

LES MÉCANISMES DE L'ÉVOLUTION

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).

Savoirs visés

Capacités exigibles

SV-K-1 Les mécanismes de l'évolution (BCPST 2)

Les mécanismes de l'évolution peuvent être étudiés par différentes approches, dont l'évolution expérimentale. Les mutations sont aléatoires et engendrent du polymorphisme dans une population. Les flux migratoires peuvent augmenter ou réduire le polymorphisme d'une population.

La sélection est un processus majeur de reproduction différentielle, où la valeur sélective (*fitness*) se mesure au nombre de descendants viables et fertiles produits. La valeur sélective d'un trait génétique dépend de l'environnement ; elle diminue parfois la valeur sélective d'autres traits (compromis évolutif). La sélection exerce un tri orienté de la diversité génétique, mais peut aussi entretenir un polymorphisme dans certains cas.

La dérive génétique exerce un tri aléatoire dont l'intensité dépend de la taille des populations.

- Argumenter la notion de compromis évolutif à partir de l'exemple des caractères potentiellement handicapants des mâles.

- Comparer sélection directionnelle et sélection balancée.

- Exploiter des données pour déterminer une modalité de sélection sur des traits quantitatifs.

- Discuter de facteurs de sélection et de la valeur sélective d'un trait de caractère à partir de documents fournis.

- Modéliser, à l'aide d'un logiciel, des cas de sélection ou de dérive afin d'expliquer l'évolution d'une population.

- Distinguer les effectifs efficace et total d'une population dans l'intensité de la dérive.

- Mettre en relation le hasard et l'évolution de la biodiversité à partir de l'exemple de la crise Crétacé-Paléocène (dérive à partir des taxons survivants).

L'espèce, qui joue un grand rôle dans la description de la biodiversité observée, est un concept élaboré par l'être humain.

Chez les Eucaryotes, les isolements reproducteurs conduisant à des isolements génétiques permettent de définir des espèces biologiques.

Cet isolement conduit à des spéciations allopatriques ou sympatriques.

Néanmoins, les transferts horizontaux et les hybridations (qui induisent des introgressions) sont des limites à ces isolements. Ces phénomènes entraînent une évolution réticulée du vivant.

Les espèces et les populations ne sont pas pérennes car elles sont constituées d'individus qui varient et sont soumis à la sélection et la dérive ; de plus elles peuvent s'éteindre.

Sous l'effet de relations interspécifiques, les espèces sont en évolution permanente ou s'éteignent (théorie de la Reine Rouge) : c'est la coévolution, qui peut s'accompagner de cospéciation.

- Discuter différentes définitions de l'espèce, leurs contextes d'usage et leurs limites (définition biologique, phénotypique, écologique, phylogénétique, ...).

- Exploiter des données scientifiques démontrant des cas de spéciation.

- Argumenter la coévolution entre deux espèces pour un cas déterminé (plante-pollinisateur, hôte-parasite)

Précisions et limites :

On étudiera un cas de spéciation allopatrique et un cas de spéciation sympatrique.

La coévolution plante-pollinisateur peut s'appuyer utilement sur les analyses florales conduites en travaux pratiques

Les espèces, formées de populations plus ou moins connectées entre elles, peuvent être étudiées comme des ensembles ou des réservoirs d'allèles.
Chez les diploïdes, l'hétérozygotie est plus ou moins maintenue selon le régime de reproduction (asexué ou sexué plus ou moins panmictique).
Le polymorphisme existant dans les populations est affecté par les mutations, la migration, la sélection et la dérive.
Le modèle de Hardy-Weinberg permet de caractériser les écarts à l'équilibre attendu en panmixie.

- Comparer les conséquences génétiques de la reproduction sexuée versus asexuée.
- Comparer les conséquences génétiques de l'homogamie et de l'hétérogamie.
- Comparer des données acquises par l'observation ou issues de publications aux proportions attendues d'après le modèle de Hardy-Weinberg et les interpréter.

Précisions et limites :

Le modèle de Hardy-Weinberg (présenté comme modèle par défaut ou « modèle nul ») est étudié en terminale : il s'agit ici de le remobiliser et d'enrichir l'étude de la génétique des populations, notamment avec l'impact du régime de reproduction. Les conséquences génétiques de l'hétérogamie sont étudiées pour le locus S des Angiospermes.

Les tests statistiques vus en mathématiques peuvent être remobilisés en génétique des populations.

SV-K-2-2 Analyser des arbres phylogénétiques pour construire des scénarios évolutifs (BCPST 2)

Plusieurs arbres du vivant se sont succédés depuis les premières classifications phylogénétiques avec l'enrichissement des données sur la biodiversité et l'évolution des technologies moléculaires.
Les virus ne sont pas placés dans l'arbre du vivant.
La racine de l'arbre des Eucaryotes est encore sujette à discussion. Cet arbre illustre la divergence évolutive, la possibilité d'évolution régressive et l'homoplasie (convergence et réversion). C'est le cas par exemple pour la possession de plastes et l'état pluricellulaire.
Certains groupes définis par leurs ressemblances écologiques témoignent d'une convergence évolutive, comme les végétaux (au sens des organismes réalisant la photosynthèse oxygénique), les algues ou les champignons.
La confrontation d'arbres phylogénétiques peut révéler des coévolutions et/ou cospéciations.

- Identifier un transfert horizontal de gène comme une différence de topologie (incongruence) entre les arbres phylogénétiques basés sur ce gène et sur d'autres gènes.
- Argumenter l'absence des virus dans l'arbre du vivant.
- Argumenter que l'évolution ne peut pas être présentée en termes de « progrès », qu'elle peut être simplificatrice, et qu'elle n'a ni direction, ni but.
- Exploiter des données afin de discuter l'histoire évolutive d'un groupe, les données et les arbres phylogénétiques étant fournies.
- Argumenter la théorie endosymbiotique des plastes ainsi que les endosymbioses primaires et secondaires des plastes.
- Identifier et expliquer des convergences évolutives.
- Réaliser des observations macroscopiques et microscopiques, avec ou sans coloration, afin de mettre en évidence des caractères des algues exploitables dans le cadre d'une analyse phylogénétique.
- Exploiter des données biochimiques et des clichés de microscopie électronique d'algues et d'organismes unicellulaires pour discuter leur place dans l'arbre phylogénétique ou la signification évolutive d'un de leurs caractères.

Précisions et limites :

Cette partie s'appuie sur les organismes vus par ailleurs dans le programme, au cours des travaux pratiques et des sorties. L'arbre des Eucaryotes est fourni aux étudiants pour conduire une analyse phylogénétique.

Les endosymbioses primaires et secondaires sont étudiées à partir de l'exemple des algues hétérocontes (algues brunes et diatomées) et des Archéoplastidés (ou Lignée verte).

Les pertes de la pluricellularité sont traitées avec l'exemple des levures.

La diversité des algues est abordée notamment en travaux pratiques avec les exemples des algues unicellulaires, filamenteuses (Antithamnion ou Polysiphonia), en lame (Ulva) et à thalle ramifié/complexe (Fucus).

La diversité des unicellulaires est abordée notamment en travaux pratiques avec les exemples de E. coli, Nitrobacter sp., Rhizobium sp., Saccharomyces cerevisiae, paramécies, Trypanosoma sp., diatomées, Chlamydomonas sp..

Elle agit sur tous les traits mais agit seule sur les traits neutres.
La biodiversité actuelle est donc à la fois le résultat de sélections et de dérives.

Précisions et limites :

On pourra s'appuyer notamment sur les expériences historiques de Luria et Delbrück (1948) et de Buri (1956) pour argumenter respectivement le caractère aléatoire des mutations et la dérive. La sélection balancée est construite sur l'exemple du locus S des Angiospermes ou de la proportion des mâles et des femelles afin de s'appuyer sur un exemple où seule la sélection intervient dans le maintien du polymorphisme.

Pour la dérive génétique, on s'appuie sur un exemple d'effet fondateur.

I. Origines du polymorphisme au sein des populations

1. rappels sur les sources de diversification des génomes (cf SVF4)
2. les mutations apparaissent de manière aléatoire : approche expérimentale par Luria et Delbrück (1943)

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
 - 1.2 les modélisations montrent la complexité de la sélection naturelle
2. La sélection naturelle est une force évolutive quantifiable par la valeur sélective ou fitness
 - 2.1 la sélection agit uniquement sur les caractères héréditaires
 - 2.2 notion de valeurs sélectives absolue et relative et coefficient de sélection
 - 2.3 effet de la sélection sur les fréquences génotypiques et alléliques par rapport à l'équilibre de H-W
 - 2.4. notion de compromis évolutif ou trade-off
3. La sélection naturelle peut maintenir ou réduire le polymorphisme de la population
 - 3.1 la sélection directionnelle réduit le polymorphisme
 - 3.2 la sélection balancée maintient le polymorphisme
4. la plus ou moins grande variabilité du milieu peut influencer le type de sélection
5. Les migrations ont tendance à homogénéiser les fréquences alléliques des populations
6. En conclusion

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

1. approche expérimentale de Buri (1956)
2. la dérive génétique agit d'autant plus rapidement que la taille de la population est réduite
- 3. notion d'effectif efficace et incidence de la dérive génétique sur les fréquences alléliques**
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
- 5. la dérive génétique agit seule sur les traits neutres mais est aussi à l'origine du polymorphisme des traits sélectionnés**
- 6. à l'échelle des temps géologiques, une dérive phylogénétique s'observe lors des crises biologiques, exemple de la crise K-T**

IV. L'évolution mène à la spéciation

1. Les multiples définitions de l'espèce
 - 1.1 l'approche phénotypique de l'espèce
 - 1.2 l'approche biologique de l'espèce
 - 1.3 L'approche écologique de l'espèce
 - 1.4 L'approche phylogénétique de l'espèce
 - 1.5 en conclusion
2. l'isolement génétique des populations conduit à la spéciation
 - 2.1 la spéciation allopatrique par isolement géographique
 - 2.2 la spéciation sympatrique sans isolement géographique
 - 2.3 cas particulier de la spéciation en anneau
3. les mécanismes limitant les isolements génétiques et donc la spéciation
 - 3.1 les transferts horizontaux de gènes
 - 3.2 les hybridations fertiles et le mécanisme d'introgession
 - 3.3 le concept de l'évolution réticulée

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

V. les arbres phylogénétiques fournissent des scénarios évolutifs

1. les arbres phylogénétiques n'intègrent pas les virus
2. les arbres phylogénétiques évoluent au fur et à mesure des avancées de la recherche et remettent en cause la délimitation du vivant
3. les arbres phylogénétiques illustrent la divergence évolutive, exemple de l'arbre des Eucaryotes
4. l'arbre des eucaryotes illustre également des évolutions régressives ou réversion
5. les arbres phylogénétiques révèlent également les homoplasies des anciennes classifications et témoignent des convergences évolutives
6. les arbres phylogénétiques identifient les transferts horizontaux de gènes par des incongruences

VI. Conclusion

Définitions/mots-clés :

Algues : groupe d'organismes aquatiques photolithotrophes unicellulaires ou possédant un thalle.

Adaptation : innovation évolutive apparue **par mutation au hasard et fixée** dans une population **en corrélation avec un facteur de l'environnement du fait de l'avantage conféré par l'acquisition de ce nouveau caractère** aux individus

de cette population. **La sélection naturelle est la seule cause de cette adaptation** et cette adaptation est **héritable** et donc transmise de génération en génération.

Apomorphie : état dérivé d'un caractère.

Arbre phylogénétique : représentation graphique de liens de parenté entre taxons.

Archées : groupe de **procaryotes** souvent extrêmophiles, caractérisé par des lipides formés par liaison éther.

Caractère : attribut observable d'un organisme qui existe sous différents états et sur lequel on peut poser une hypothèse d'homologie. Comprend des caractères morpho-anatomiques, embryonnaires et moléculaires.

Champignon : groupe **polyphylétique** d'organismes **eucaryotes** avec une paroi chitineuse, **hétérotrophes absorbotrophes** et généralement filamenteux

Classification phylogénétique : établissement de liens de parenté entre espèces qui reflètent une histoire évolutive et qui **ne considère que les groupes monophylétiques**

Coefficient de sélection (s) : coefficient permettant de **quantifier l'intensité de la sélection naturelle sur un génotype considéré**, $s = 1 - \lambda$ donc **plus s est grand et plus la pression de sélection** dans un environnement donnée, exerce un **effet négatif** sur le génotype

Coévolution : **évolution conjointe de deux espèces**, la sélection d'un trait de caractère ou d'une innovation d'une des espèces exerçant une pression de sélection sur des traits de caractère ou sur l'apparition d'une autre innovation chez l'autre espèce qui coévolue.

Compétition : **pression sélective intra ou interspécifique** jouant sur la fitness d'un ou de plusieurs caractères. Cette compétition concerne soit l'accès aux ressources soit l'accès à un habitat ou encore la sélection sexuelle en ce qui concerne la compétition intra-spécifique. **La compétition interspécifique mène à la notion d'exclusion compétitive.**

Convergence évolutive : **acquisition indépendante d'un état dérivé** d'un caractère par des taxons éloignés phylogénétiquement

Cospéciation : **coévolution entre deux populations** qui, **suite à l'émergence d'une nouvelle espèce** à partir de la population initiale, **entraîne l'émergence d'une nouvelle espèce dans l'autre population** par sélection naturelle.

Dérive génétique : **tri aléatoire de la fréquence allélique**, qu'il y ait ou non sélection naturelle. **Seule à agir sur les traits neutres.**

Effectif efficace d'une population (N_e) : effectif d'une population idéale (taille constante, individus sexués, croisements aléatoires et simultanés) **permettant d'éviter des variations fortes des fréquences alléliques du fait de la dérive génétique**. $N_e = 4 \times (N_{\text{♂}} \times N_{\text{♀}}) / (N_{\text{♂}} + N_{\text{♀}})$

Effet fondateur : fondation d'une population par l'arrivée de quelques individus, ce qui **favorise la dérive génétique** de tous les traits neutres et une forte divergence génétique entre la population d'origine et la population migrante.

Endosymbiose : association symbiotique dont l'un des partenaires vit dans les tissus ou cellules de l'hôte.

Espèce biologique : **population isolée génétiquement des autres** avec lesquelles elle ne peut plus échanger d'allèles par reproduction sexuée.

Espèce écologique : groupe d'individus capables de se reproduire entre eux et ayant les mêmes capacités à exploiter des ressources identiques.

Espèce phénotypique : groupe d'individus morphologiquement semblables et, à priori, capables de se reproduire entre eux.

Espèce phylogénétique : **plus petit groupe monophylétique partageant des caractères dérivés propres**

Eubactéries : groupe **procaryote** monophylétique caractérisé par une paroi de peptidoglycanes

Évolution réticulée : évolution des espèces qui **implique notamment des transferts horizontaux de gènes**, ce qui complique la reconstitution des liens de parenté.

Exclusion compétitive : concept prédisant que deux espèces ne peuvent cohabiter si leur niche écologique fondamentale est identique.

Fertilité (f) : espérance du nombre de descendants d'une génération à la génération suivante.

Fitness (w) : valeur sélective d'un génotype

Groupe monophylétique : groupe phylogénétique constitué par un ancêtre commun et l'ensemble des taxons qui en découlent.

Groupe paraphylétique : groupe **construit sur le partage d'un caractère ancestral** à partir de l'ancêtre commun défini et excluant une partie de ses descendants.

Groupe polyphylétique : groupe **construit sur le partage d'un caractère dérivé** et regroupant plusieurs taxons en excluant des descendant mais aussi des ancêtres communs.

Homologie : caractères présents dans différents taxons et **hérités d'un même ancêtre commun**.

Homoplasie : **analogie** c'est à dire similitude de forme entre deux caractères qui ne sont pas hérités d'un ancêtre commun.

