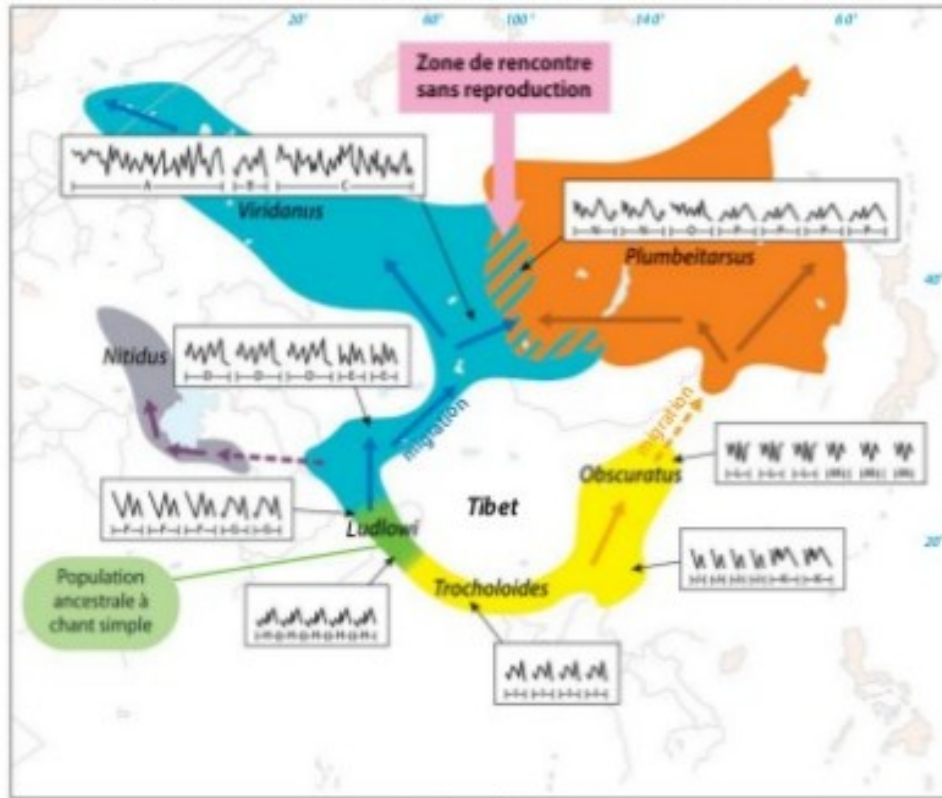
Document 34 : principe de la spéciation en anneau et exemple du Pouillot verdâtre

→ *En quoi consiste la spéciation en anneau ?*



L'exemple du Pouillot verdâtre

Localisation des sous-espèces de Pouillot verdâtre avec leur chant



Comparaison des chants

Paramètre incluant la hauteur et
longueur des unités du chant



Absence de reconnaissance
des chants de
l'autre espèce



3. les mécanismes limitant la spéciation

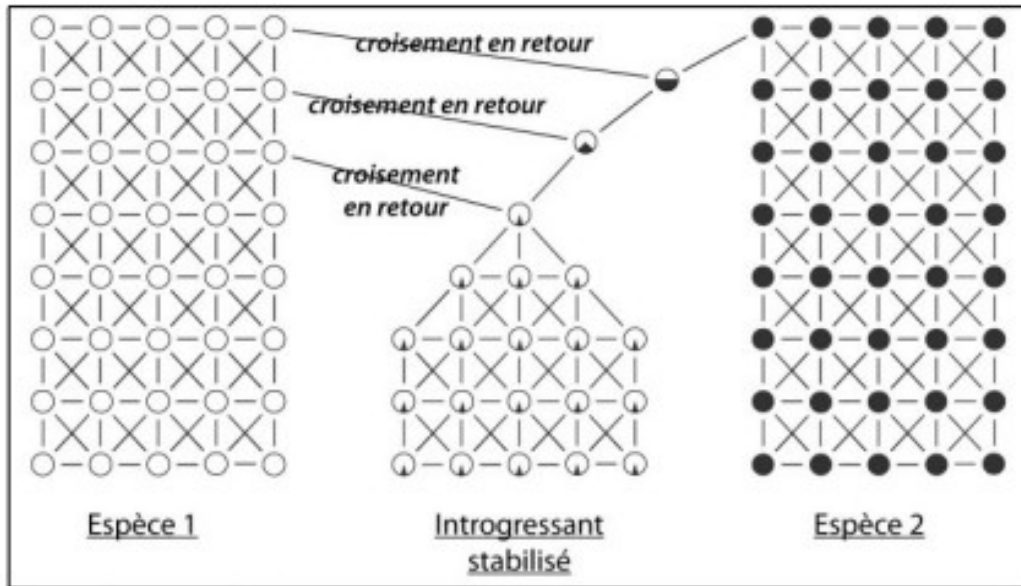
3.1 les transferts horizontaux de gènes

Chez les procaryotes, l'isolement reproducteur est rompu par les transfert horizontaux de gènes.

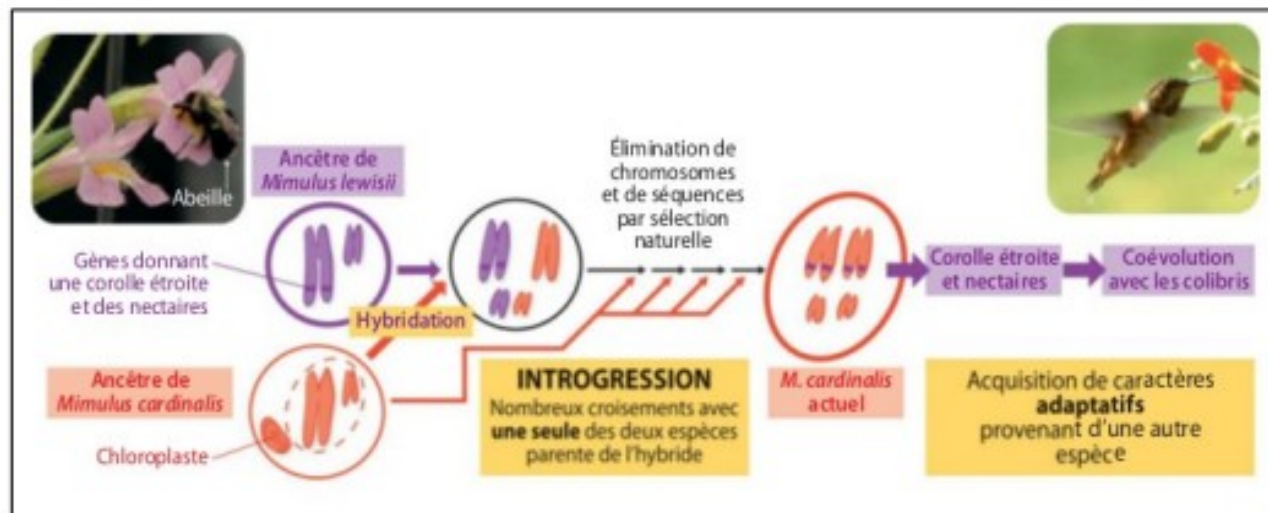
Ces transferts horizontaux sont tellement nombreux que l'on considère que **deux bactéries ayant plus de 70 % de gènes en commun appartiennent à la même espèce**, alors qu'il faut une similitude supérieure à **99 %** pour qu'une espèce soit reconnue chez les Eucaryotes.

3.2 les hybridations fertiles et le mécanisme d'introgression

document 35 : les hybridation fertiles et le mécanisme d'introgression, principe et exemple

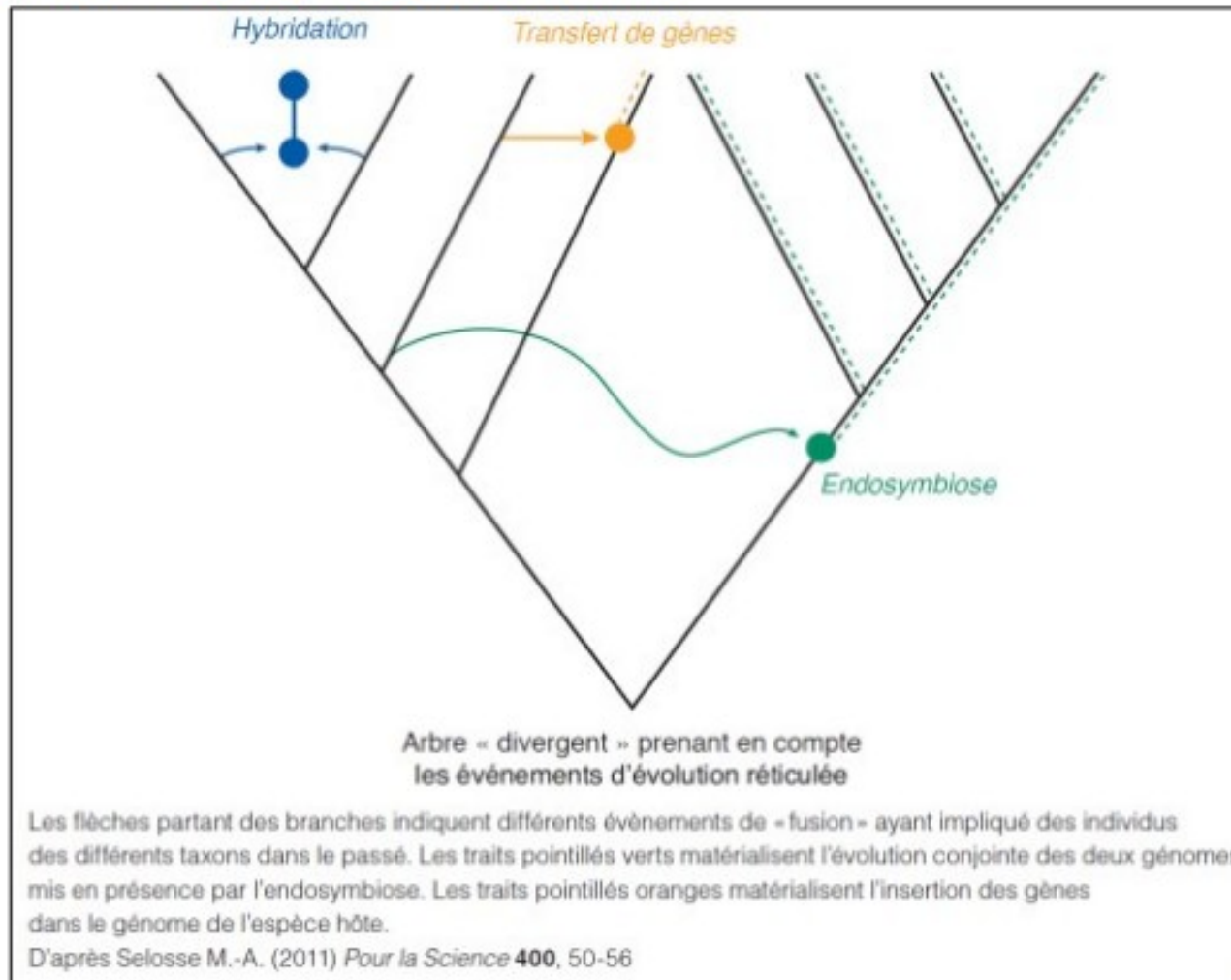


→ Qu'est ce que le mécanisme d'introgression ? En quoi peut il conférer un avantage adaptatif ?