Innovation évolutive : passage d'un **état ancestral à un état dérivé** d'un caractère.

Héritabilité : grandeur statistique, représente la part de la variance phénotypique P d'origine génétique G.

Hétérogamie : Croisements entre individus génétiquement différents pour les allèles considérés.

Homogamie : croisements entre individus génétiquement semblables pour les allèles considérés.

Hybridation : reproduction sexuée entre des individus d'espèces différentes.

Modèle de Hardy-Weinberg : modèle prédisant un **maintien des fréquences alléliques dans une population stable** (pas de mutations, de sélection naturelle, de dérive génétique, population fermée avec panmixie).

Modèle de la Reine Rouge : modèle décrivant une **coévolution entre deux espèces**, chaque variant sélectionné dans une espèce induisant une pression de sélection favorisant un autre variant dans l'espèce avec lequel elle interagit, agissant en retour comme pression de sélection sur la première espèce

Plésiomorphie : **état ancestral** d'un caractère

Réversion : retour d'un **caractère dérivé à l'état ancestral**

Sélection balancée : sélection naturelle qui **maintien un polymorphisme** dans une population.

Sélection directionnelle : sélection naturelle qui tend à **favoriser la fixation d'un allèle**

Sélection naturelle : **Tri orienté de la diversité génétique** par reproduction différentielle du fait d'une valeur sélective d'un génotype différent dans une population.

Spéciation allopatrique : émergence d'une nouvelle espèce après une **séparation physique** de la population initiale en deux sous-populations.

Spéciation sympatrique : Émergence d'une nouvelle espèce **sur la même aire géographique** que la population initiale. Implique un isolement reproductif, souvent par remaniement chromosomique.

Trade-off (ou compromis évolutif) : sélection d'un **compromis en évolution entre deux formes** d'un trait de caractère **soumis à des pressions de sélection opposées** (ex : taille des plumes de la queue du mâle chez le Paon).

Taxon : **unité monophylétique** des classifications hiérarchiques du vivant, peut désigner une espèce, un genre, une Famille, un Ordre, une Classe, un Embranchement ou un Règne.

Valeur sélective absolue : contribution d'un génotype au succès reproductif de l'organisme porteur de ce génotype dans des conditions environnementales données : **$W = v \text{ (viabilité)} \times f \text{ (fertilité)}$** . La fitness est donc quantifiable par le rapport entre la fréquence (ou le nombre) d'un génotype à la génération n+1 et sa fréquence (ou le nombre) à la génération n :

$$W = \frac{N_{\text{descendants}}}{N_{\text{parents}}}$$

Valeur sélective relative : rapport entre la valeur sélective absolue d'un génotype et la valeur sélective absolue la plus élevée parmi les génotypes considérés : **$w_{\text{génotype considéré}} = \frac{W_{\text{génotype considéré}}}{W_{\text{max}}}$**

Variance génétique : **écarts à la moyenne** dus aux différences génétiques dans la population.

Variance phénotypique : variance d'un caractère quantifiable dans une population donnée (taille, masse,...)

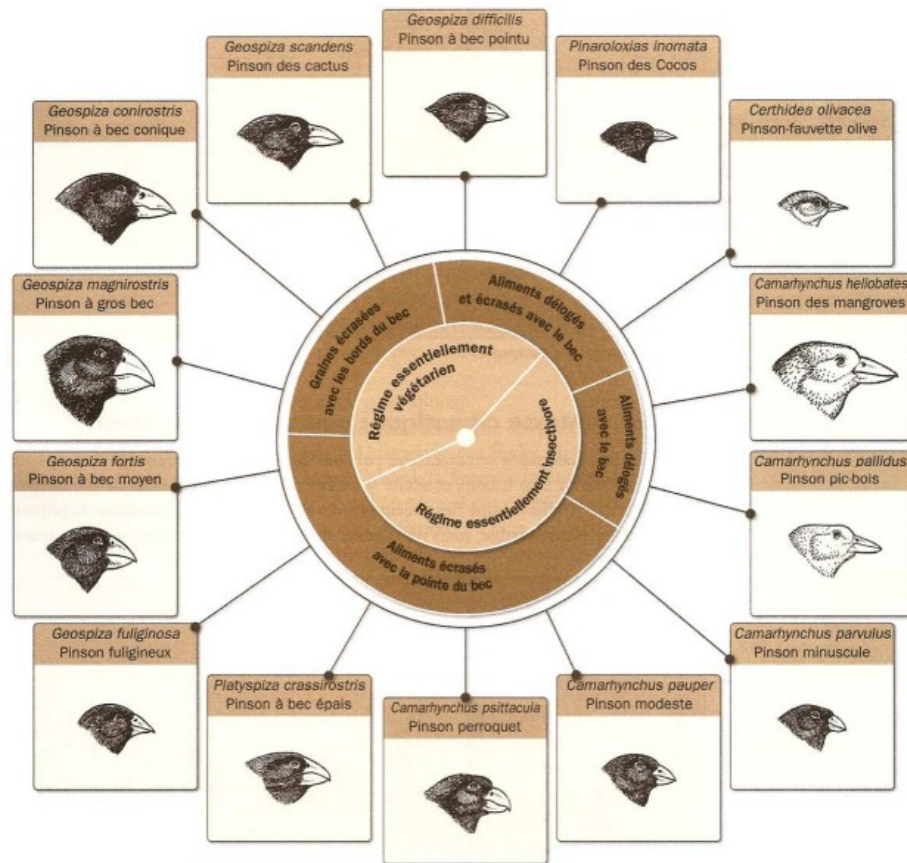
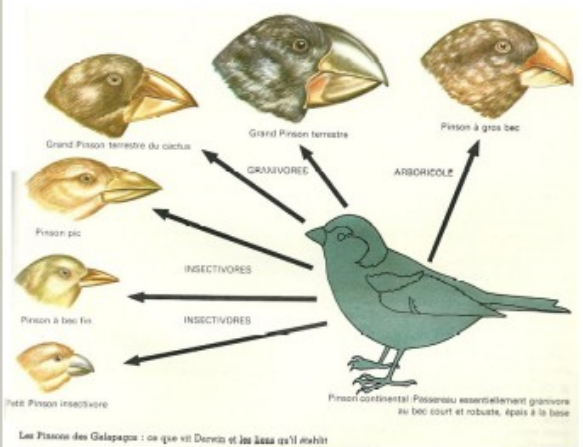
Végétaux : organismes eucaryotes réalisant la **photosynthèse oxygénique**

Viabilité (v) : probabilité de l'individu porteur d'un génotype d'arriver à l'âge reproducteur.

Mise en contexte et émergence de la problématique

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

Les Géospizes des Galápagos sont des espèces d'Oiseaux très proches, présentes sur les îles Galapagos ; 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 humides dans îles des Galapagos. DARWIN avait alors conclu à leur diversification à partir d'une espèce ancestrale venue du continent.



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>

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.*

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

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

2.

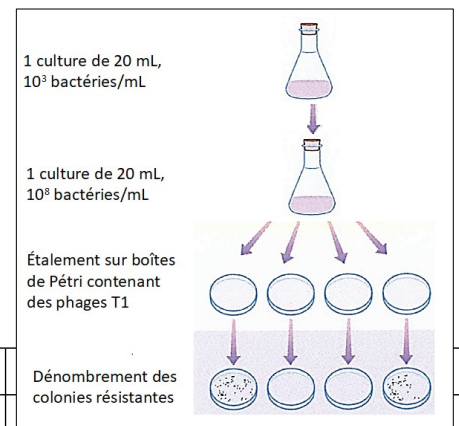
document 4 : mise en évidence expérimentale du caractère aléatoire des mutations par le test de fluctuation.

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
Nombre de colonies résistantes	14	15	13	21	15	14	26	16



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

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

↓ *Que représente la variance par rapport à la moyenne?*

La question est de savoir si :

- 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 1mL.

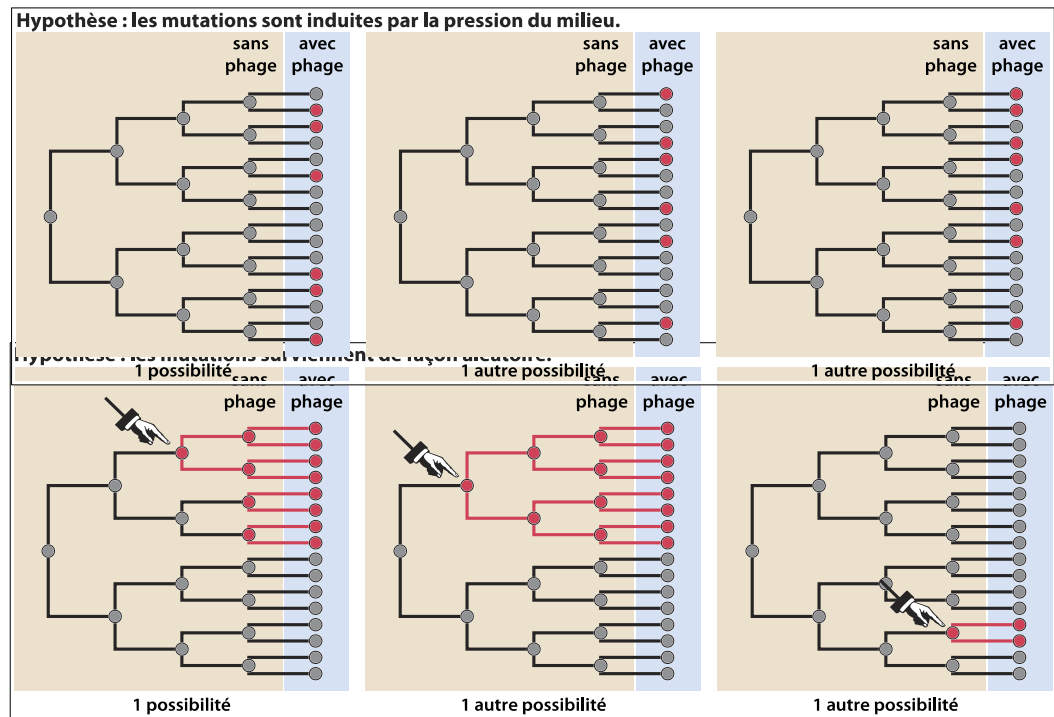
Selon les hypothèses, la variance sera proche ou très éloignée de la moyenne :

- 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**

- 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.**



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	10 7	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 1e expérience, la variance était elle proche de la moyenne?**

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.

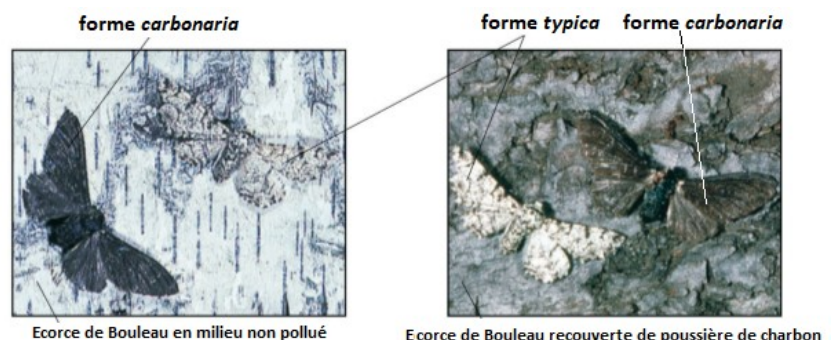
↓ **D'après les documents ci-dessous, expliquer la répartition observée des différents phénotypes de phalènes en fonction de leur environnement.**

↓ **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.**

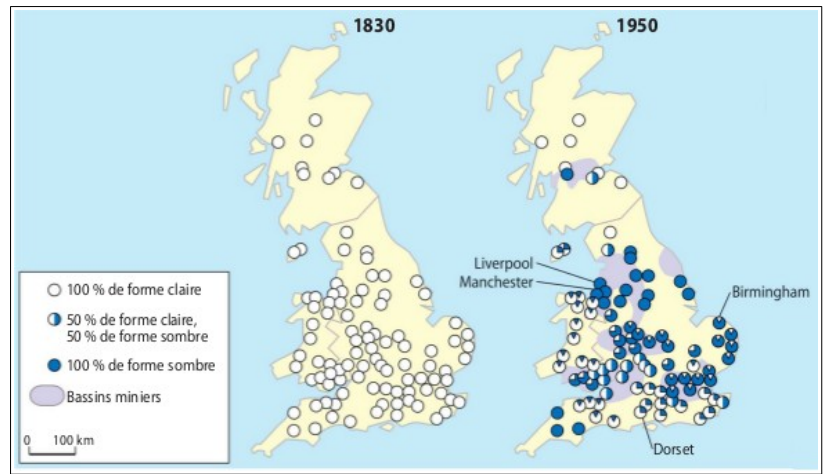
Au milieu du XIXe siècle, la variété claire de la phalène dite typica, est très largement majoritaire en Angleterre. Les papillons de cette forme sont de couleur blanche, tachetés de noir, de telle sorte qu'ils passent quasiment inaperçus lors qu'ils sont posés sur le tronc des bouleaux (figure a)

En 1848, on a capturé pour la première fois autour de 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.

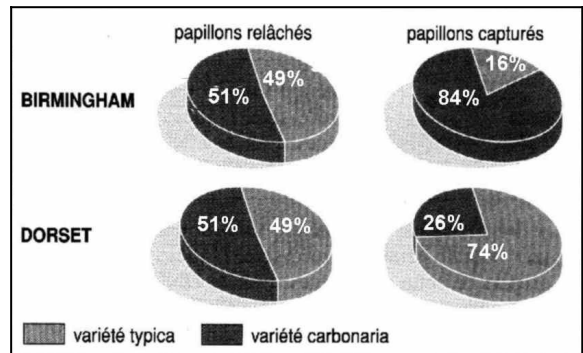


une expérience pour comprendre la répartition des deux variétés de phalène en Angleterre

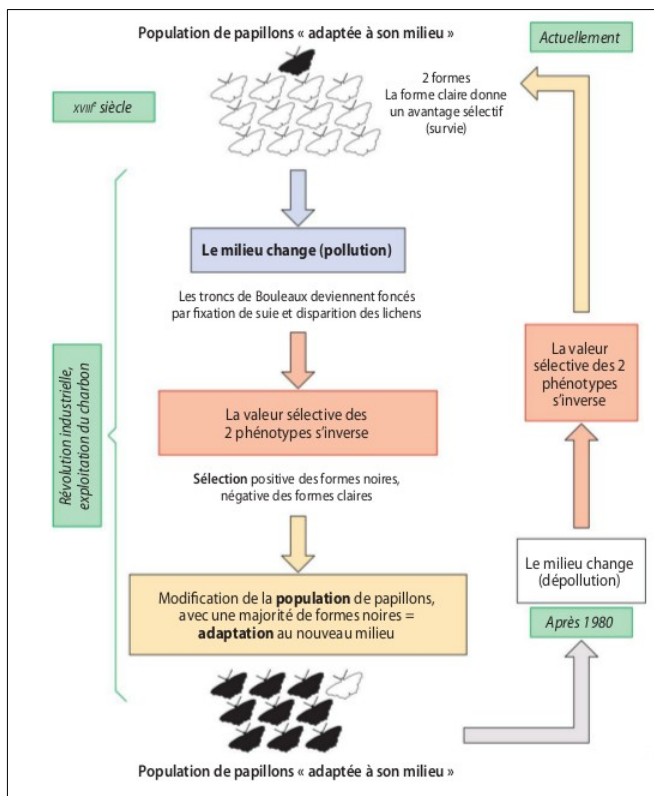
Des chercheurs émettent alors l'hypothèse que la forme *carbonaria* est mieux camouflée sur les troncs sombres : elle échappe ainsi plus facilement aux oiseaux prédateurs et survit plus longtemps. Pour tester cette hypothèse, ils réalisent l'expérience suivante : des phalènes des deux phénotypes sont 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.

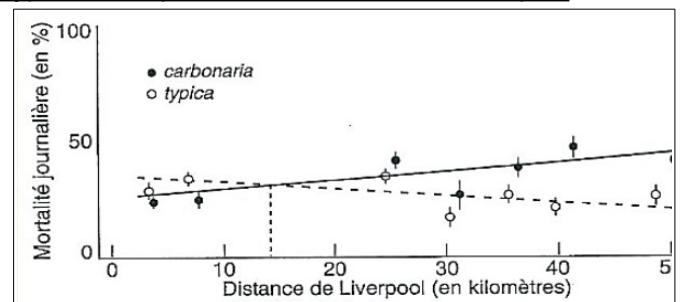
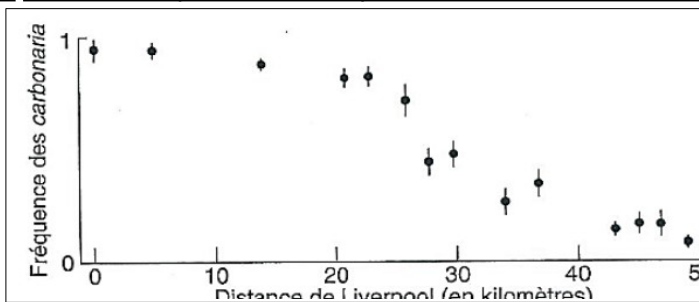


l'environnement et les modifications de la valeur sélective des caractères qui en découlent :

1.2 les modélisations montrent la complexité de la sélection naturelle

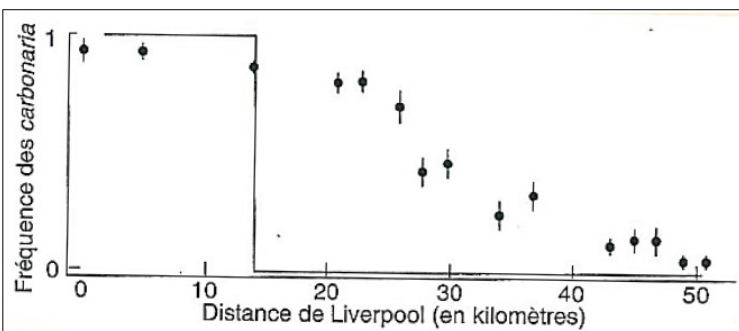
document 6 : étude de la répartition des morphes de phalènes et modélisations permettant d'expliquer les facteurs influençant leur sélection

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



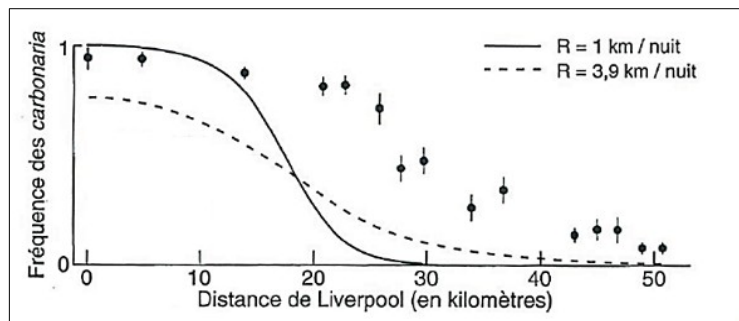
↓ Mettre en relation les deux graphiques et conclure

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



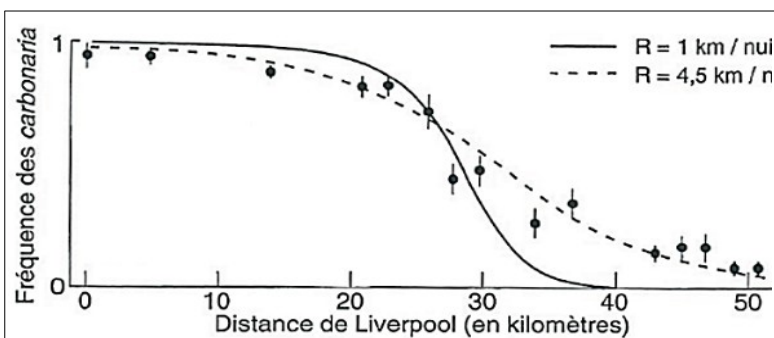
↓ Que peut-on conclure de cette modélisation ?

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



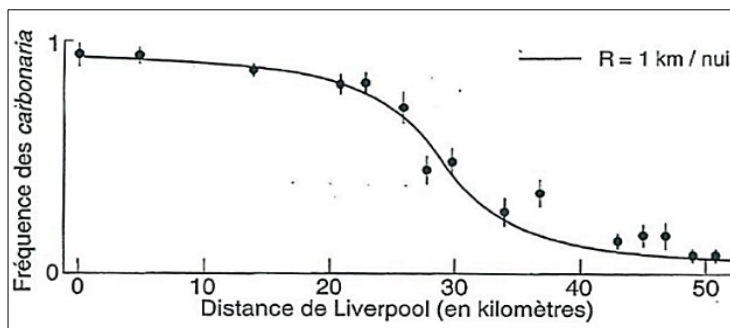
↓ Quelle nouvelle information apporte la prise en compte de la migration nocturne des papillons ?

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



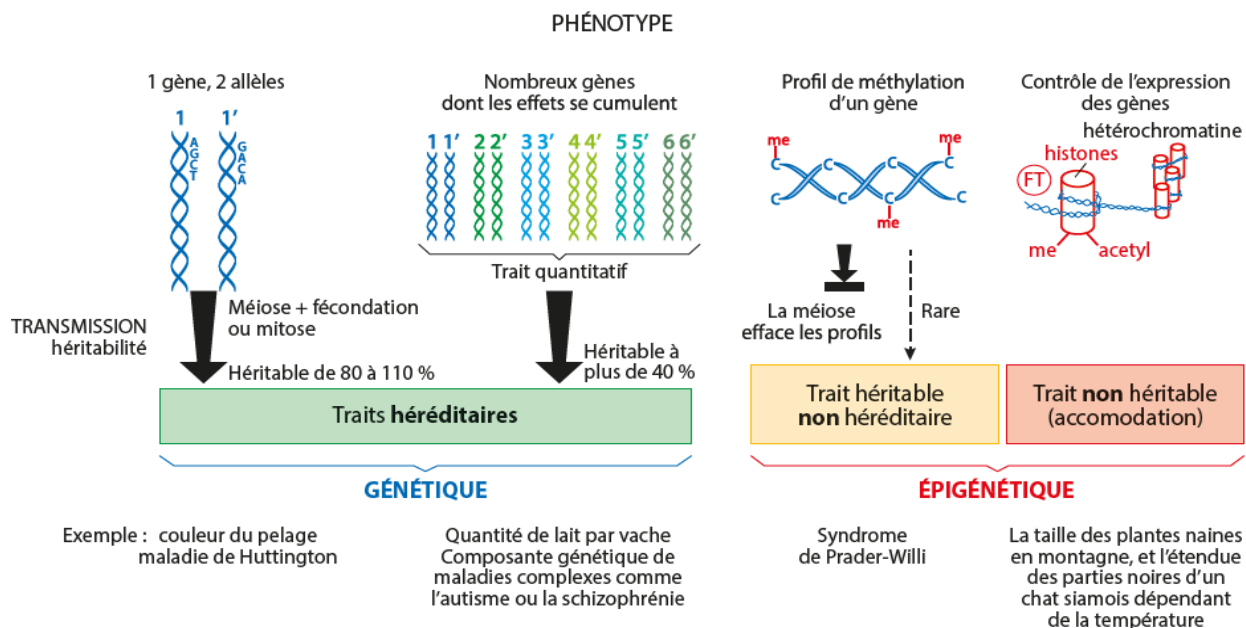
↓ Conclure sur les différents facteurs intervenant dans la sélection des morphes de phalènes.

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

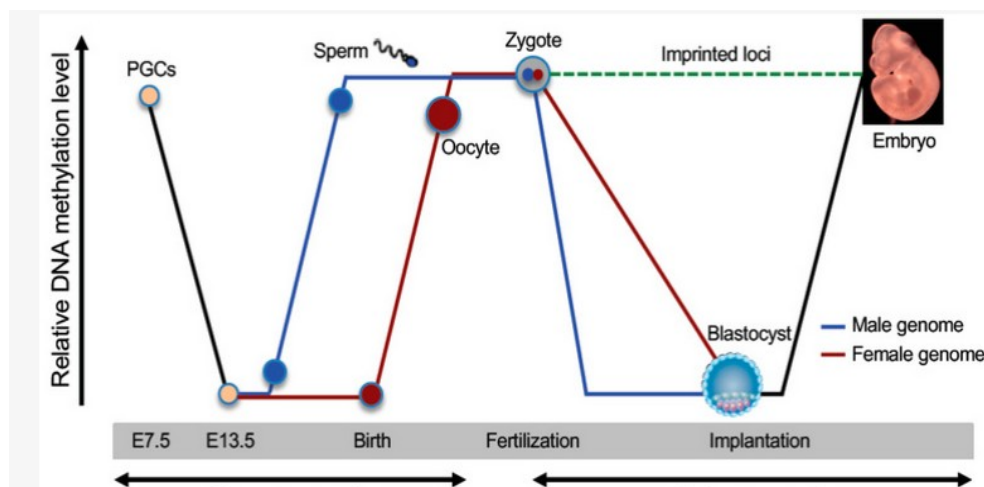
2.1 la sélection agit uniquement sur les caractères héréditaires

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

Document 8 : exemple théorique de valeur sélective absolue, relative et de coefficient de sélection

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 :**

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

↓ **Quel génotype présente la meilleure valeur sélective absolue ou fitness ?**

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

$$s = 1 - \omega$$

↓ **Conclure sur ce qu'il reflète**

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

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	Typica	Carbonaria	Typica	Carbonaria
Taux de survie relative en %	1,5	5,7	13,7	4,7
Valeur sélective relative (ω)				
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.**

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						

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 relative 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	C/C	C/c	c/c
Fréquence	p^2	$2pq$	q^2
Fréquence avec sélection	$w_1 p^2$	$w_2 \cdot 2pq$	$w_3 \cdot q^2$

↓ **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 que la **variation de fréquence allélique de la génération n à la génération $n+1$, Δp peut se déduire à partir des fréquences initiales et du coefficient de sélection.**

On admettra ici que :

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

(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.**

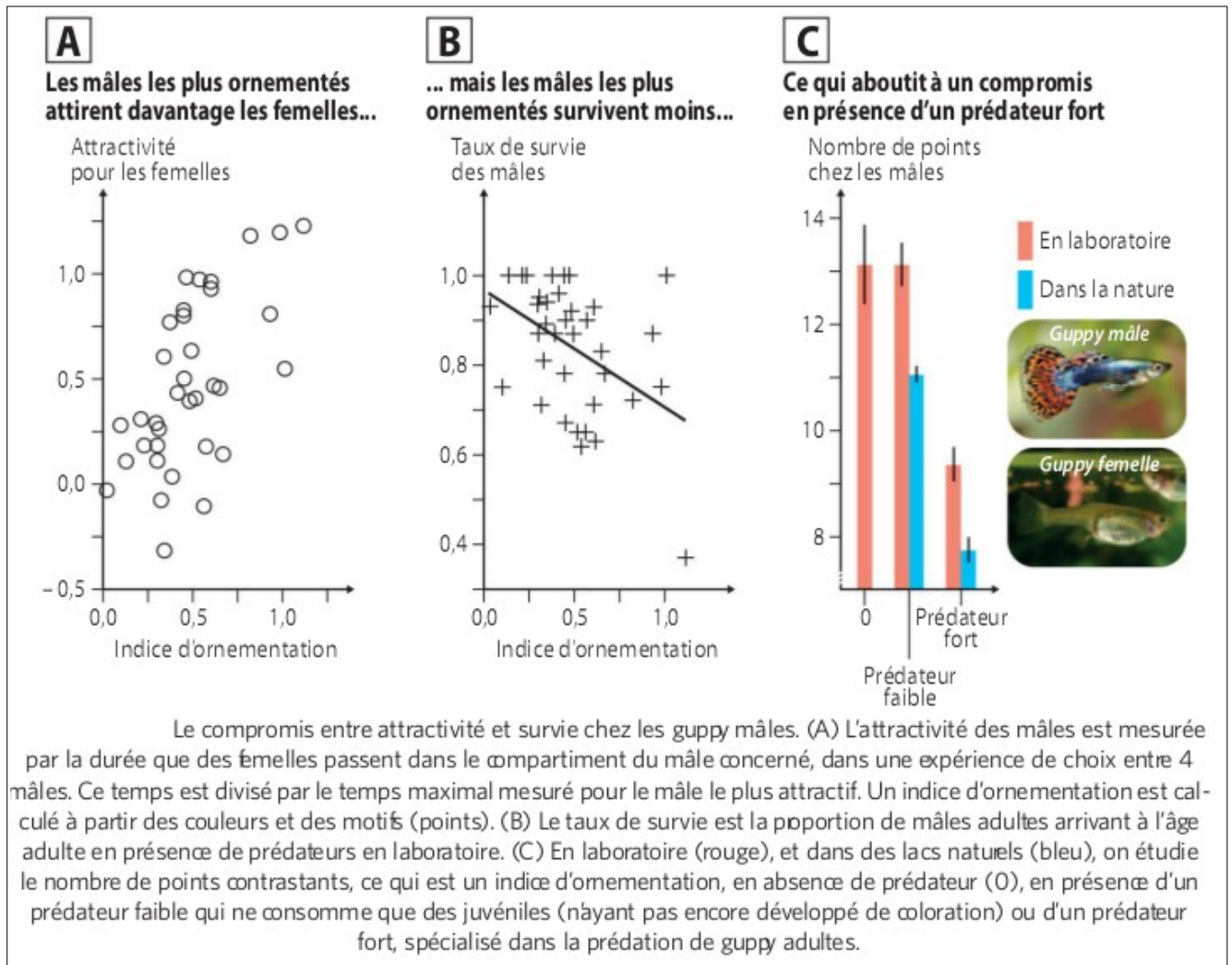
↓ **A présent, déterminer les fréquences alléliques p et q en 2007 et la variation de la fréquence Δp de l'allèle C.**

Préciser alors p' c'est à dire la fréquence de p en 2008.

2.4. notion de compromis évolutif ou trade-off

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

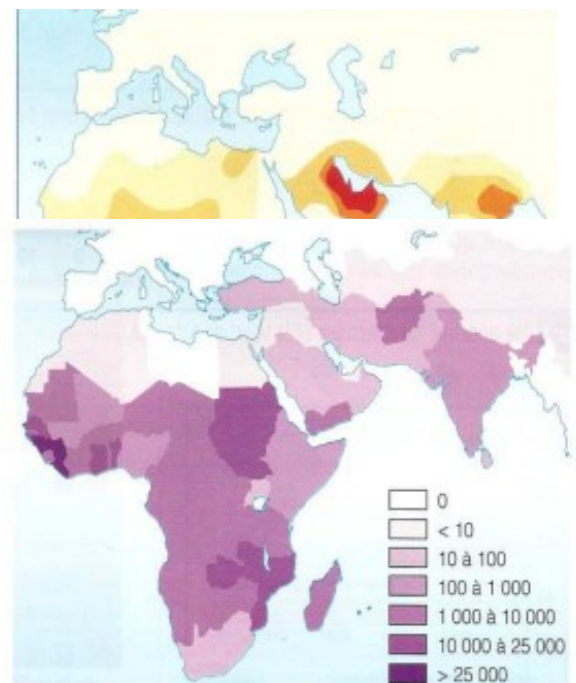
exemple de la phalène du Bouleau

5.2 la sélection balancée maintient le polymorphisme

➤ 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

La drépanocytose est une maladie génétique récessive. L'allèle à l'origine de cette maladie est l'allèle β^s du gène codant pour la chaîne β de l'hémoglobine. La maladie se traduit par une déformation des globules rouges en faucille accompagnée d'une anémie sévère. Diverses infections et des occlusions vasculaires sont des complications les plus fréquentes : l'espérance de vie des malades est diminuée (beaucoup meurent jeunes). Le paludisme est une maladie due à un parasite intracellulaire (le *Plasmodium*) qui se développe dans les globules rouges du sang. Ce parasite unicellulaire accomplit une partie de son cycle de vie dans certaines espèces de moustiques (les anophèles) qui vivent dans les régions intertropicales, chaudes et humides. C'est par une piqûre d'anophèle que le parasite peut être introduit dans le sang humain. Le paludisme est l'un des principaux fléaux mondiaux, tuant chaque année entre 1,5 et 2,5 millions de personnes, dont un million d'enfants de moins de 5 ans.