3.3 le concept de l'évolution réticulée

document 36 : le concept de l'évolution réticulée

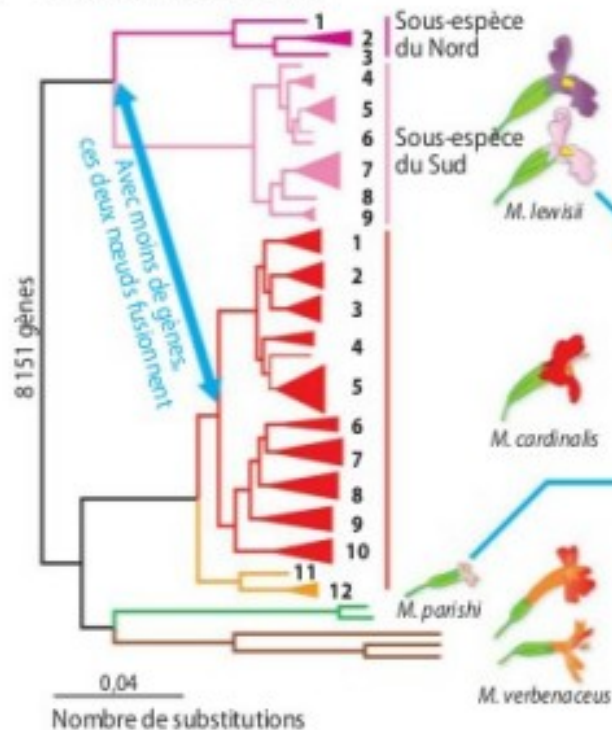


→ En quoi consiste le concept d'évolution réticulée ?

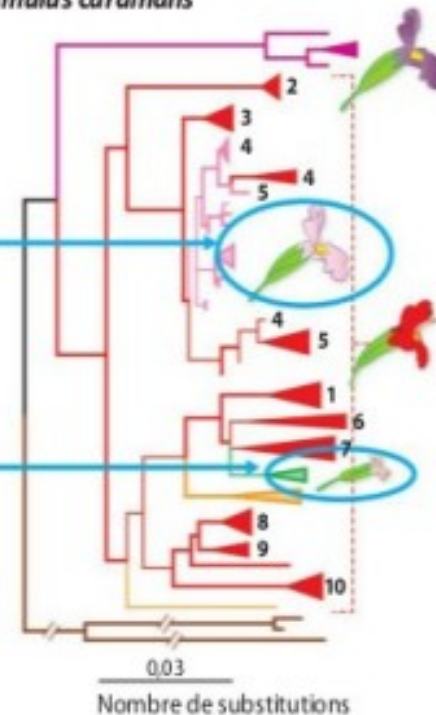
A Selosse propose alors de parler **d'évolution réticulée** pour désigner le fait que l'évolution comprend à la fois une dimension verticale forte et de nombreux échanges génétiques horizontaux qui aboutissent à **considérer l'évolution comme un réseau où les relations de descendance et les processus horizontaux s'interpénètrent et s'interconnectent.**

Document 37 : un exemple d'évolution réticulée par hybridation et introgression

A La phylogénie des Érythrantes a été difficile à établir



B La phylogénie des chloroplastes « déplace » certaines espèces au sein de l'espèce *Mimulus cardinalis*



C Ces deux problèmes s'expliquent par des introgressions entre les 3 espèces



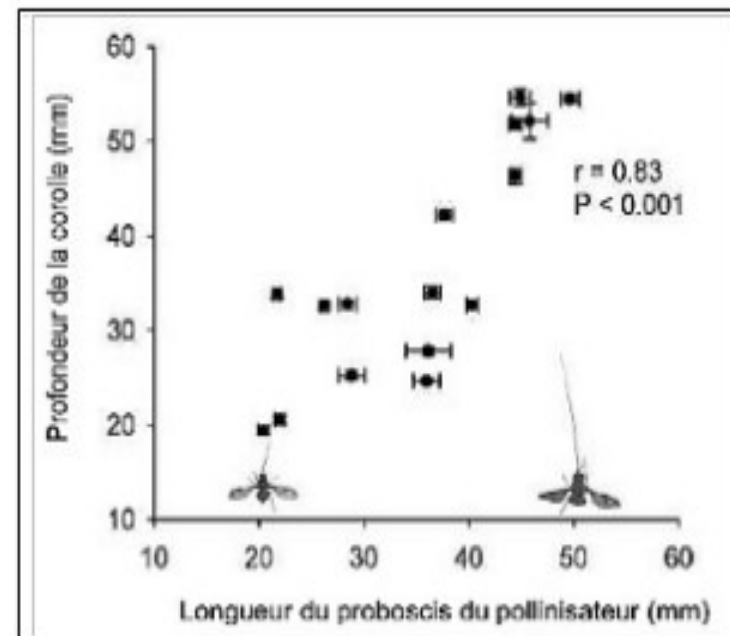
4. les relations interspécifiques favorisent la co-évolution et la co-spéciation

Document 38 : exemple d'une coévolution probable entre un insecte pollinisateur et une angiosperme

Prosoeca ganglbaueri est un pollinisateur d'Afrique du sud d'une dizaine de plantes mais qui se nourrit exclusivement du nectar de *Zaluzianskya microsiphon*, une scrofulariacée. Les nectaires sont au fond d'une corolle en tube. Le diptère, en plongeant son proboscis dans sa corolle, ce qui lui permet de récupérer le nectar, se recouvre de pollen ou en dépose sur le pistil de la fleur. Une équipe a mesuré la longueur du proboscis et la corolle des fleurs de 16 populations différentes réparties dans l'Afrique du Sud. De même, le nombre de graines produites par *Z. microsiphon* a été déterminé selon une pollinisation par une population *P. ganglbaueri* à long proboscis ou une pollinisation manuelle. Pour cela, des plants de *Z. microsiphon* à corolle courte ont été transplantée dans des zones où les diptères ont un long proboscis. Chaque fleur n'est pollinisée qu'une fois. Par comparaison, des fleurs sont aussi pollinisées à la même main pour estimer le nombre de graines pouvant être produites.



Document a : *P. ganglbaueri* en train de butiner une fleur de *Z. microsiphon*.



	Pollinisation par diptère à long proboscis		Pollinisation manuelle	
	Fleur à corolle profonde	Fleur à corolle peu profonde	Fleur à corolle profonde	Fleur à corolle peu profonde
Nombre de fleurs pollinisées	20	20	20	20
Nombre moyen de graines	29,7 ± 4,2	8,5 ± 4,2	65 ± 6,1	51 ± 8,2

Document c : Effet de la pollinisation par *P.ganglbaueri* à long proboscis sur la production de graines par des populations de *Z. microsiphon*. Les résultats correspondent à la moyenne ± écart-type.

- *Interpréter les résultats du graphique du document b*
- *Indiquer la valeur sélective des populations dans chacune des situations expérimentales du tableau du document c*
- *Mettre en relation les document b et c*
- *Proposer une expérience complémentaire qui permettrait de prouver votre modèle.*

→ Les données du graphique montrent une **corrélation** entre la **taille du proboscis** des insectes et la **profondeur de la corolle** ce qui **pourrait suggérer** une **coévolution** entre les deux espèces, mais ne constitue en aucun cas une preuve.

→ En supposant que toutes les graines aboutiront à des plants capables de se reproduire, la **valeur sélective** des différentes populations végétales étudiées correspond ici directement au nombre de graines qui représentent la fertilité des plantes. Ces valeurs sont des valeurs sélectives absolues.

→ Les **plantes pollinisées manuellement** sont des plantes **témoins** et permettent de s'assurer que la profondeur de la corolle n'affecte pas la production de graines, les différences étant non significatives d'après les données.

La pollinisation des plantes par des insectes à long proboscis entraîne une **meilleure valeur sélective** chez les plantes à corolle profonde par rapport à celles dont la corolle est courte (d'un facteur 3 environ).

Les insectes à long proboscis sélectionnent ainsi les plantes à corolle profonde, dont la fréquence devrait **augmenter** et finir par supplanter les plantes à corolle peu profonde.

→ Il **pourrait s'agir d'une coévolution** entre les insectes pollinisateurs et les plantes pollinisées. Il faudrait cependant prouver en retour que la profondeur de la corolle exerce une **pression de sélection** sur les populations de pollinisateurs et s'assurer de la **spécificité des interactions** entre les deux espèces.

Pour cela, il faudrait isoler des populations de papillons à longs et courts proboscis et les élever en présence de fleurs à corolle plus ou moins profondes pour voir si au cours des générations, la taille des proboscis varie, ce qui traduirait une **sélection des insectes** selon la taille de leurs proboscis.

La **sélection** étant **spécifique et réciproque**, alors on pourrait parler de **co-évolution**.

Les relations interspécifiques comme le **mutualisme** (notamment le mutualisme entre les plantes et les insectes pollinisateurs) mais aussi **la prédation** et plus particulièrement les relations durables hautement spécifiques comme les **symbioses** ou le **parasitisme** peuvent engendrer une **sélection mutuelle des protagonistes** qui correspond à de la **co-évolution**.

Document 39 : Van Vallen et la théorie de la Reine Rouge



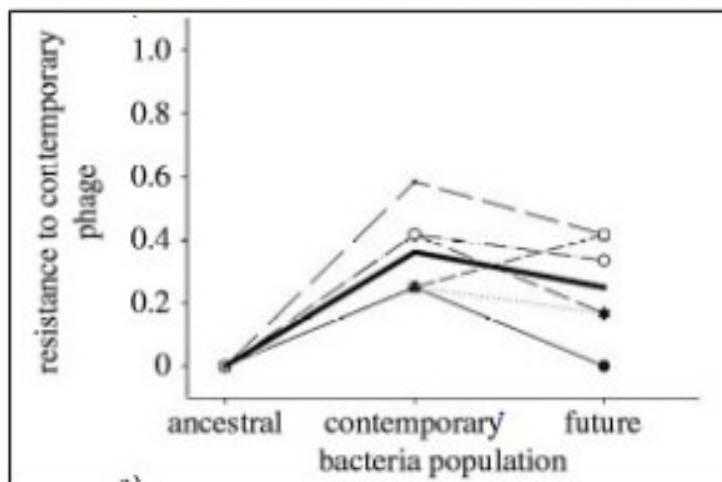
1. LEIGH VAN VALEN (à gauche) a proposé, dans un article paru en 1973, d'expliquer la complexification du vivant par une «course» entre les êtres vivants, où chaque espèce reste en deça de son optimum adaptatif en raison des innovations continues de ses compétiteurs. Un tel mouvement auto-entretenu ne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

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

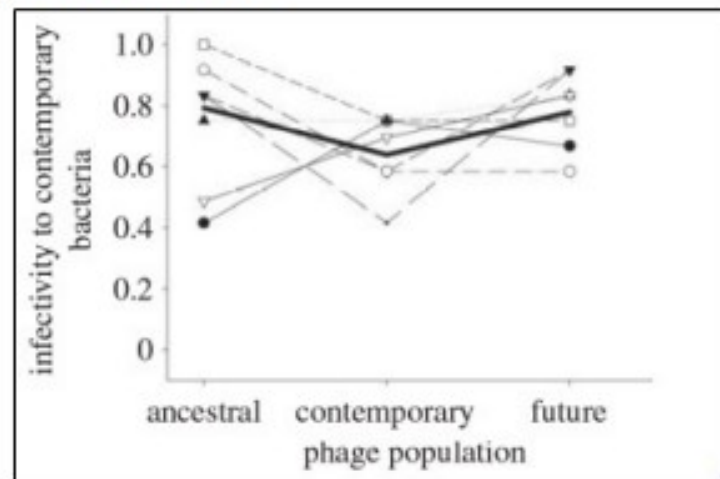
Document 40 : approche expérimentale de la coévolution

Des bactéries *Pseudomonas fluorescens* sont mises en culture dans un sol en présence ou non de virus auxquels elles sont sensibles, le phage $\phi 2$, pendant 14 jours. Aux jours 0, 9 et 14, des échantillons de phage et de bactéries sont prélevés séparément. Pour les bactéries, des tests de résistance au phage sont réalisés et les résultats sont comparés à la résistance des bactéries au jour 9. De manière analogue, on estime le pouvoir infectieux des phages en les appliquant sur des bactéries de 0, 9 ou 14 jours de co-cultures.

→ **Décrire les résultats obtenus et indiquez en quoi ils suggèrent une coévolution.**



Document a : Résistance des bactéries au cours du temps selon le contact avec des phages du jour 0 (past), du jour 9 (contemporary) ou du jour 14 (future)



Document b : Pouvoir infectieux des phages au cours du temps selon le contact avec des bactéries du jour 0 (past), du jour 9 (contemporary) ou du jour 14 (future)

Sur le document a, on observe que les bactéries du jour 9 sont pour certaines résistantes au virus alors qu'elles étaient sensibles au jour 0, il y a donc eu **sélection de variants résistants au phage $\phi 2$** .

Ces bactéries sont **cependant plus résistantes que les colonies du jour 14**, toutes ayant une moindre proportion d'individus résistants aux phages.

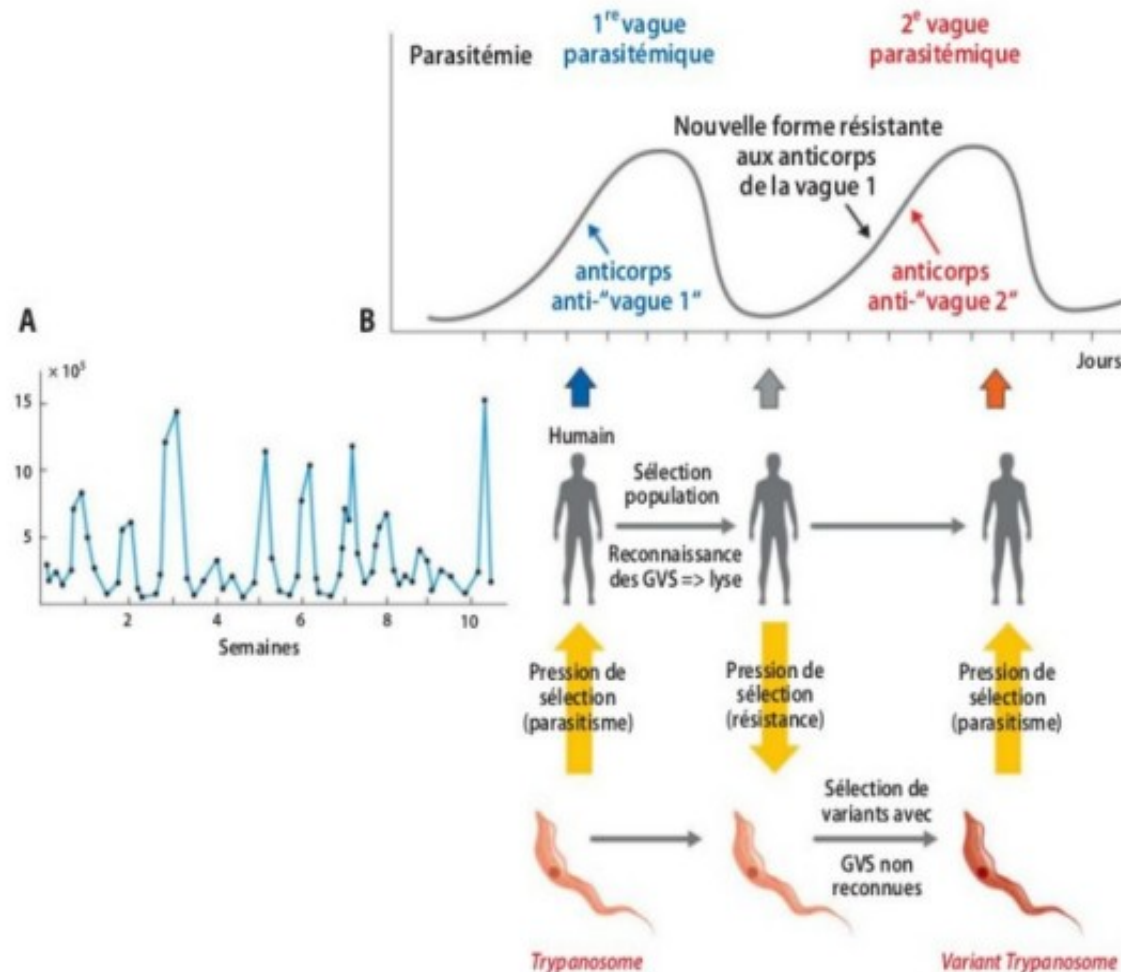
Sur le document b, on observe en parallèle une **baisse du pouvoir infectieux** de la population de phage **au jour 9** par rapport à la situation initiale, ce qui est à mettre en relation avec la **sélection de bactéries résistantes** aux phages, Cependant **cette virulence réaugmente au jour 14**, ce qui montre que **l'augmentation de la fréquence d'individus résistants au phage $\phi 2$ a sélectionné en retour des formes capables d'infecter ces bactéries résistantes** à la population initiale.

Il y a donc **coévolution**, la présence de phage sélectionne des bactéries résistantes, ce qui induit en retour la sélection de virus capables d'infecter cette population d'individus devenus résistants.

La coévolution peut être définie comme l'évolution conjointe de deux populations, chacune exerçant une pression de sélection sur l'autre.

Ainsi cette théorie peut être énoncé comme suit : « les organismes impliqués dans une relation interspécifique étroite subissent une sélection naturelle due à l'interaction qui sélectionne à chaque génération les organismes les mieux adaptés.

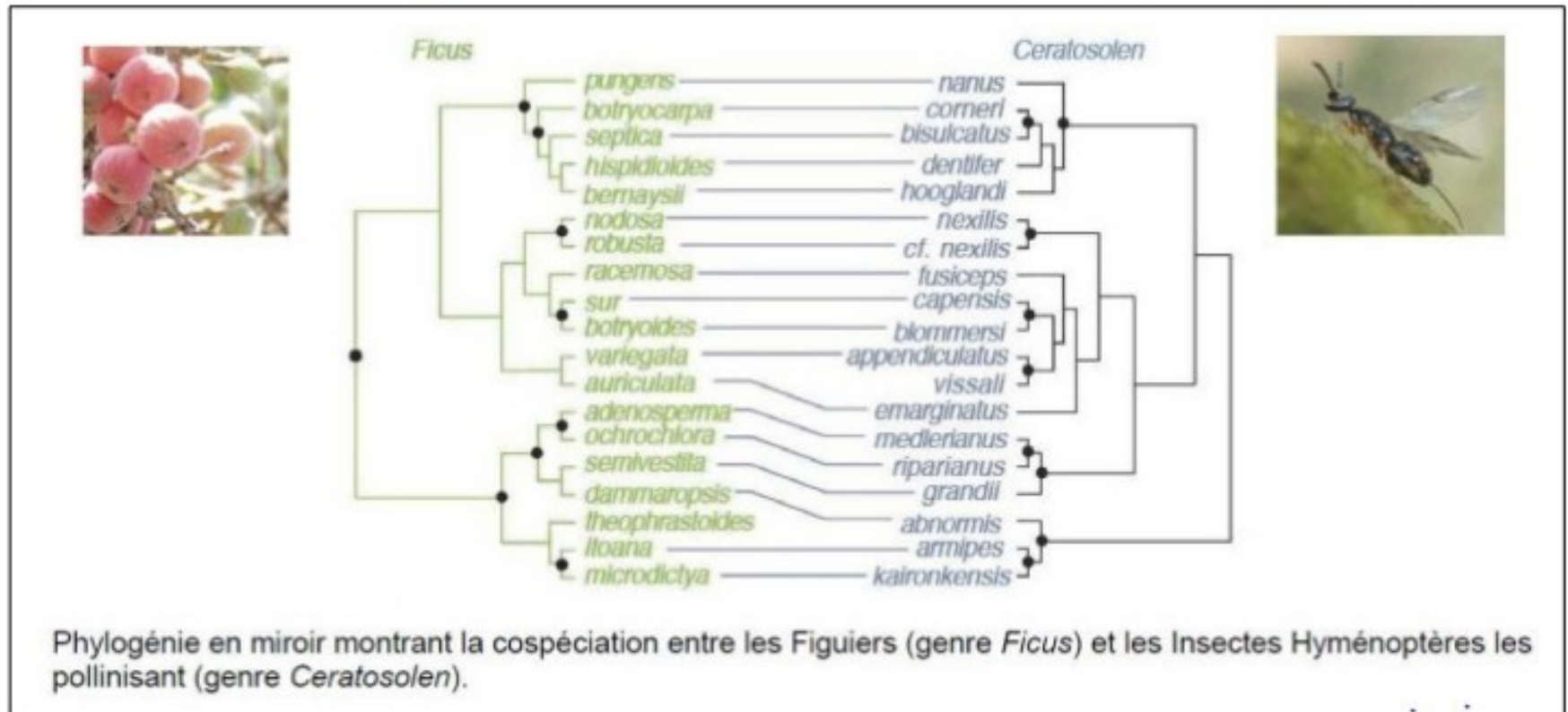
L'exemple de l'évolution de la pathogénicité des trypanosomes et des mécanismes de défense de l'hôte en est un bon exemple (CFSVA3)



Les vagues de parasitémiq du trypanosome sont le résultat d'une coévolution. A. La variation de la parasitémiq (en nombre de trypanosome par mL de sang). B. Les vagues parasitémiq sont issues des pressions

La coévolution peut mener à de la co-spéciation, celle-ci peut être mise en évidence par les phylogénies en miroir des organismes impliqués dans ces relations interspécifiques étroites.