↓ En quoi, la sélection naturelle maintient l'hétérozygotie dans les régions touchées par le paludisme ?

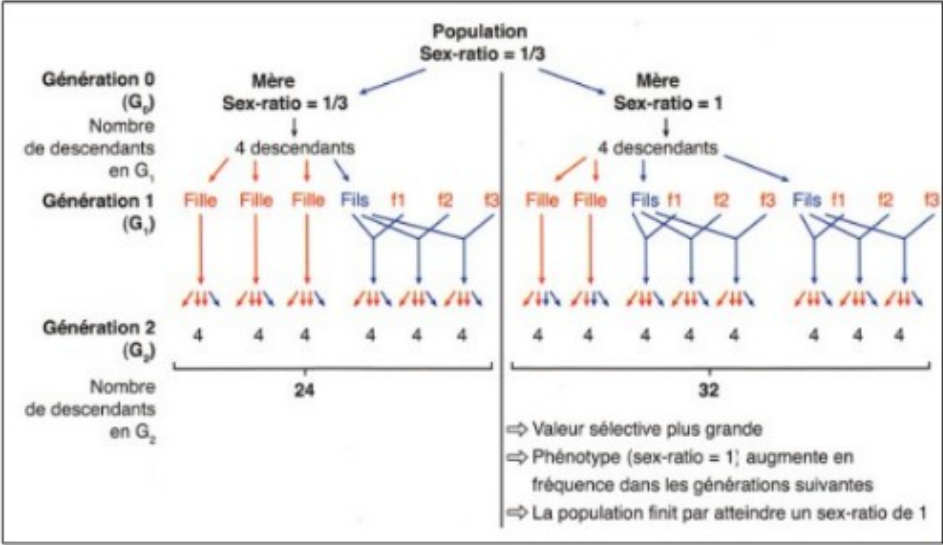
Ainsi, au Nigeria, on a observé une fréquence de l'allèle b^S atteignant 0,12. Sur un échantillon de 12387 personnes, 9365 étaient $[Hb^A]$, 2993 $[Hb^A/Hb^S]$ et 29 $[Hb^S]$. On peut estimer les valeurs sélectives de chaque génotype en comparant les fréquences observées à celles attendues sous le modèle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

	b^A/b^A	b^A/b^S	b^S/b^S
Nombre observé	9365	2993	29
Fréquence observée	0,7560	0,2416	0,0023
Fréquence allélique	$b^A = 0,8768$		$b^S = 0,1232$
Fréquence attendue H-W	0,7688	0,2160	0,0152
Taux de survie relative ≡ valeur sélective	0,98	1,12	0,15
Valeur sélective relative	0,87	1	0,13

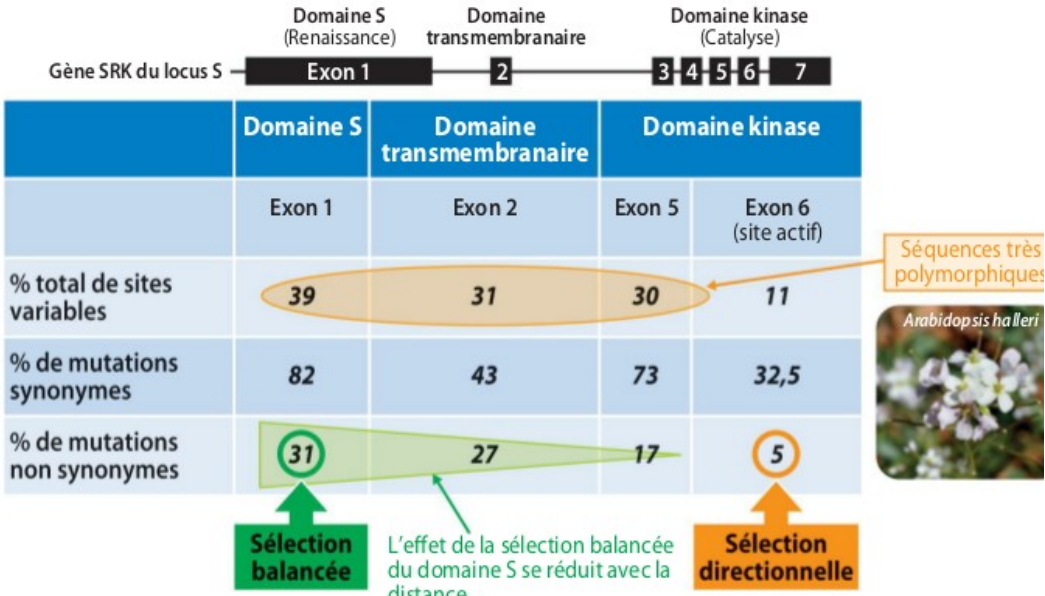
➤ La sélection balancée peut être fréquence-dépendante

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 = nombre du ♂ / nombre ♀ = 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 cette population de parents génétiquement disposée à produire des mâles a 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.

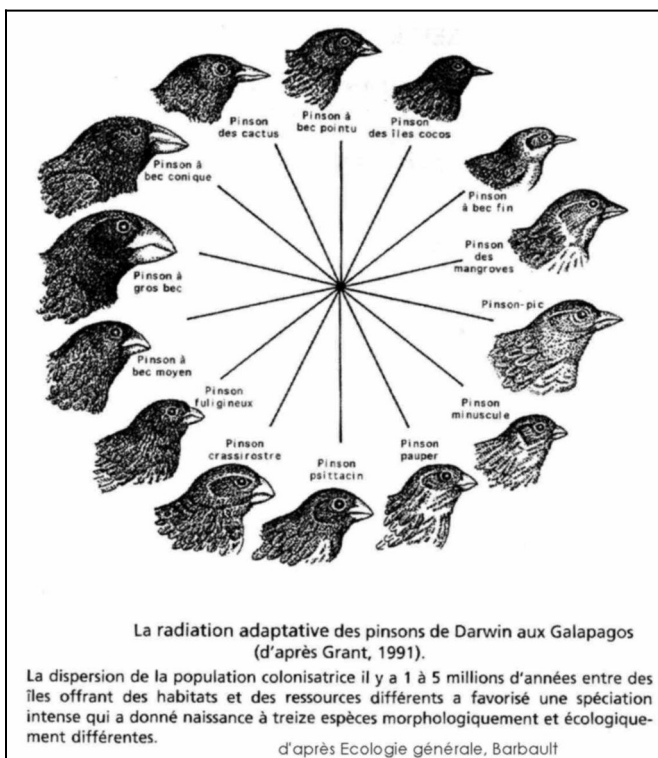


Document 13 : exemple du locus S des Angiospermes



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



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

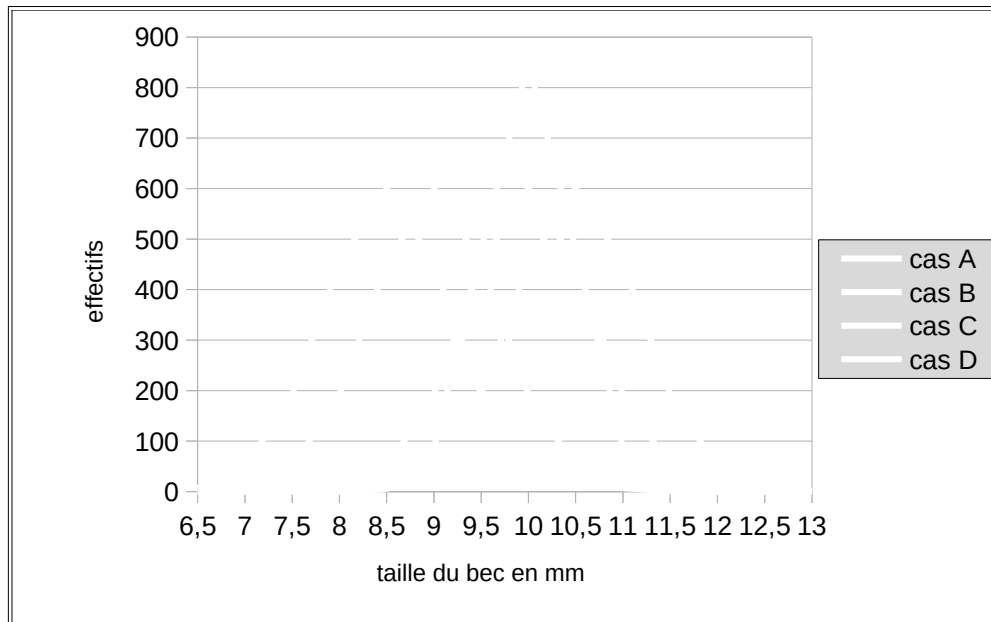
Nombre de pinsons	0	0	1	7	47	193	452	600	452	193	47	7	1	0
taille du bec en mm	6.5	7	7.5	8	8.5	9	9.5	10	10.5	11	11.5	12	12.5	13

C : effectifs estimés dans le cas où la sécheresse perdurait 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

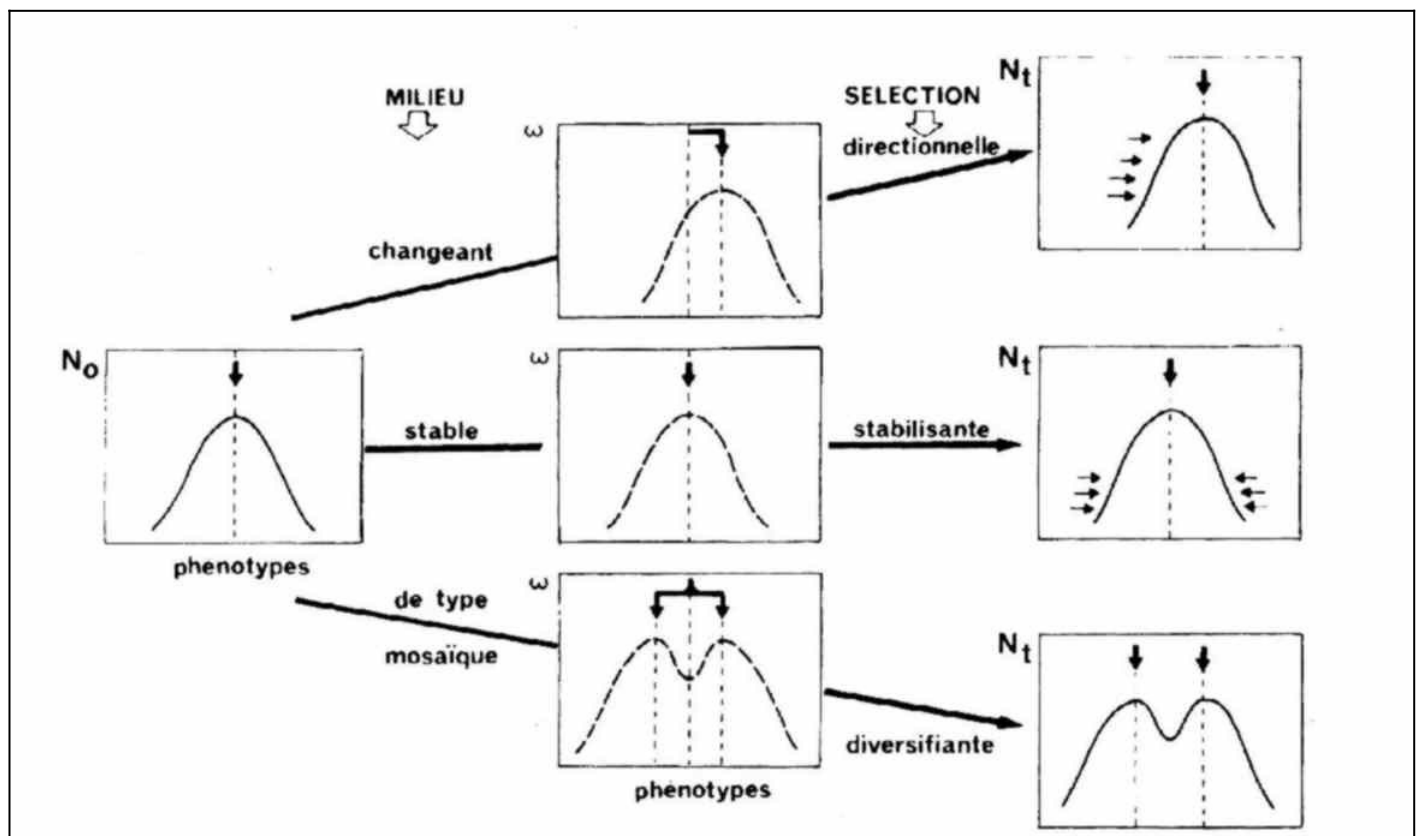
D : effectifs estimés dans le cas hypothétique où deux sortes de végétations existeraient sur l'île : l'une luxuriante et l'autre sèche :

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 :

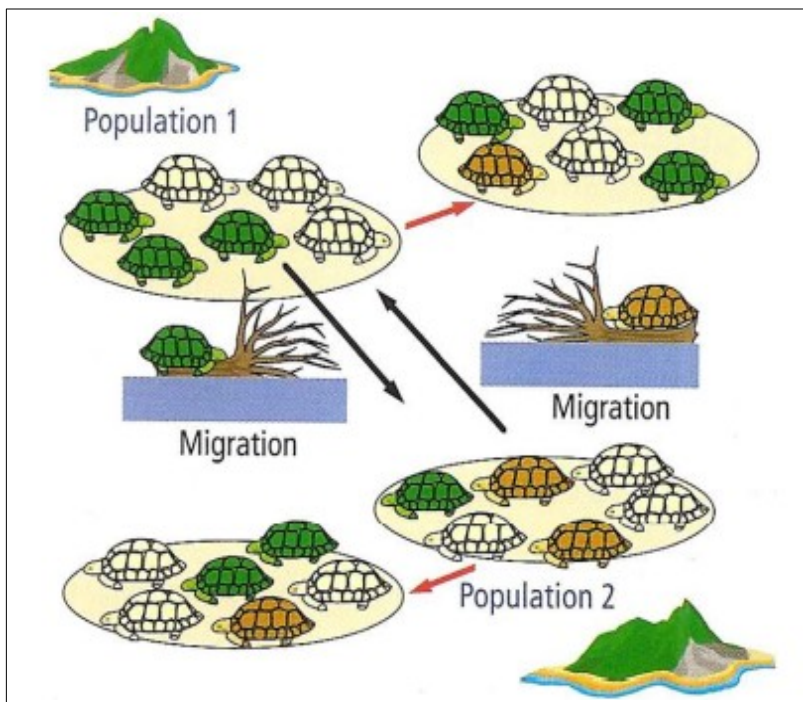
1. La sélection directionnelle, qui agit en milieu changeant déplace le phénotype modal ;
2. La sélection stabilisante, qui opère en milieu stable, maintient constamment le phénotype modal ;
3. La sélection diversifiante, qui survient en milieu de type mosaïque, provoque l'apparition de plusieurs phénotypes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

N_0 et N_t , effectifs aux temps t_0 et t ; $\bar{w}$, valeurs sélectives.