Document 41 : phylogénie en miroir dans le cadre d'une symbiose



V. les arbres phylogénétiques fournissent des scénarios évolutifs

La classification phylogénétique a pour objectif de rassembler entre eux les organismes ayant un ancêtre commun et d'ordonner ces ancêtres les uns par rapport aux autres en prenant en compte deux notions importantes :

- au cours des temps géologiques, des groupes sont apparus et d'autres ont disparus
- au cours du temps, certains caractères évoluent, les caractères dérivés dits **apomorphes** à partir d'un état ancestral **plésiomorphe**.

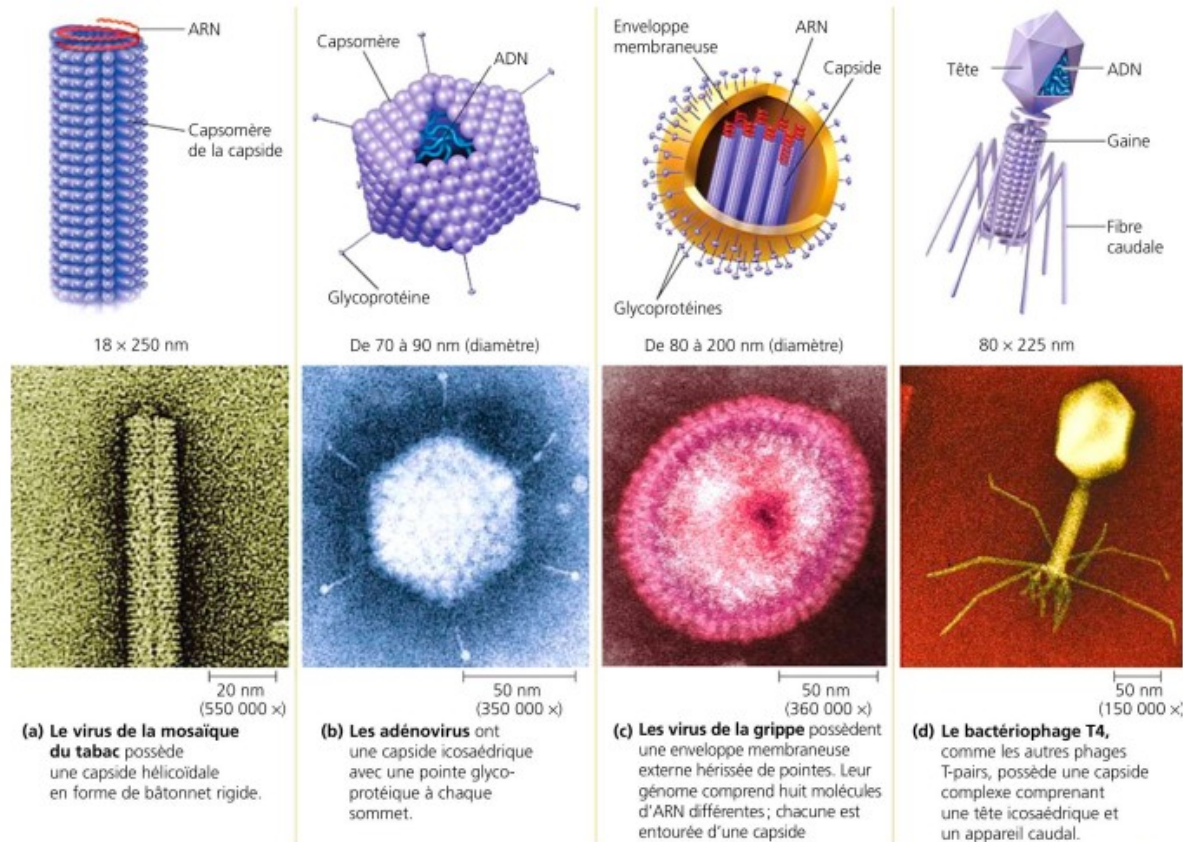
Les arbres phylogénétiques fournissent donc des scénarios évolutifs permettant d'expliquer l'apparition des différents groupes monophylétiques déterminés.

Ce que nous enseigne la phylogénie :

1. les arbres phylogénétiques n'intègrent pas les virus

Les virus sont des **parasites strictes** ne possédant pas l'information génétique codant pour les enzymes du **métabolisme énergétique**, ils sont donc à la limite du vivant.

De plus, ils **ne partagent pas nécessairement les caractères structuraux universels des êtres vivants** à savoir la **double hélice d'ADN**, le génome viral pouvant être constitué d'ADN monocaténaire ou d'ARN bi ou monocaténaire et la **membrane plasmique lipo-protéique**, la structure fondamentale d'un virus étant la **nucléocapside**.



Cependant, **les virus présentent néanmoins des caractéristiques du vivant dans leur capacité à évoluer :**

- l'acquisition de gènes: le génome viral évolue par **transferts de gènes des cellules** qu'ils parasitent **et par mutations** de leur propre génome
- une forme de parasexualité: il peut se produire des **recombinaisons inter-virales** faisant suite à des coinfections de cellules (elles sont bien illustrées dans l'apparition de certains variants de grippe par exemple, qui combinent des gènes issus de virus aviaires, de virus porcins et de virus humains)

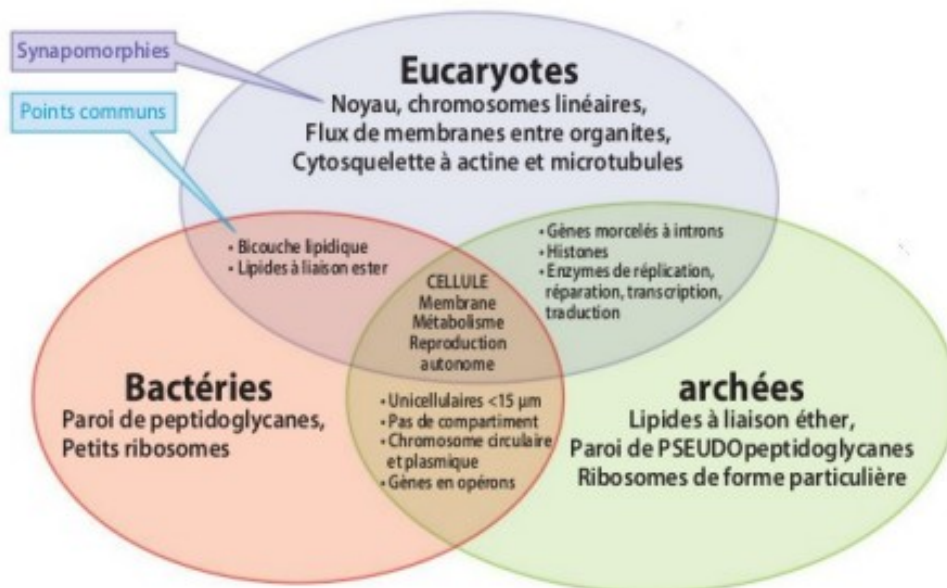
D'un point de vue écologique, les virus sont des **acteurs forts de régulation de populations**, ils sont fréquemment à l'origine de l'arrêt de la croissance exponentielle d'une population, par propagation virale exponentielle dans cette population et sont des **moteurs de l'évolution par la pression de sélection qu'il exercent sur leurs hôtes.**

2. les arbres phylogénétiques évoluent au fur et à mesure des avancées de la recherche et remettent en cause la délimitation du vivant

Jusqu'à peu, on considérait 3 grands domaines du vivant, les Eubactéries, les Archées et les Eucaryotes, constituant 3 groupes monophylétiques divergeant à partir d'un ancêtre commun hypothétique, LUCA.

document 42 : les 3 domaines du vivant définis jusqu'à peu

⇒ **les Eucaryotes** : uni ou pluricellulaires de tailles (de 10 à 100 μm) et de formes extrêmement variés, noyau et cytoplasme compartimenté. Les caractères dérivés propres sont l'enveloppe nucléaire, le cytosquelette, les organites cellulaires, la division cellulaire mitotique et la vraie sexualité.



les Archéobactéries : unicellulaires (de 0.1 à 0.15 μm) à structure procaryote, regroupent les bactéries méthanogènes, les halobactéries et les bactéries thermoacidophiles. Ces bactéries colonisent des milieux de vie extrêmes (sources hydrothermales des grands fonds marins), elles possèdent des caractères dérivés propres :

- o ARN propres
- o absence de peptidoglycanes dans leur paroi,
- o lipides membranaires très particuliers (liaison éther ($\text{CH}_2\text{-O-CH}$) entre des longues chaînes d'alcool isopréniques et le glycérol et non une liaison ester ($\text{CH}_2\text{-O-CO}$) entre les acides gras et le glycérol)
- o ARN polymérases plus complexes que celles des eubactéries et proche des eucaryotes, de même en ce qui concerne les protéines intervenant dans la réplication et la réparation de l'ADN

nombre d'espèces actuellement connues : 259 (mais très sous estimé)

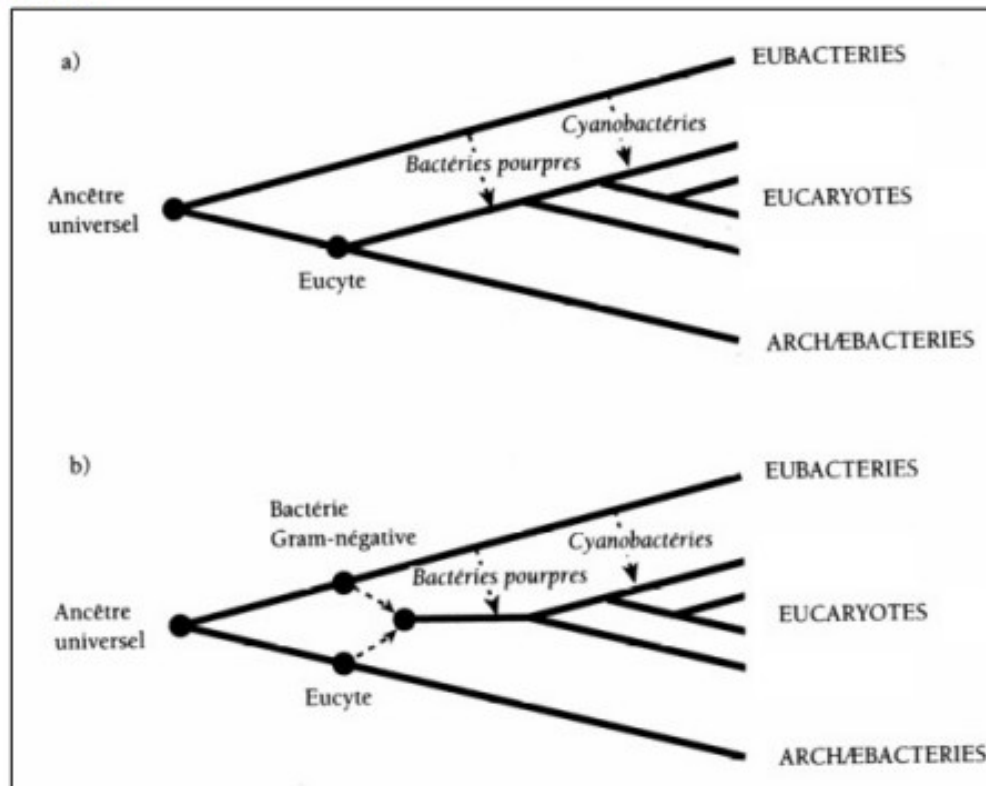
⇒ **les Eubactéries** : unicellulaires (de 0.05 à 10 μm) à structure procaryote rassemblant la plupart des bactéries que la microbiologie a mis en évidence. Les caractères dérivés propres sont la présence d'acide muramique dans leur paroi cellulaire et un ARNt particulier.

Nombres d'espèces actuellement connues : 9021 (mais aussi très sous estimé)

Les Eucaryotes possèdent deux catégories de gènes :

- les gènes impliqués dans le maintien (duplication et réparation) et l'expression du génome

Document 43 : deux théories alternatives permettant d'expliquer l'origine de la cellule eucaryote s'affrontaient

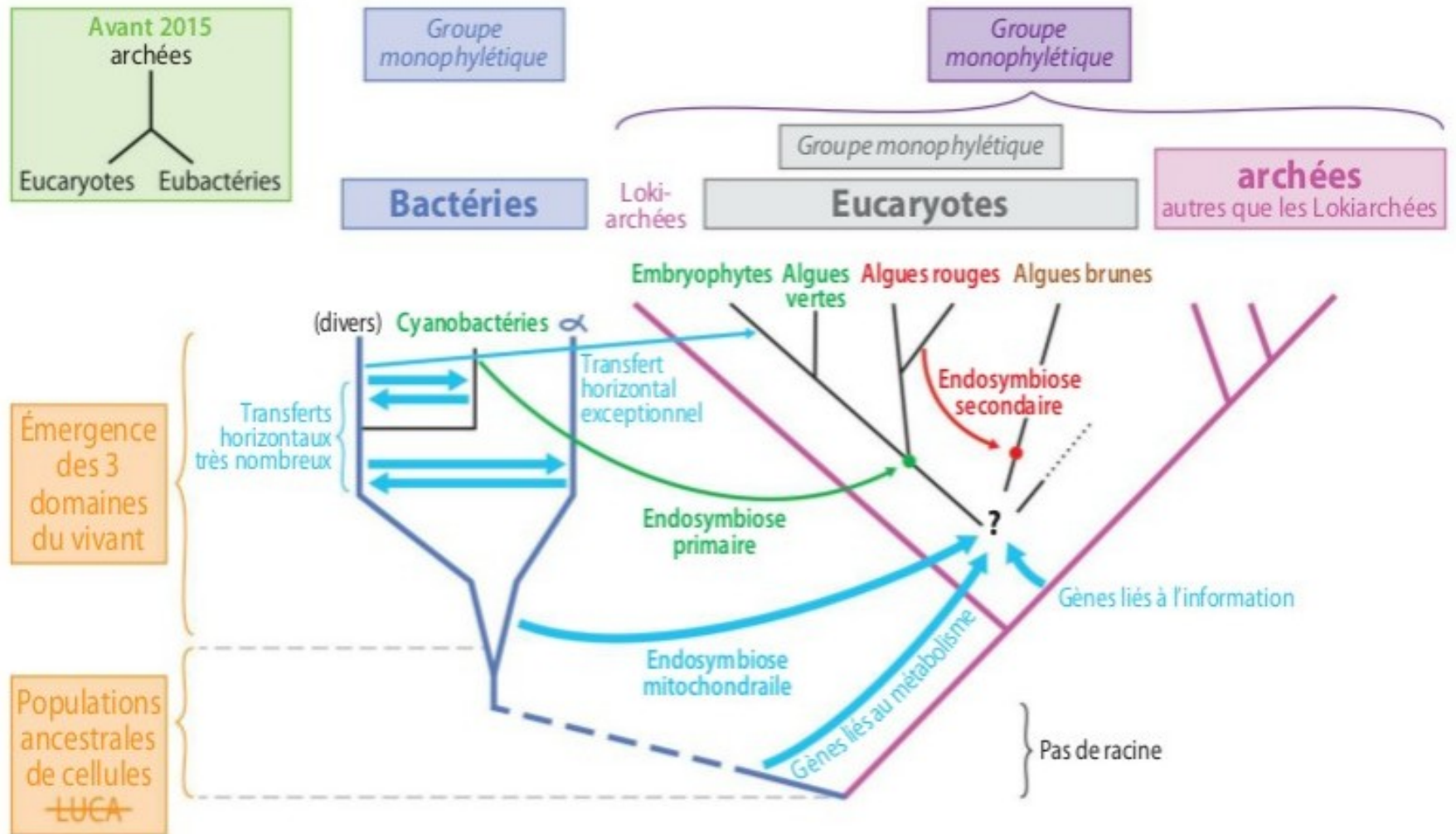


→ En quoi ces deux théories convergent d'une part et divergent d'autre part ?

En 2015, le **séquençage du génome d'une lignée d'Archées**, vivant dans les sédiments froids et anoxiques d'une source hydrothermale de l'Atlantique norvégien, les **Lokiarchées**, a révélé que **ces bactéries partageaient un grand nombre de gènes que l'on trouvait auparavant uniquement chez les Eucaryotes** comme par **exemple des gènes impliqués dans la formation du cytosquelette et la phagocytose chez les Eucaryotes**. Cela ne veut pas dire que les Lokiarchées sont des cellules eucaryotes capables de phagocyter d'autres cellules mais **cela suggèrent que le potentiel génétique ayant servi à développer certains caractères eucaryotes était déjà présent chez certaines archées**.

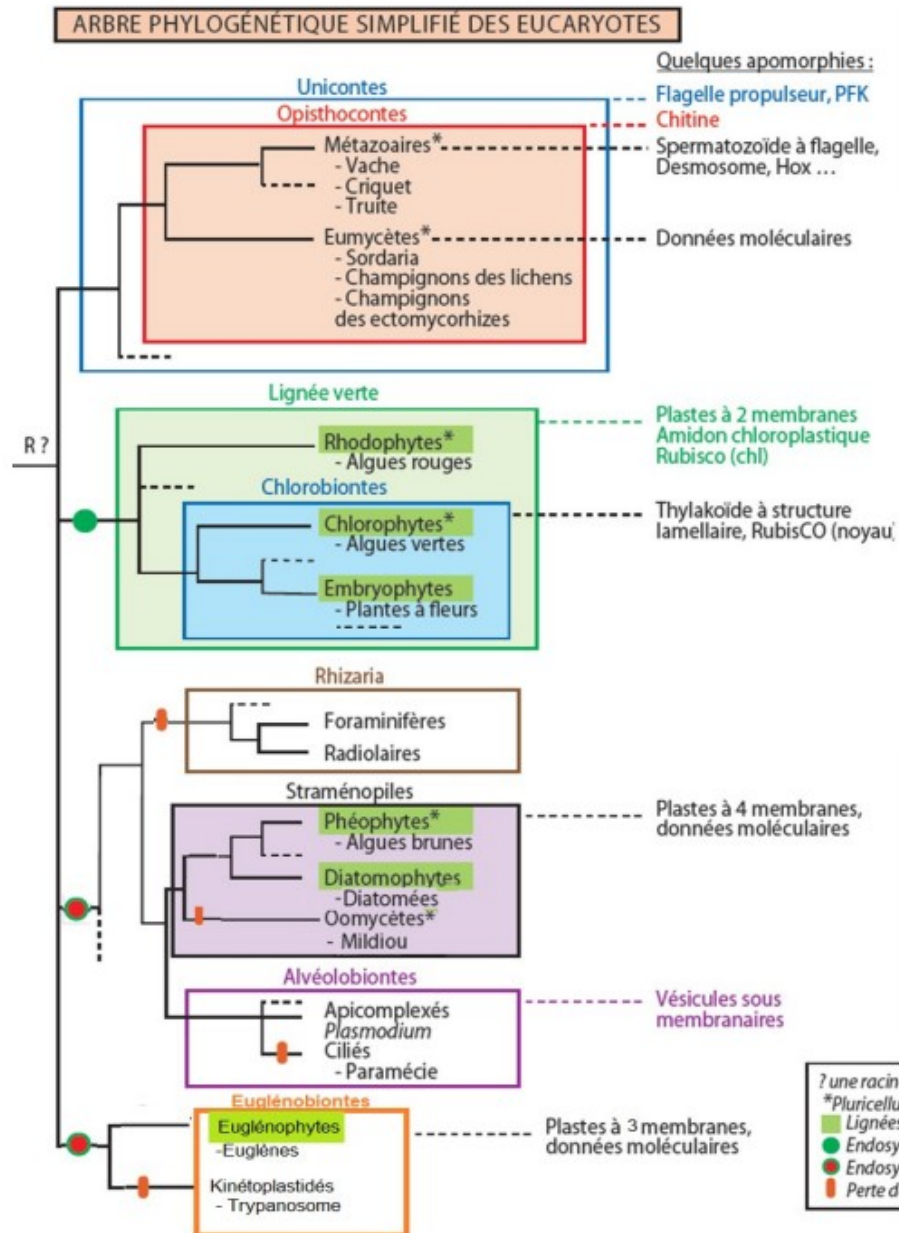
Le séquençage de ces Lokiarchées fait pencher les liens de parenté au sein du vivant en faveur de la première théorie à la différence près que les **Archées et les Eucaryotes constitueraient un groupe monophylétique**, en imaginant une cellule au génome archéen acquérant des gènes eubactériens et les propriétés métaboliques associées par transferts horizontaux.