d'après Ecologie générale, Barbault

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

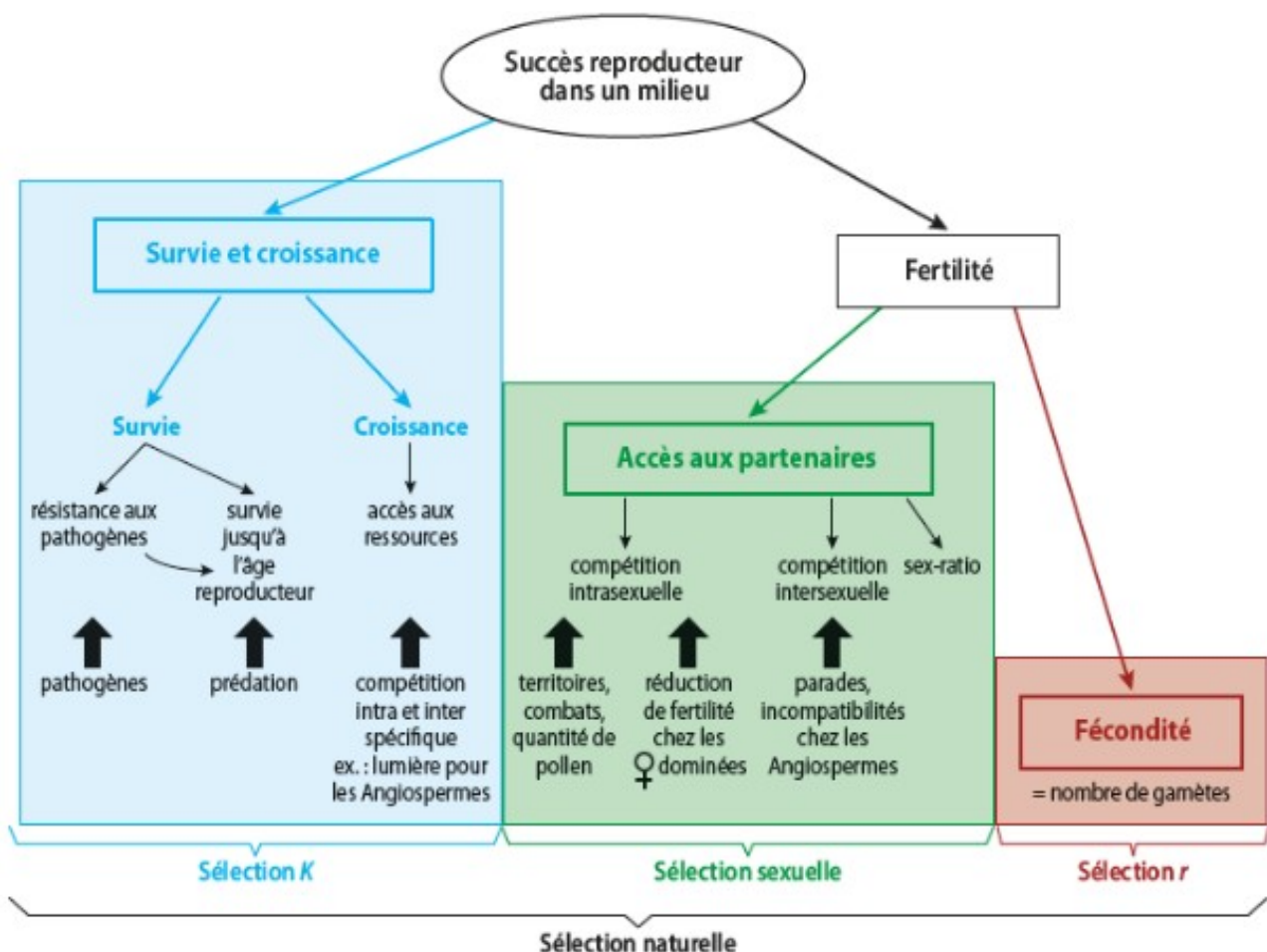
document 16 : les migrations atténuent les effets de la sélection sur les fréquences alléliques (d'après Harry 2008)



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

6. En conclusion

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



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

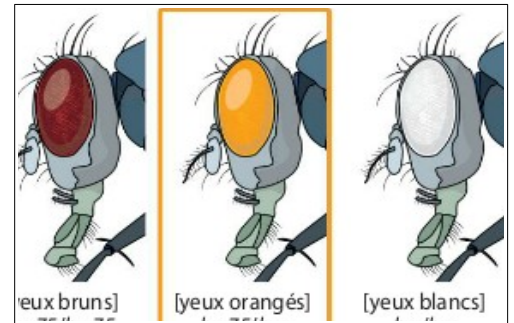
1. approche expérimentale de Buri (1956)

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*.

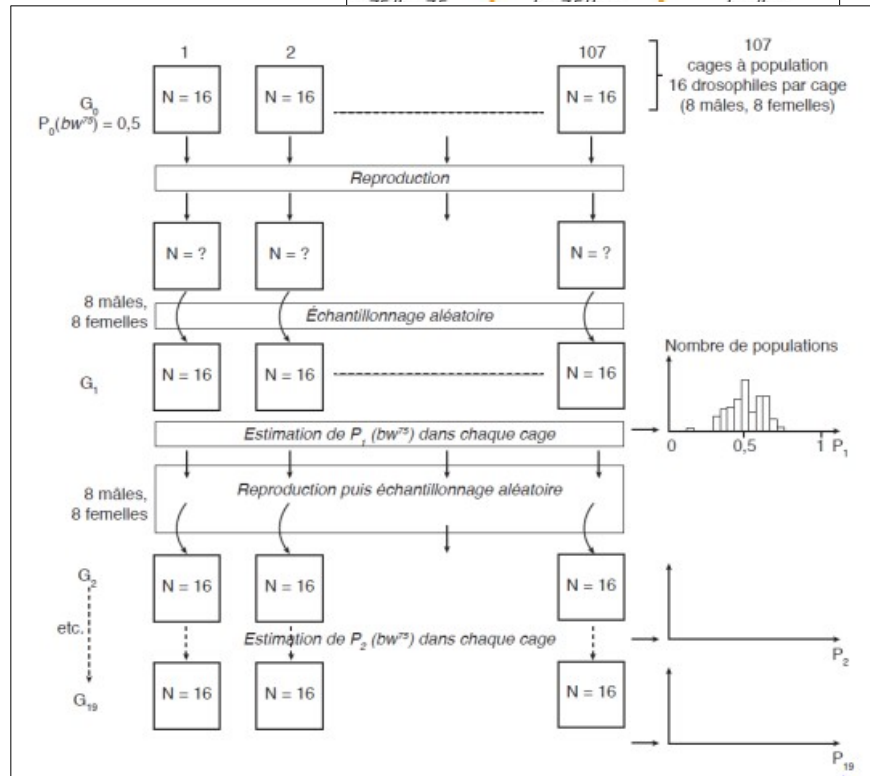
Il étudie un **caractère monogénique**, la couleur des yeux, dont il démontre préalablement qu'il n'est **pas soumis à la sélection** puisque les deux **allèles** déterminant la couleur des yeux, **bw75** et **bw**, n'ont **aucune conséquence sur la viabilité ou la fertilité** quelque soit leur valeur.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

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

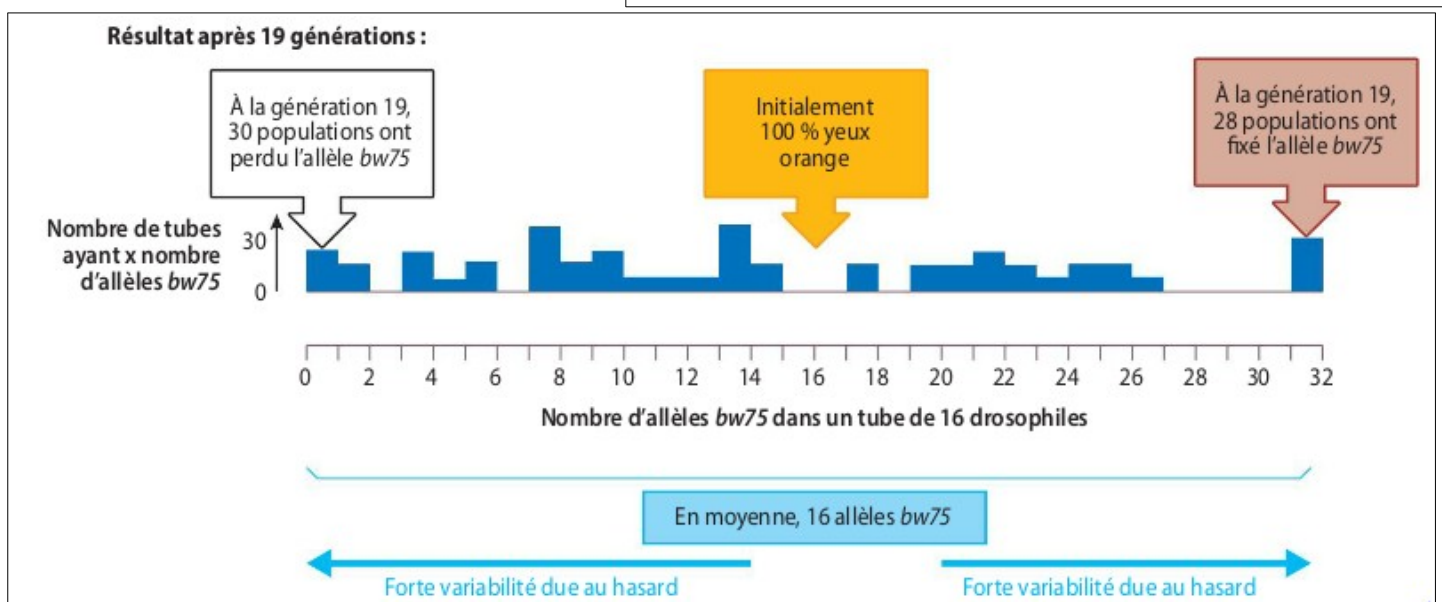


Le scientifique élève alors isolément 107 populations de 16 individus hétérozygotes, aux yeux oranges : 8 mâles et 8 femelles, avec une fréquence de chaque allèle égale donc à 0,5.

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 19 générations, il observe que :



On peut donc conclure 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.

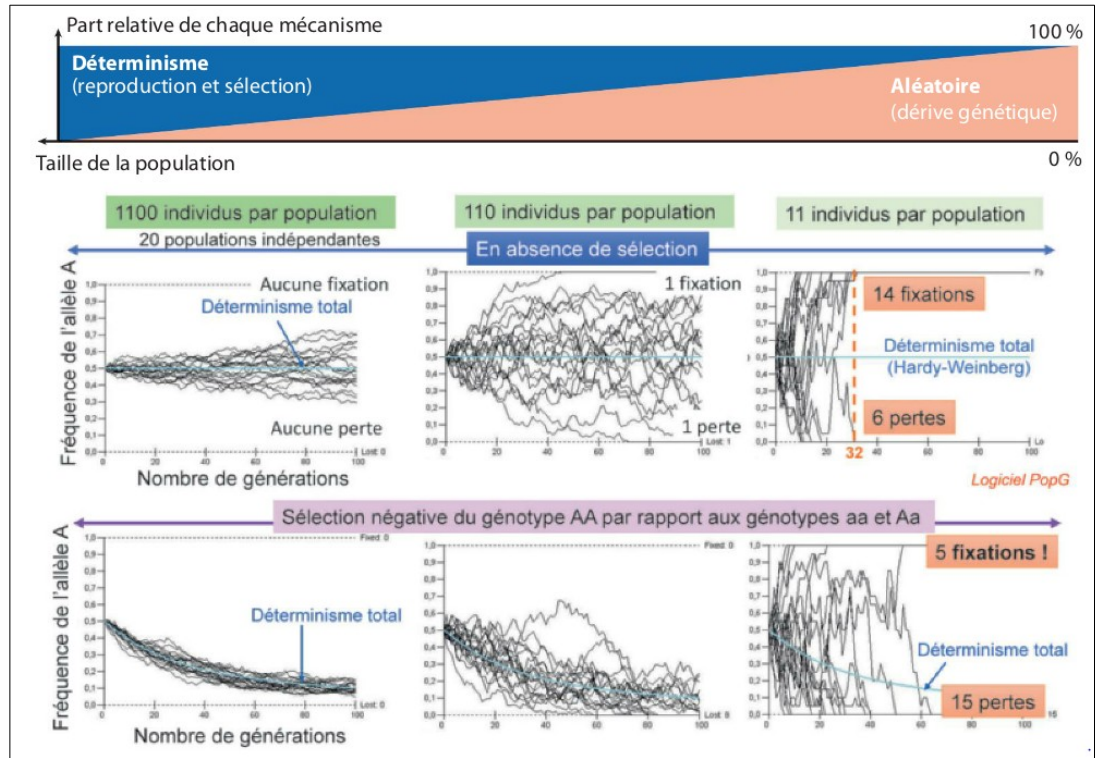
Buri en conclut que les allèles sont fixés ou éliminés au hasard sans être soumis à la sélection, c'est le concept de dérive génétique.

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

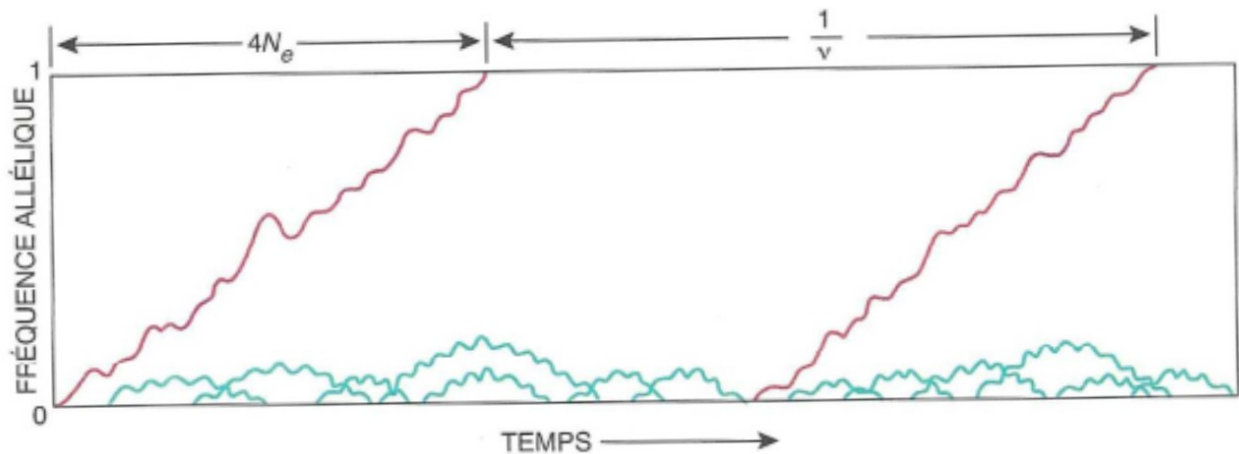
↓ Comment agit la dérive génétique en rapport avec la taille de la population ?

↓ Que nous apprend le deuxième graphique quant aux allèles fixés par la dérive génétique.



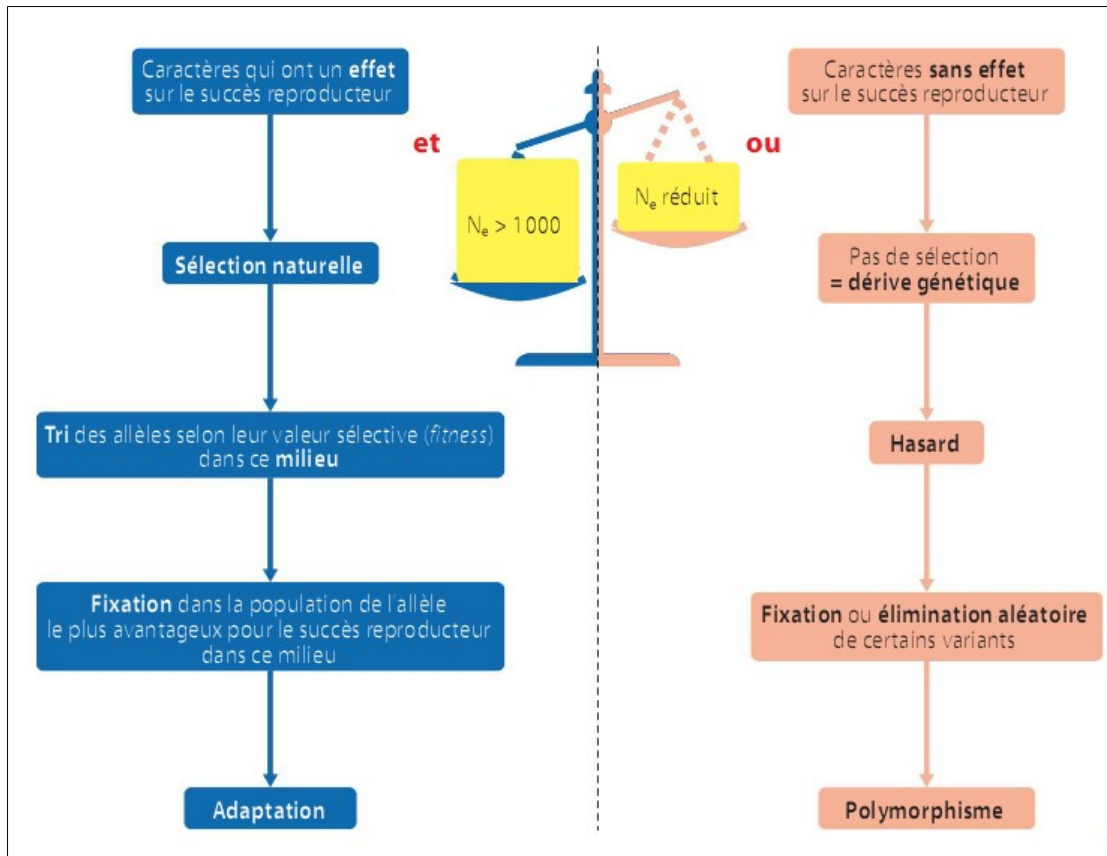
3. notion d'effectif efficace et incidence de la dérive génétique sur les fréquence alléliques

Document 20 : fixation d'allèles par dérive génétique au fil des générations (d'après Kimura)



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

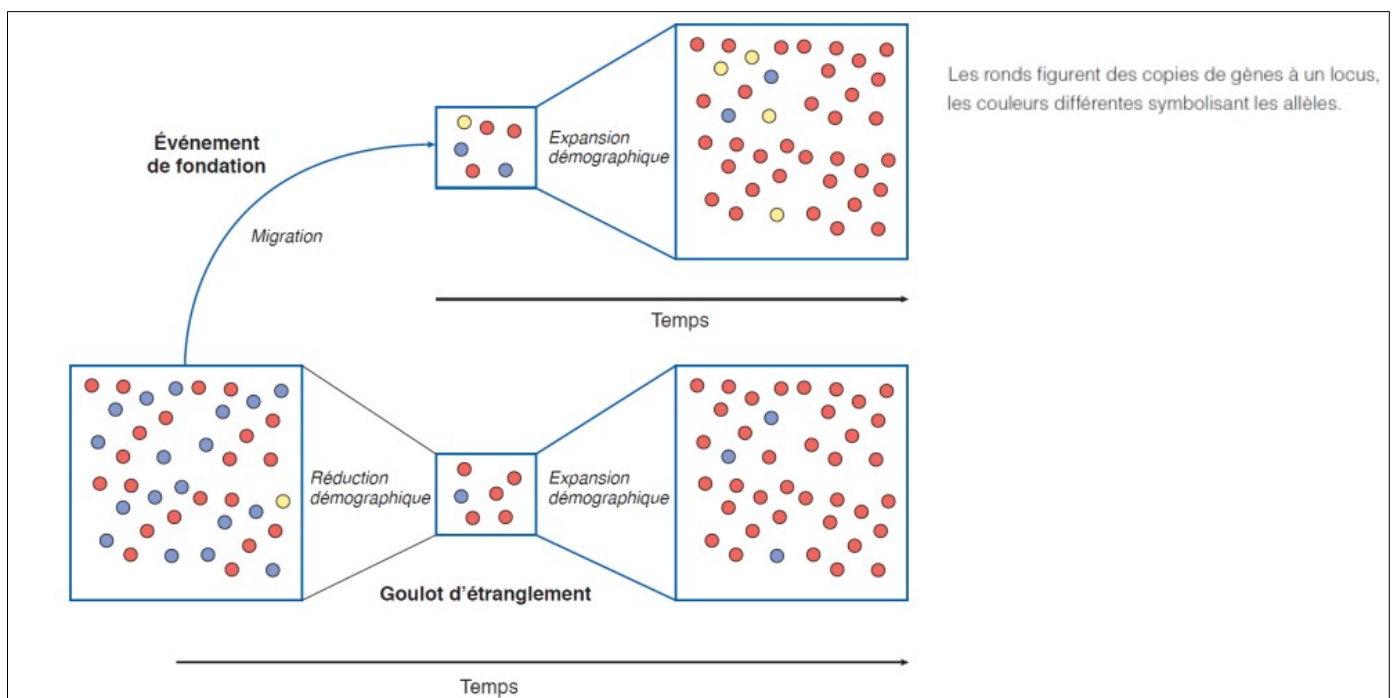
Document 21 : l'équilibre sélection naturelle/dérive génétique dépend de l'effectif efficace



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

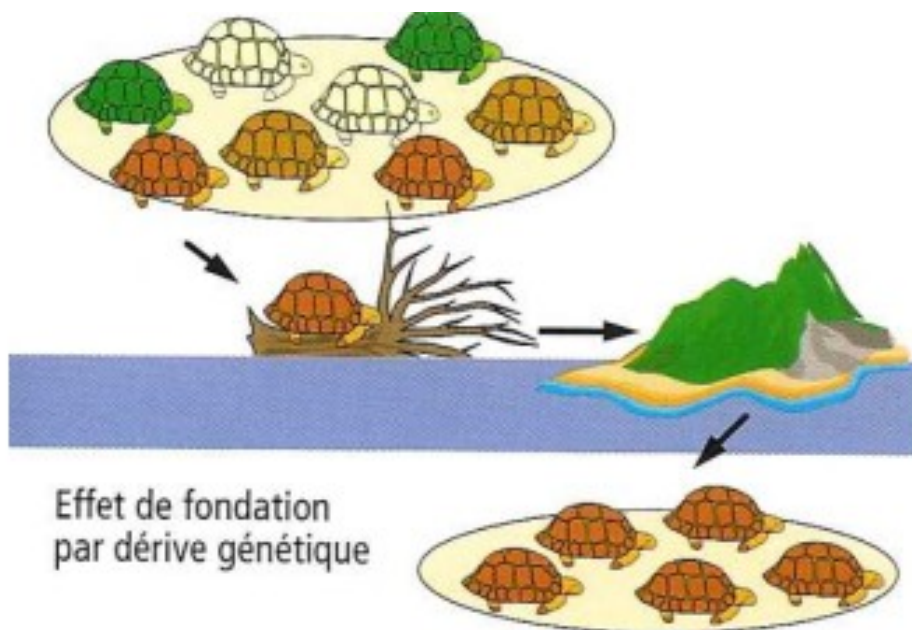
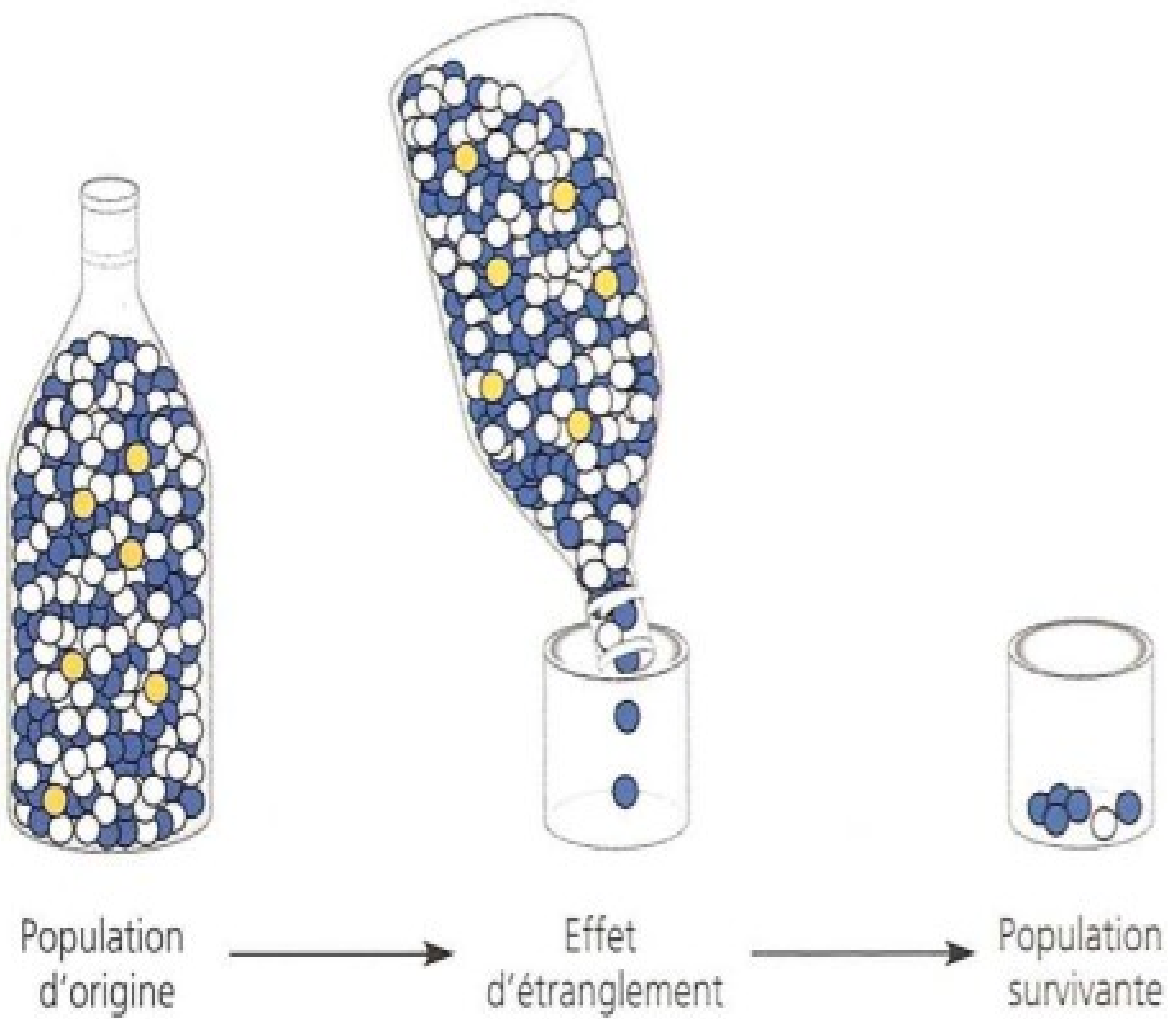
Document 22 : conséquences génétiques des goulots d'étranglement et des événements de fondations

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



➤ l'effet goulot d'étranglement ou bottleneck

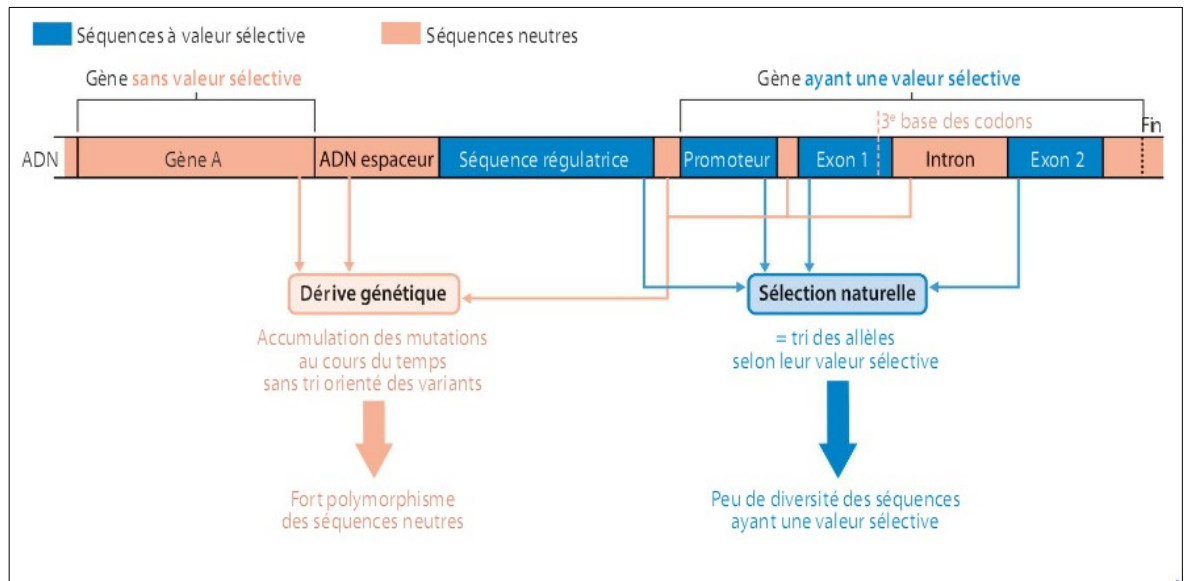
Do



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**

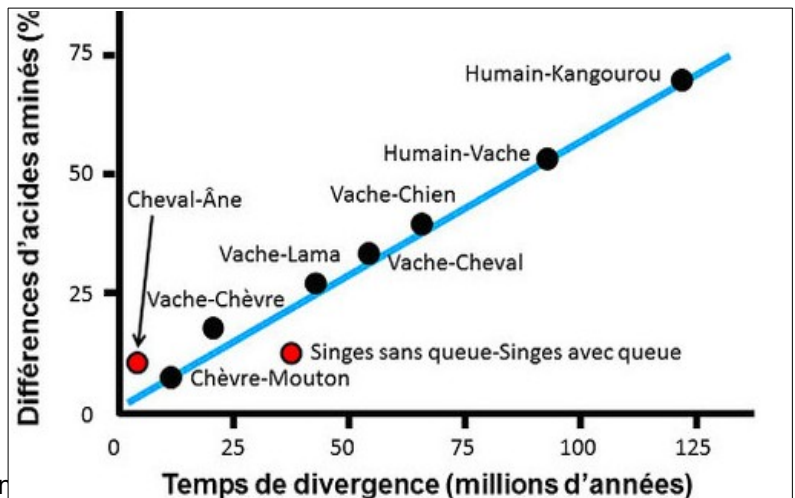


Document 24 : principe de l'horloge moléculaire et son apport dans l'établissement des phylogénies (modèle adapté de l'étude de Langley et Fitch, 1974)

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 23 millions d'années; les chèvres et les moutons ayant évolué indépendamment pendant 11,5 millions d'années depuis leur dernier ancêtre commun) et la comparaison humain-kangourou (75 % divisé par 250 millions d'années; les humains et les kangourous ayant évolué séparément pendant 125 millions d'années) donnent toutes deux un taux d'évolution de 0,3 % par million d'années.

La comparaison des séquences protéiques d'hémoglobine protéines ont accumulé 24 % de différences.