Document 44 : l'arbre du vivant revisité depuis le séquençage de Lokiarchées en 2015



Document 4 : arbre phylogénétique simplifié des eucaryotes

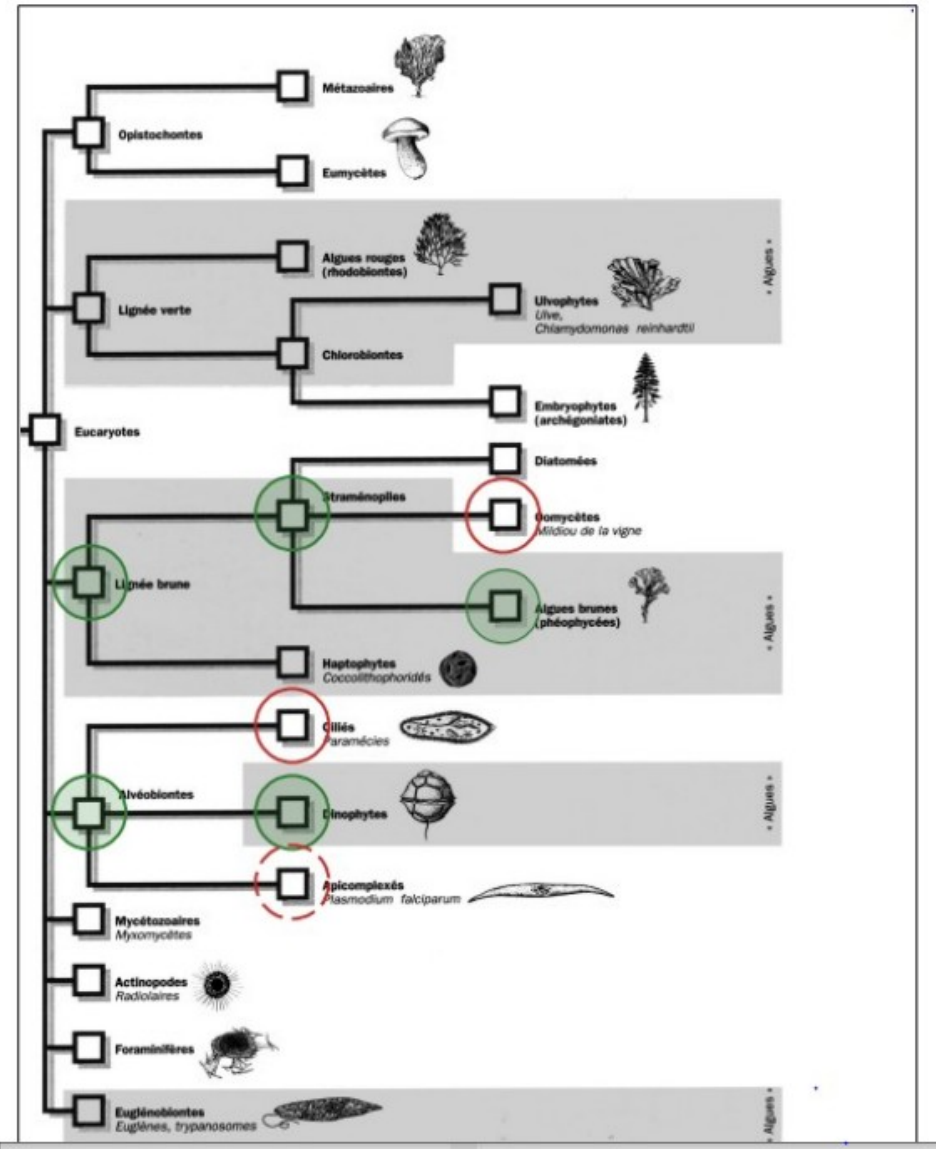
Il est important de noter que dans cet arbre, **les évènements d'endosymbiose sont à l'origine de divergences évolutives majeures**, l'organisme phagocyteur gagnant alors l'ensemble des gènes de l'organisme phagocyté.



4. l'arbre des eucaryotes illustre également des évolutions régressives ou réversions

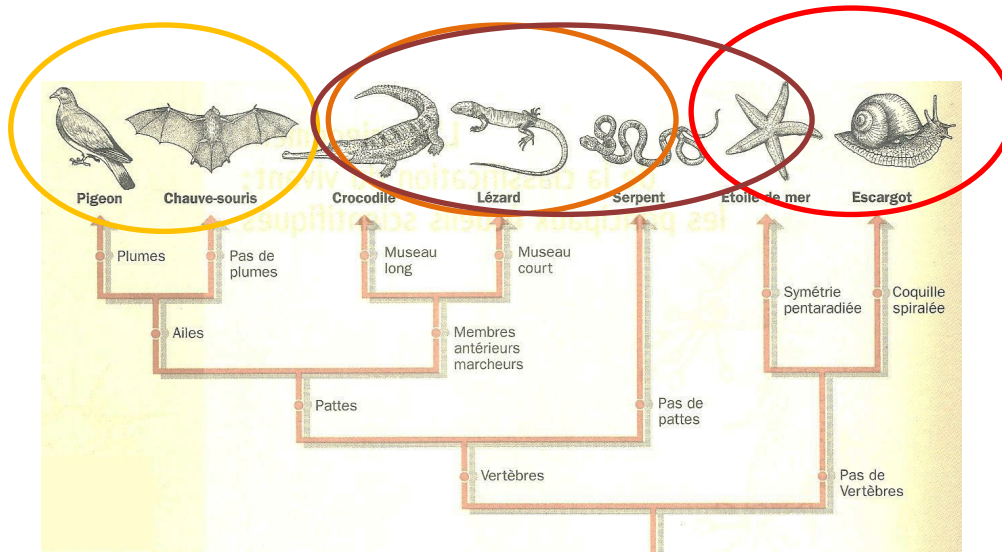
Document 45 : l'arbre des eucaryotes illustre des régressions comme par exemple la perte de plastides

- les pertes de plastides
- la perte de l'état pluricellulaire

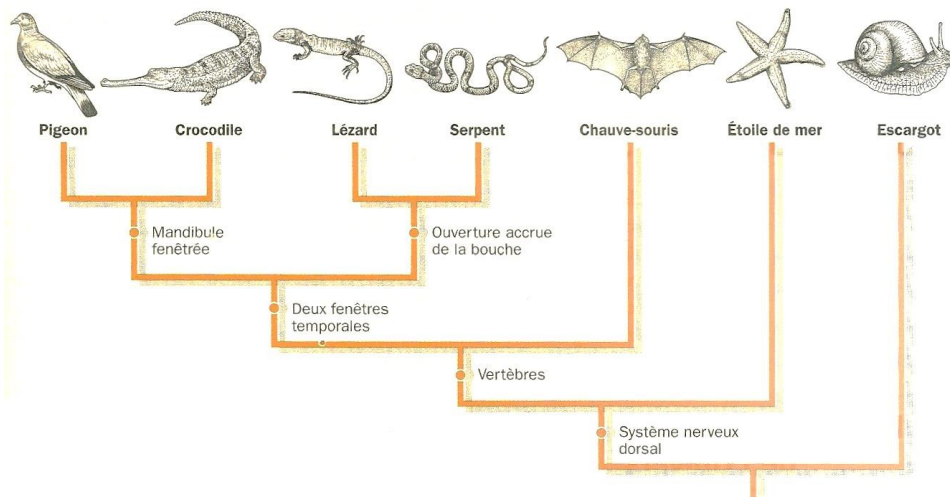


5. les arbres phylogénétiques révèlent également les homoplasies des anciennes classifications et

La lecture d'un arbre phylogénétique et sa confrontation aux anciennes classifications met en évidence des **groupes poly ou paraphylétiques** du fait de la considération d'**homoplasies** caractérisant deux structures analogues mais non homologues.

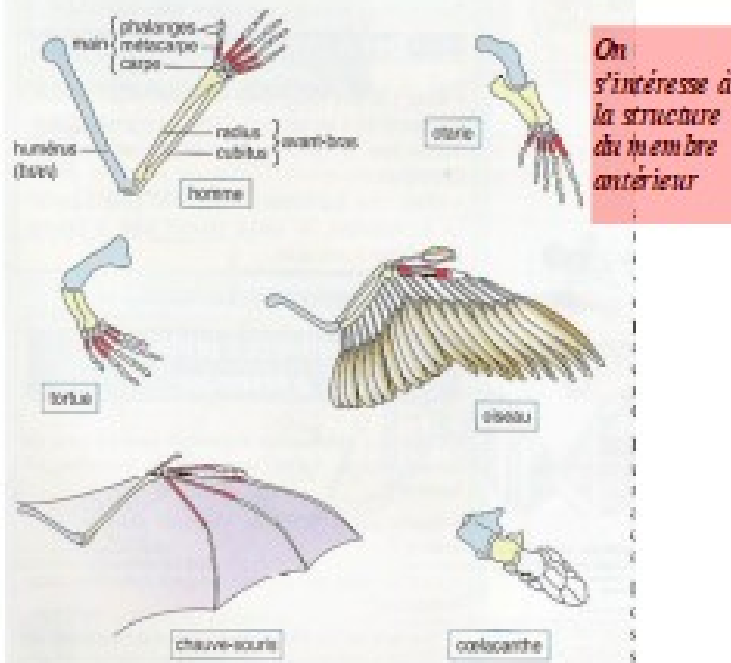


Classification fixiste
regroupe les êtres vivants selon des points communs mais aussi des différences = TRI : qui a, qui n'a pas



Classification phylogénétique :
regroupe les êtres vivants selon leurs points communs uniquement = CLASSEMENT : regroupement selon caractères partagés

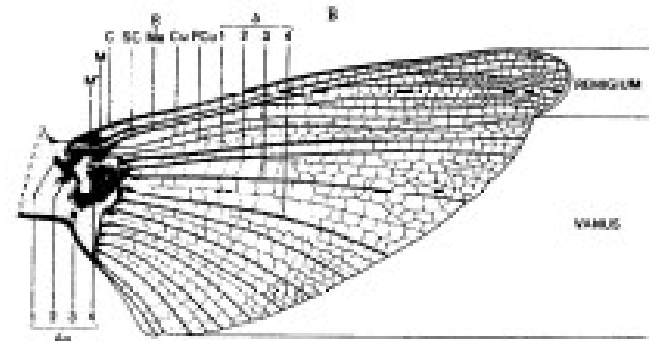
Caractères homologues = Synapomorphie



Caractères analogues = Homoplasie

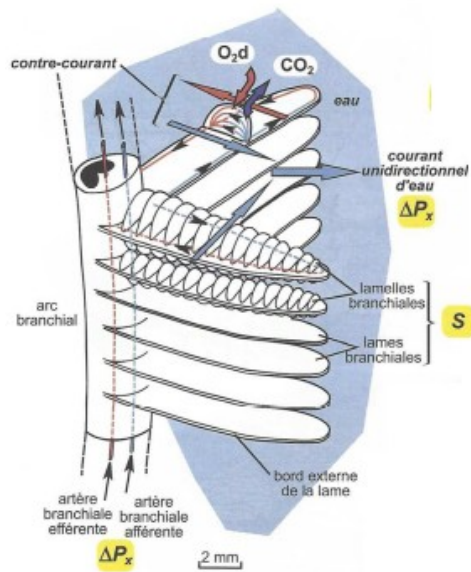
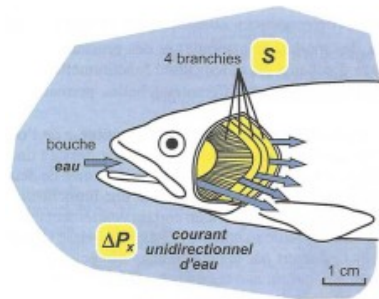


On s'intéresse à la fonction « aile »

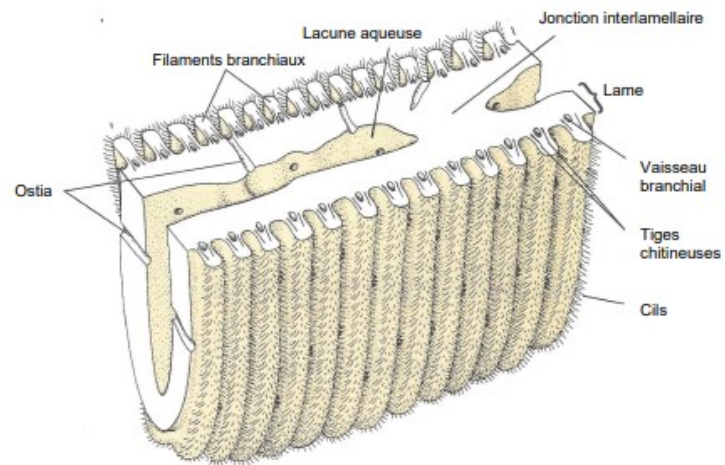
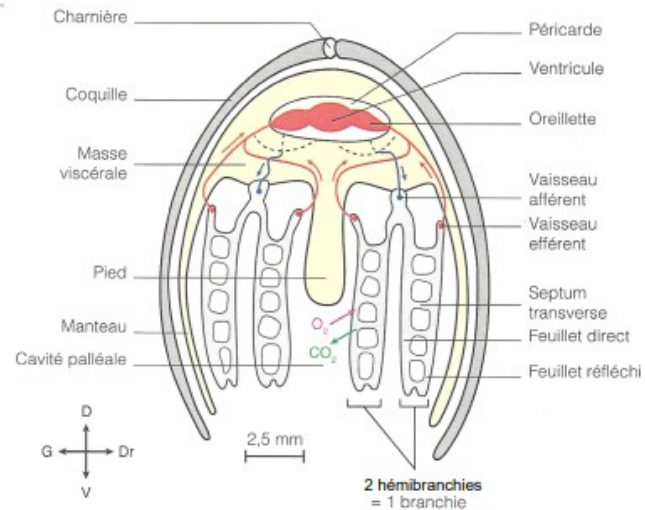


1A, 2A, 3A, 4A : nervures anales 1, 2, 3, 4 ; Aa.1, Aa.2, Aa.3, Aa.4 : sclérites cuticulaires 1, 2, 3, 4 ;
C : nervure costale ; Cu.1 : cellule ; Cu.2 : nervure cubitale ; M, M' : plaques radiales ;
Mx : nervure médiane ; N.L.A. : nervure longitudinale accessoire ; PC : nervure précostale ;
PCu : nervure post cubitale ; PLCu : pli radial ; R : nervure radiale ; S.C. : nervure sous costale.

Ces homoplasies témoignent souvent de convergences évolutives sélectionnées par le milieu (exemple des branchies de Poissons et de Mollusques)



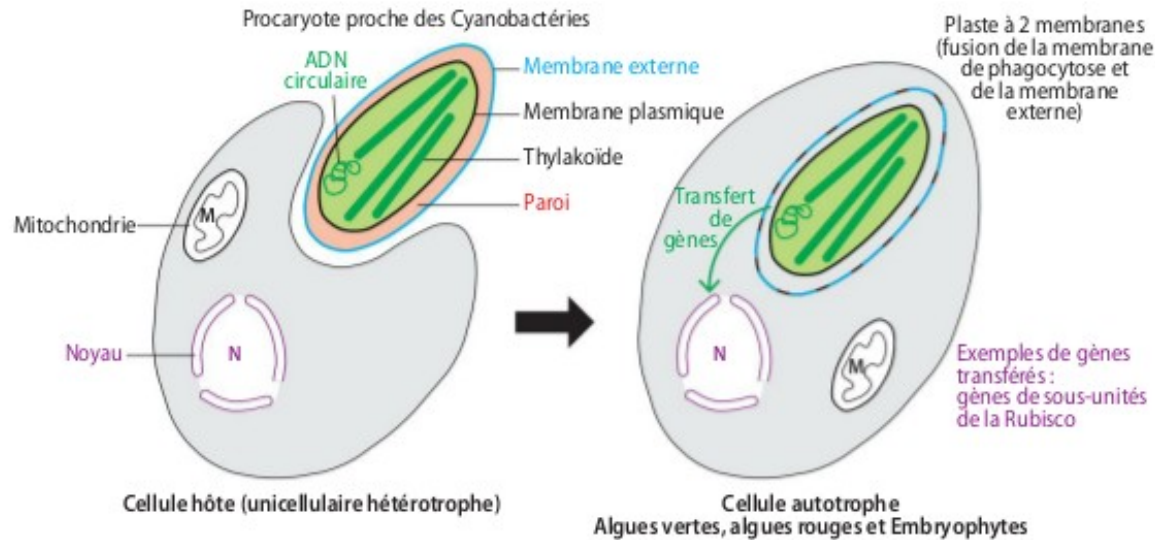
Organisation de l'appareil branchial d'un poisson téléostéen.



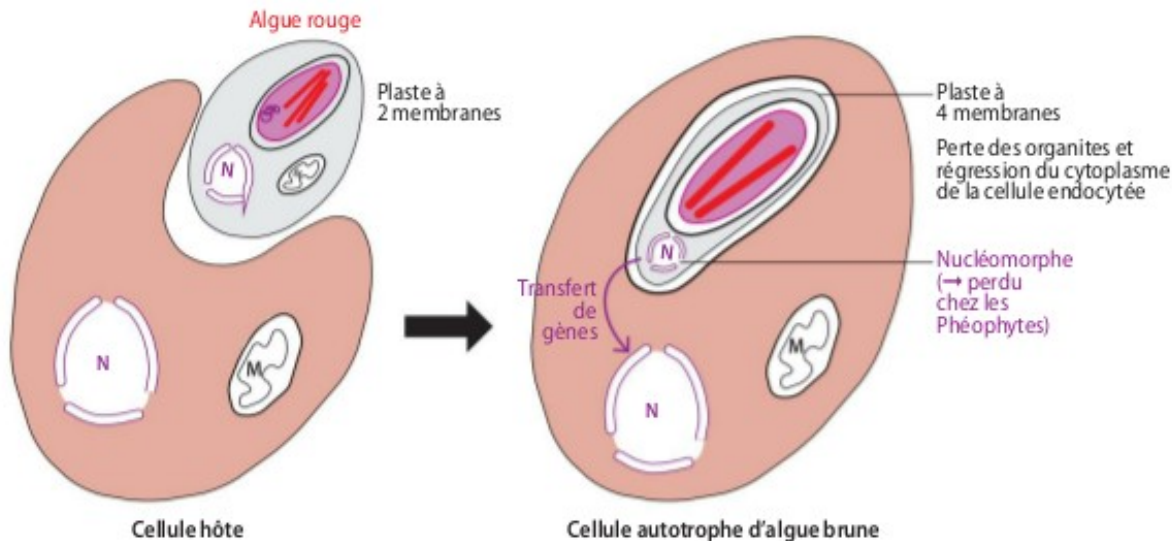
Appareil respiratoire chez la Moule

ou provenant d'endosymbiose (exemple de la photosynthèse)

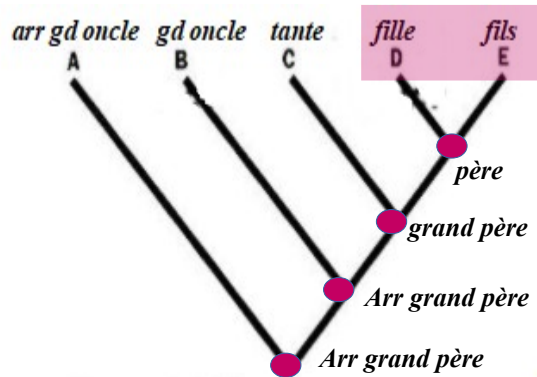
A L'endosymbiose primaire fait apparaître les plastides de la lignée verte



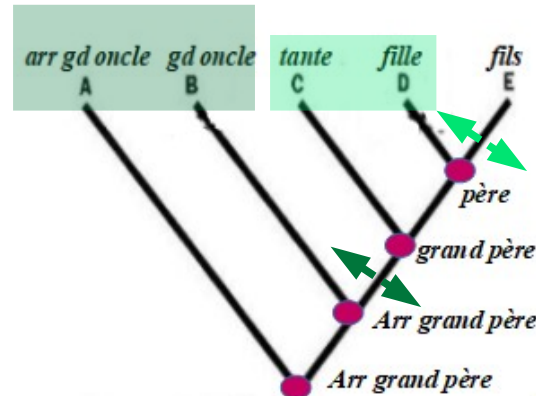
B L'endosymbiose secondaire fait apparaître les plastides des algues brunes



les groupes phylogénétiques

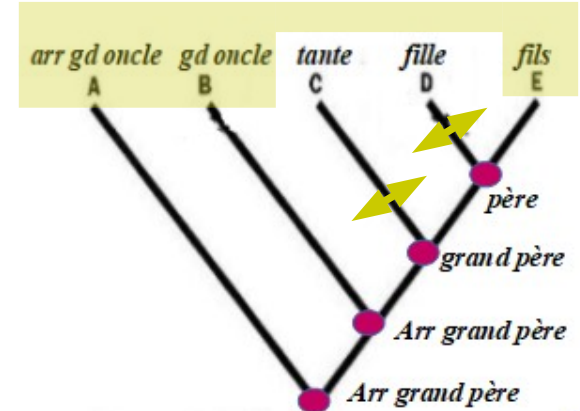


Les enfants Martin
constituent un groupe
monophylétique



Les femmes de la famille Martin
constituent un groupe paraphylétique
puisque'on exclue le fils qui pourtant
partage le père comme ancêtre commun
avec sa soeur

De mêmes, les « anciens » de la famille
Martin (gd oncle, arr gd oncle) de la
famille Martin constituent un groupe
paraphylétique puisque'on exclue tous les
descendants à partir du grand-père qui
partage pourtant l'arrière grand-
père comme ancêtre commun le grand
oncle



Les hommes de la famille Martin
constituent un groupe polyphylétique
puisque'on exclue plusieurs descendants
(la tante et la fille) de plusieurs ancêtres
communs (père et grand père)

a. Groupes monophylétiques

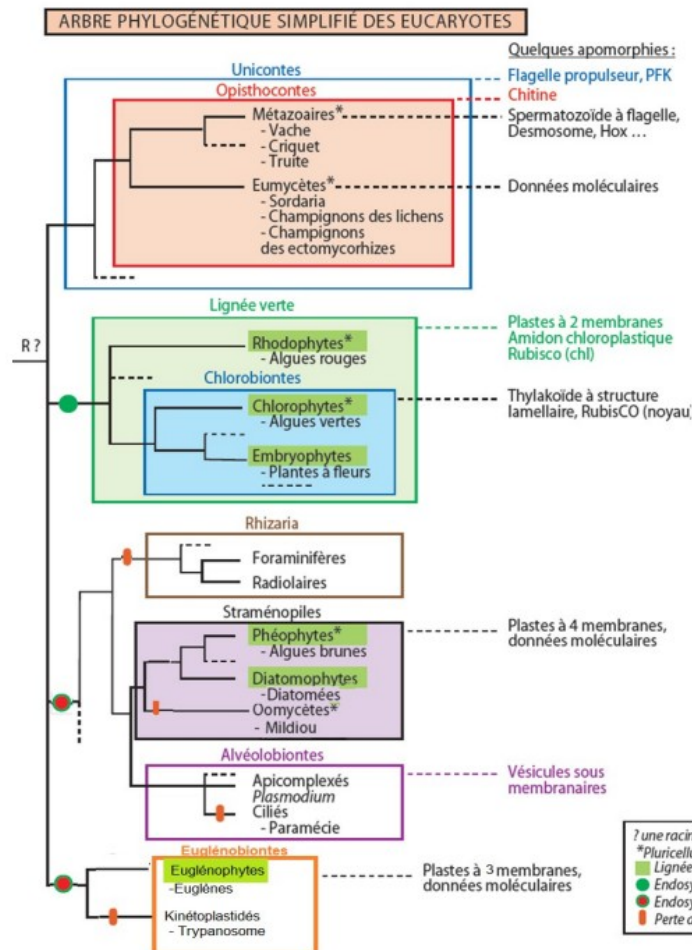
b. Groupe paraphylétique

c. Groupe polyphylétique

Attention cependant, un groupe polyphylétique est construit sur le partage d'un caractère dérivé comme par exemple le groupe des « Algues » construit sur la « capacité photosynthétique » et la structure végétative de type thalle alors qu'un groupe paraphylétique est construit sur le partage d'un caractère ancestral.