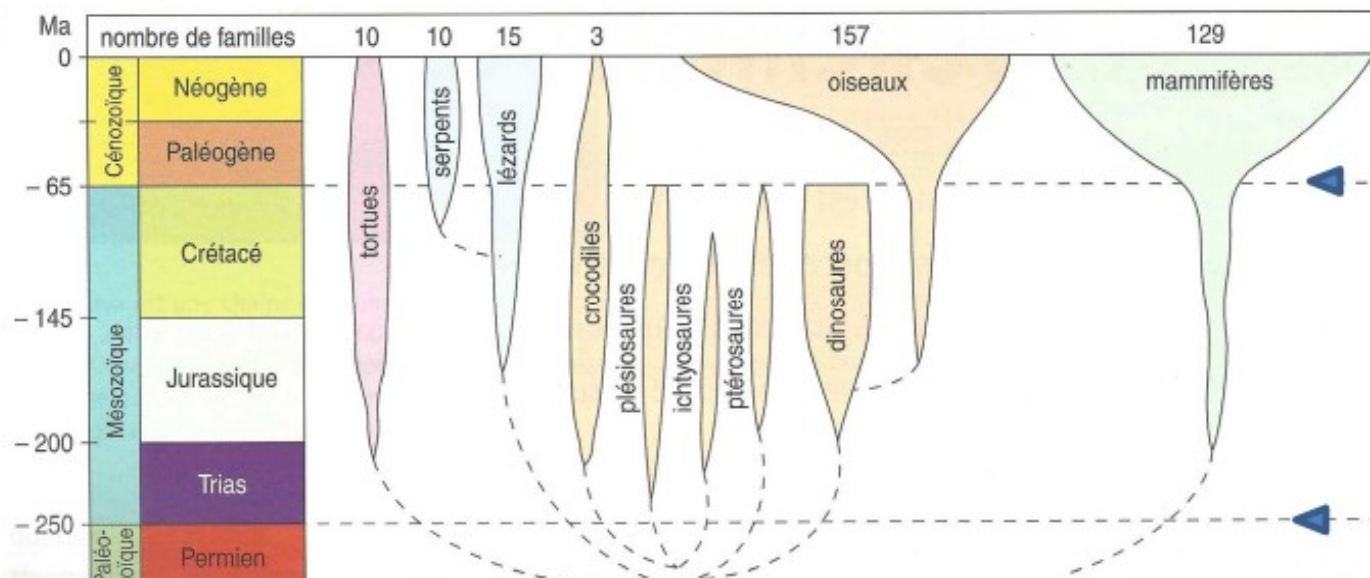


↓ **Calculer depuis combien d'années ces deux espèces ont divergé à partir de leur ancêtre commun.**

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.**



IV. L'évolution mène à la spéciation

1. Les multiples définitions de l'espèce

Document 26 : évolution de la définition de l'espèce

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

ent sur les traits soumis à la sélection naturelle



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

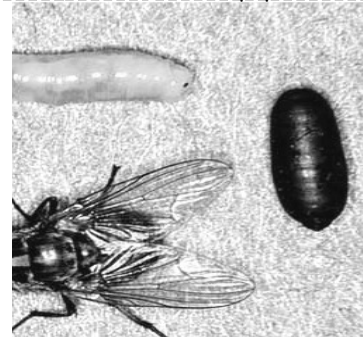
Document 27 : un inconvénient à la définition phénotypique, le polymorphisme intra-spécifique

27a : polymorphisme dû à la sélection artificielle
Un Dogue et un Chihuahua côte à côte

27b : dimorphisme sexuel entre un mâle et une femelle de Lucane

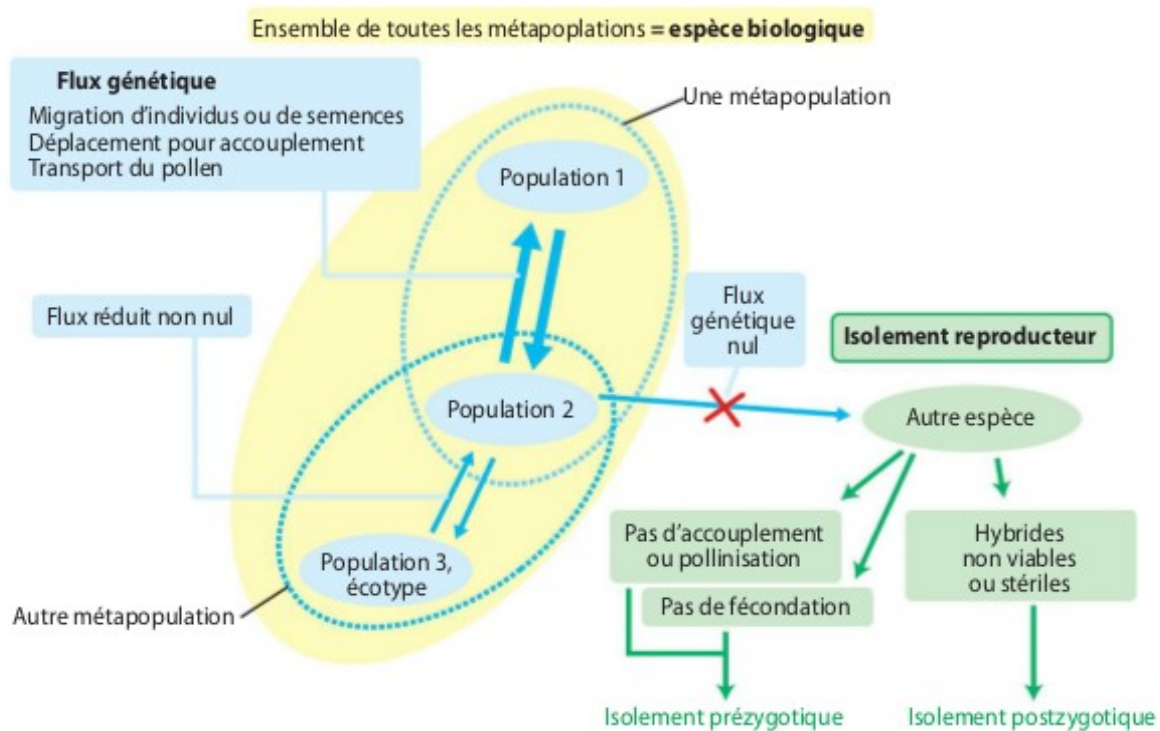


27c : polymorphisme entre les différents stades de développement chez la mouche : larve, puppe et imago



1.2 l'approche biologique de l'espèce

document 28 : définition de l'espèce biologique dans sa dimension spatiale



document 29 : les causes de l'isolement reproducteur d'une espèce

↓ En quoi diffèrent les mécanismes d'isolement prézygotique et post zygotiques ?

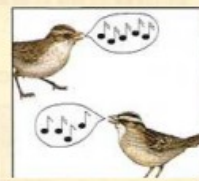
MÉCANISMES D'ISOLEMENT PRÉZYGOTIQUE

Isolement géographique



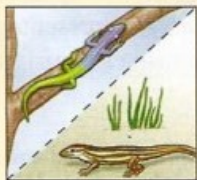
Les espèces vivent dans des zones différentes; elles sont souvent séparées par une barrière physique comme une rivière ou une chaîne de montagnes.

L'isolement comportemental



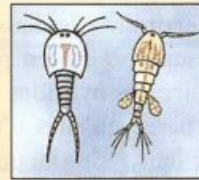
Les espèces diffèrent par leur parade nuptiale.

Isolement écologique



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

Isolement mécanique



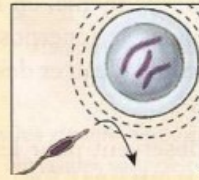
Des différences structurales entre espèces empêchent l'accouplement.

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.