L'état unicellulaire étant une forme ancestrale du caractère, on considérera donc le groupe des unicellulaires eucaryotes comme un groupe paraphylétique. (cf SVA3)

Document 4 : arbre phylogénétique simplifié des eucaryotes



6. les arbres phylogénétiques identifient les transferts horizontaux de gènes par des incongruences

Un caractère peut être présent dans une espèce sans l'avoir acquis par un ascendant, mais par un transfert horizontal de gènes.

Conséquence biologique : cette espèce partage un caractère avec un autre groupe.

Conséquence phylogénétique : ces deux taxons vont être proches sur l'arbre construit.

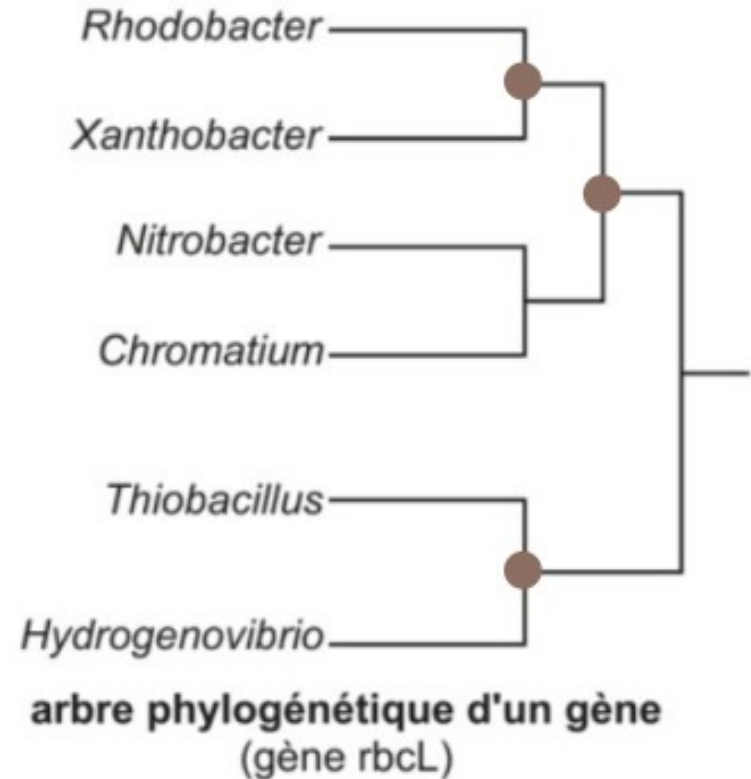
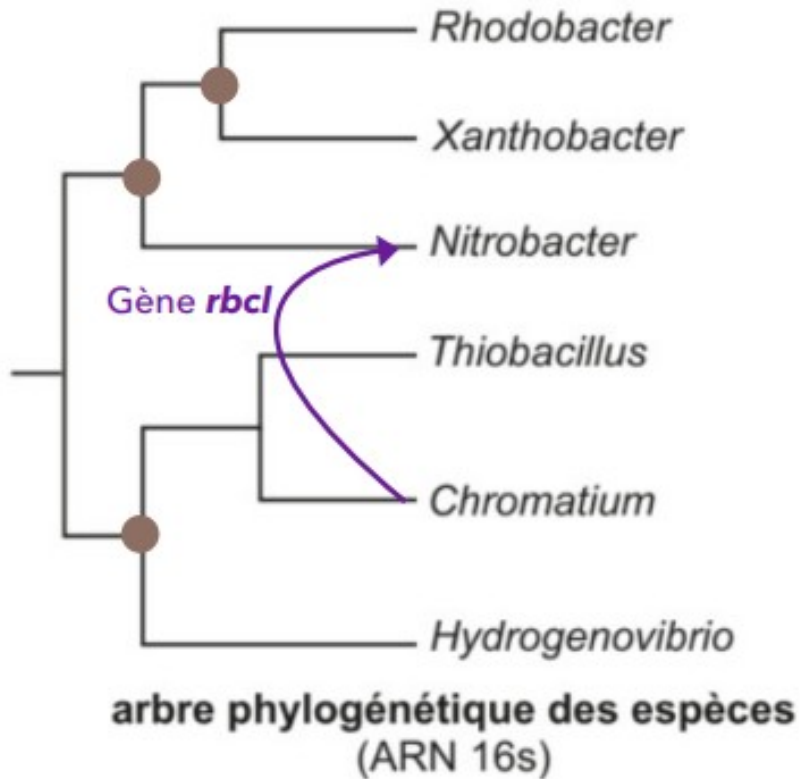
Mais, la proximité de ces deux taxons peut être testée par plusieurs autres caractères, on constatera alors qu'ils ne les partagent pas ou alors sous des états différents.

Conséquence graphique : l'ordre des ramifications est contredit selon le caractère considéré pour la reconstitution phylogénétique.

Conséquence biologique : cette espèce possède un caractère par transfert horizontal de gènes.

Conséquence phylogénétique : ces deux taxons ne sont pas proches sur l'arbre construit, mais seront reliés pour illustrer le transfert horizontal de gènes.

En conclusion, un arbre est congruent si le regroupement induit par une synapomorphie n'est pas contredit par le regroupement induit par une autre synapomorphie. En fait, c'est une conséquence du principe de parcimonie.

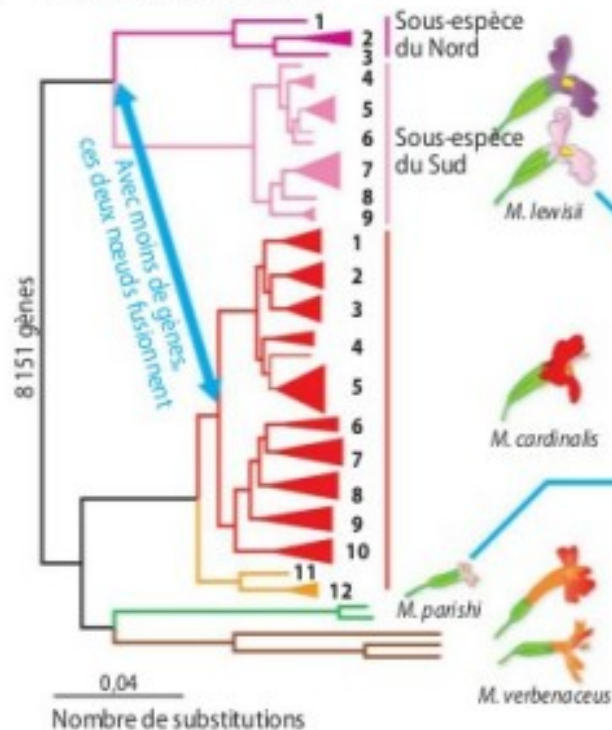


Arbre des espèces et l'arbre du gène *rbcl* chez les bactéries (in Beaux)

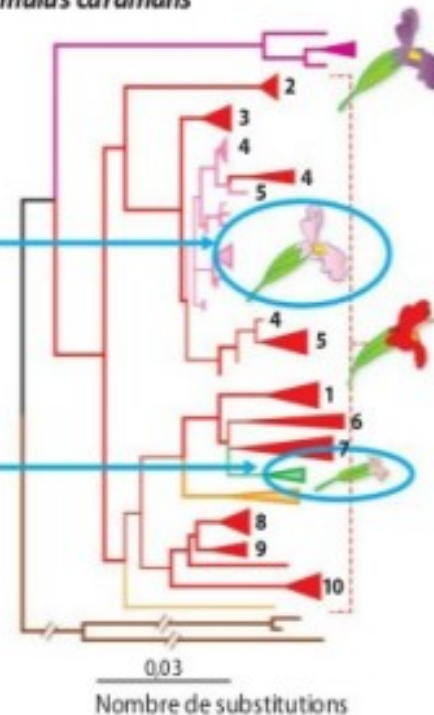
Le transfert horizontal du gène (THG) *rbcl* de ***Chromatium*** vers ***Nitrobacter*** explique la proximité de ces deux espèces sur l'arbre basé sur le seul gène *rbcl*.

Document 37 : un exemple d'évolution réticulée par hybridation et introgression

A La phylogénie des Érythrantes a été difficile à établir



B La phylogénie des chloroplastes « déplace » certaines espèces au sein de l'espèce *Mimulus cardinalis*



C Ces deux problèmes s'expliquent par des introgressions entre les 3 espèces



VI. Conclusion

Les forces majeures qui induisent la variation génétique et donc la biodiversité et l'évolution des espèces sont :

- **les mutations :** des variations localisées ou régionales de la séquence nucléotidique ;
- **les recombinaisons :** des échanges d'information entre des chromosomes homologues, la plupart du temps au cours de la méiose ;
- **la dérive génétique :** variation d'échantillonnage d'information génétique d'une génération à l'autre, qui a un effet très marqué pour de petits échantillons ;
- **la sélection naturelle :** des forces qui augmentent ou diminuent les probabilités d'héritabilité de certains allèles dues à des différences de valeur sélective (= fitness) ;
- **la migration :** des échanges d'information entre sous-populations partiellement ou totalement isolées

Au cours des temps géologiques, l'isolement reproducteur des espèces et/ou leur hybridation conduit à l'apparition de nouvelles espèces ou spéciation, d'autant plus probable qu'il existe une variabilité génétique au sein des les populations originelles et que le milieu environnant qu'il soit abiotique ou biotique varie et exerce une pression de sélection.

La construction des arbres phylogénétiques et leurs lectures permettent de proposer des scénarii évolutifs pour expliquer l'histoire de la vie sur Terre .

Néanmoins, la construction d'un arbre phylogénétique est très complexe et les hypothèses choisies bien qu'appliquant le principe de parcimonie sont toujours réfutables à la lumière de nouvelles découvertes.