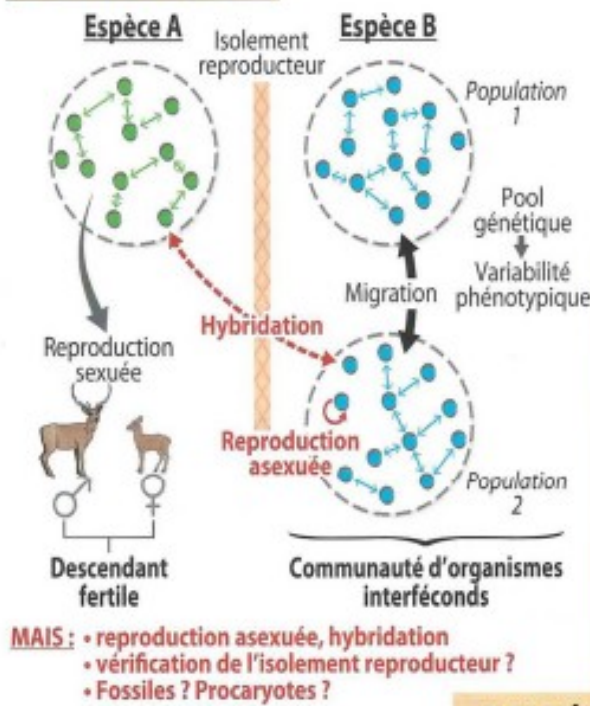
1.3 L'approche écologique de l'espèce

1.4 L'approche phylogénétique de l'espèce

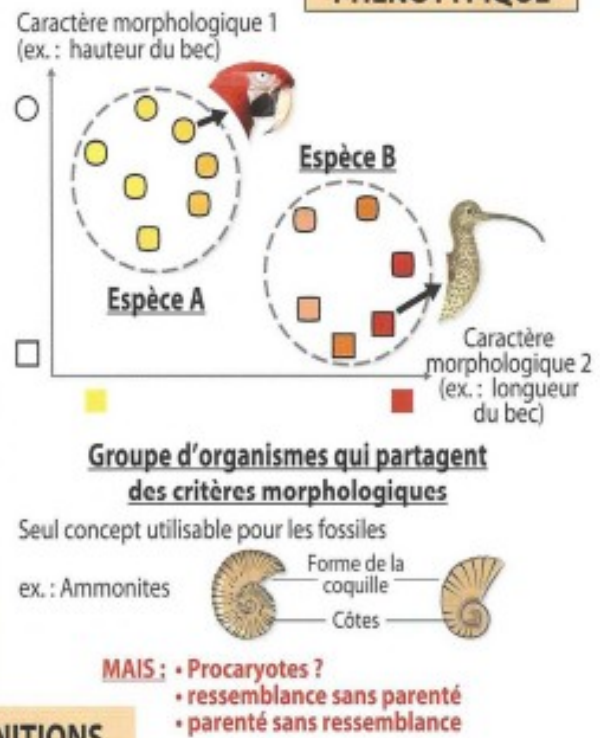
1.5 En conclusion

document 30 : des définitions de l'espèce complémentaires

BIOLOGIQUE

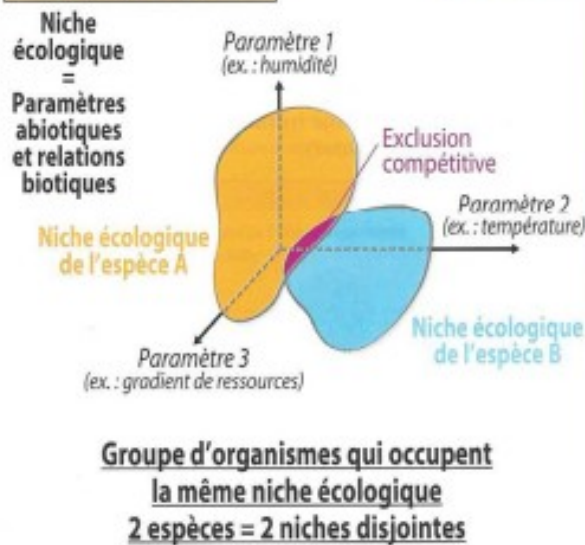


PHÉNOTYPIQUE

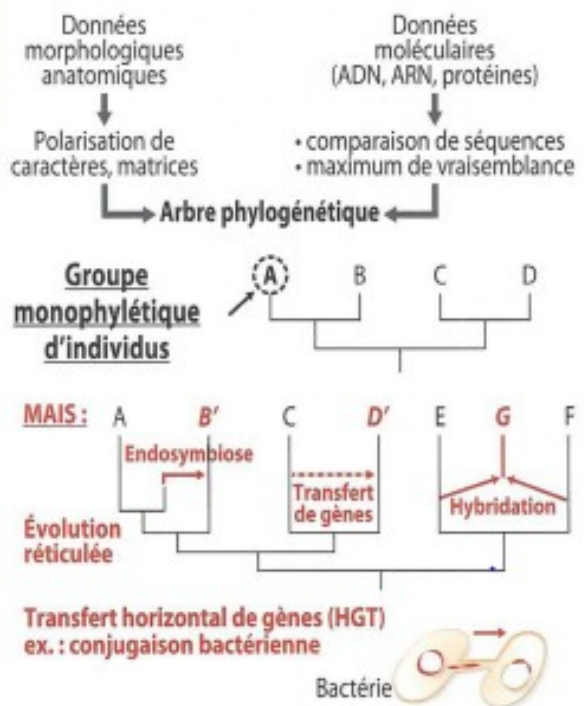


DES DÉFINITIONS COMPLÉMENTAIRES

ÉCOLOGIQUE



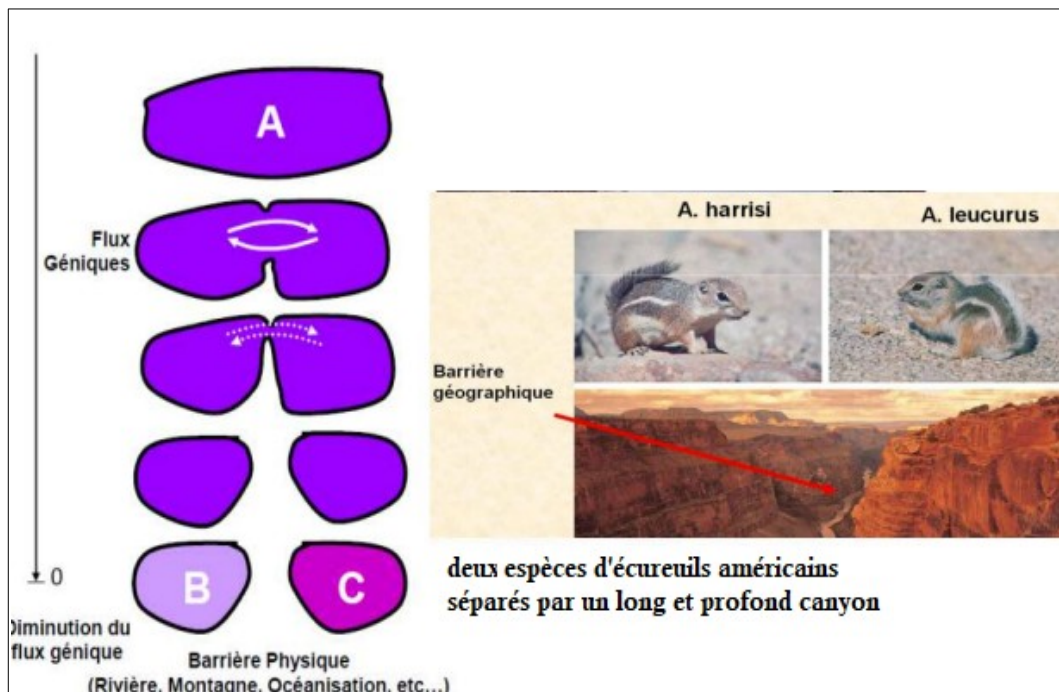
PHYLOGÉNÉTIQUE



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

2.1 la spéciation allopatrique par isolement géographique

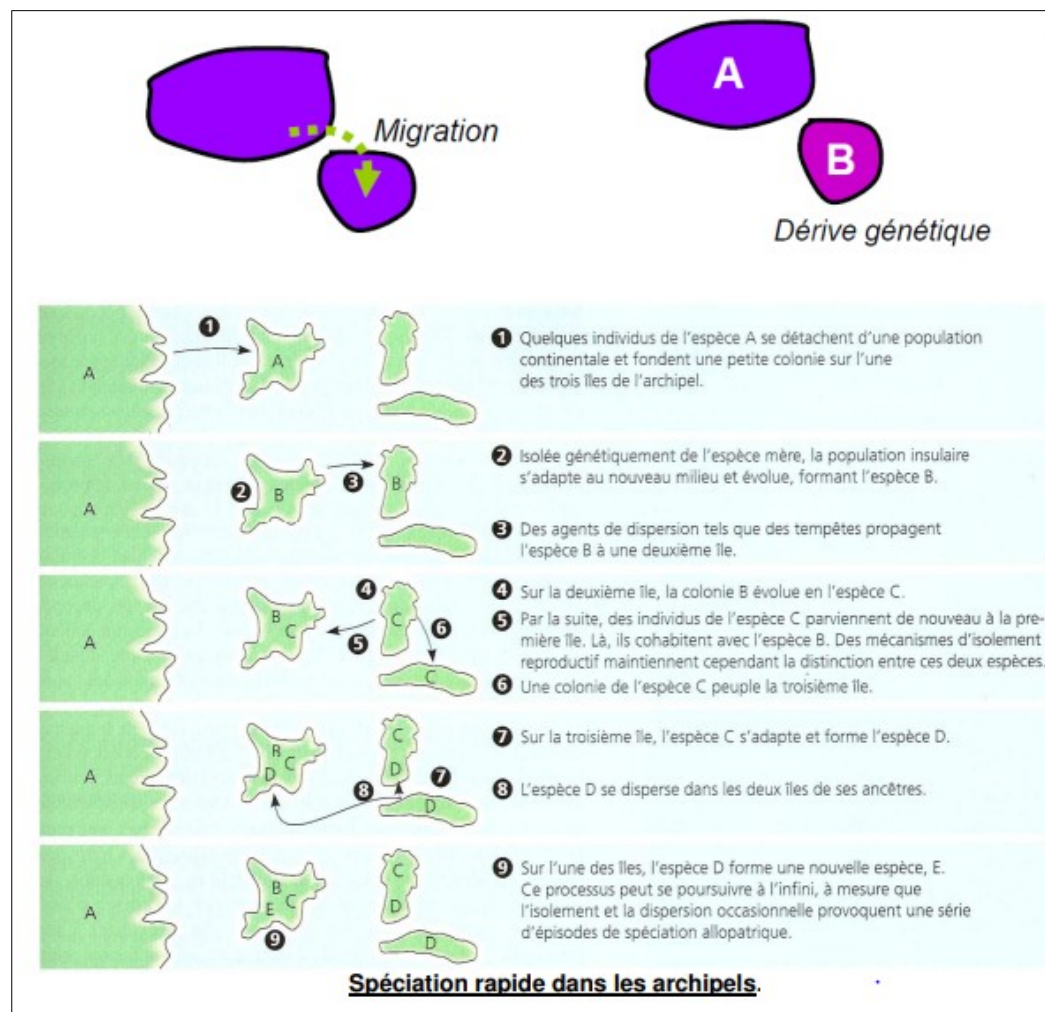
Document 31 : principe et exemple d'une spéciation allopatrique



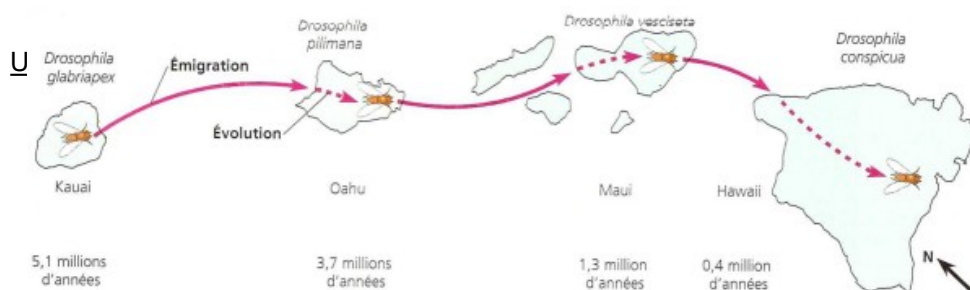
↓ En quoi consiste la spéciation allopatrique ?

↓ 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 32 : principe d'une spéciation péripatrique et exemple des drosophiles Hawaïennes



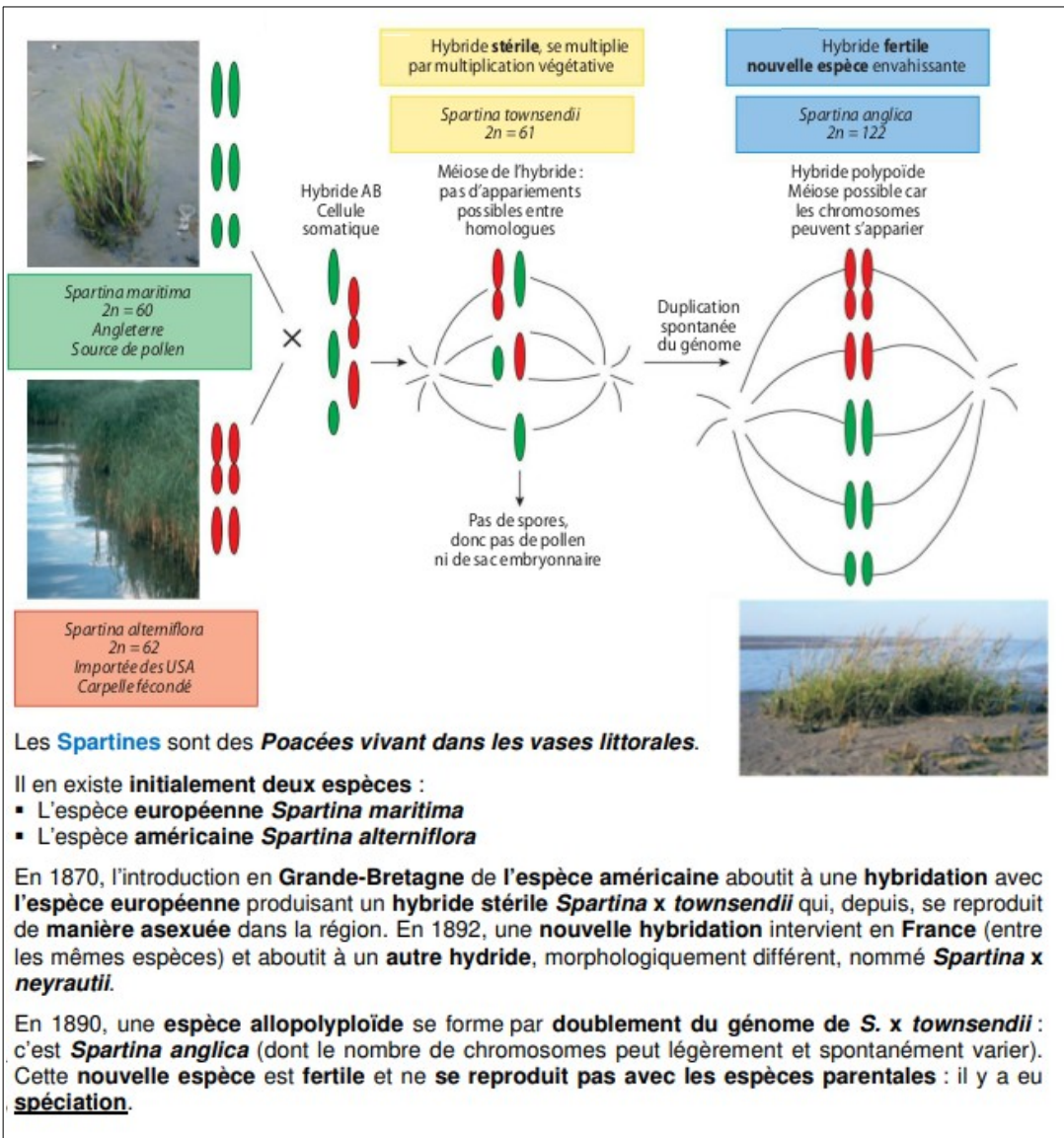
↓ En quoi la spéciation péripatrique diffère-t-elle d'une spéciation allopatrique ?



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

Document 32 : la spéciation sympatrique par polyploïdisation, exemple des Spartines



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

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

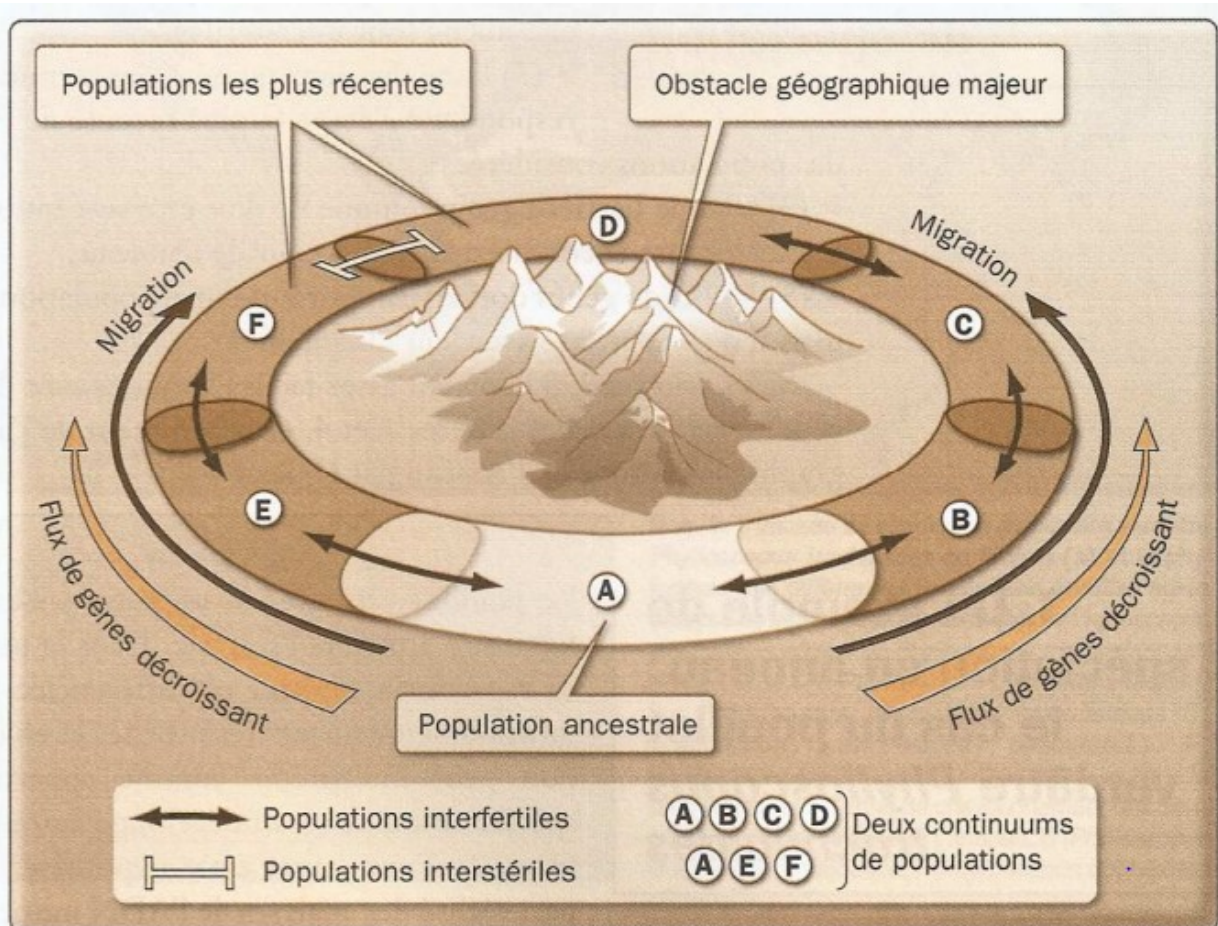
Variations géographiques entre des populations isolées de Souris communes.

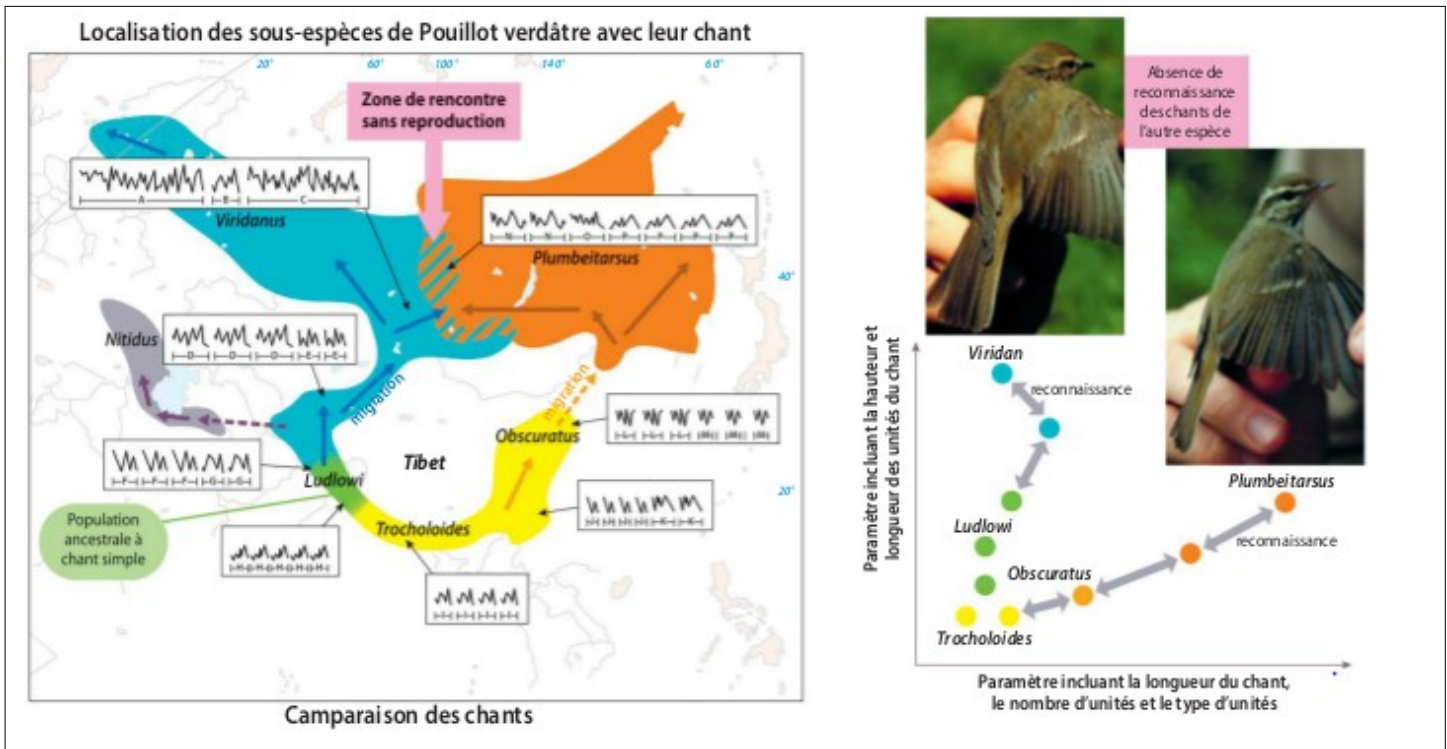
Quand des colons Portugais se sont établis pour la première fois dans la petite île de Madère, dans l'Atlantique, au xv^e siècle, ils ont introduit sans le vouloir des Souris communes (*Mus musculus*). Étant donné que les premiers villages fondés étaient généralement séparés par des montagnes, diverses 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.



2.3 cas particulier de la spéciation en anneau

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



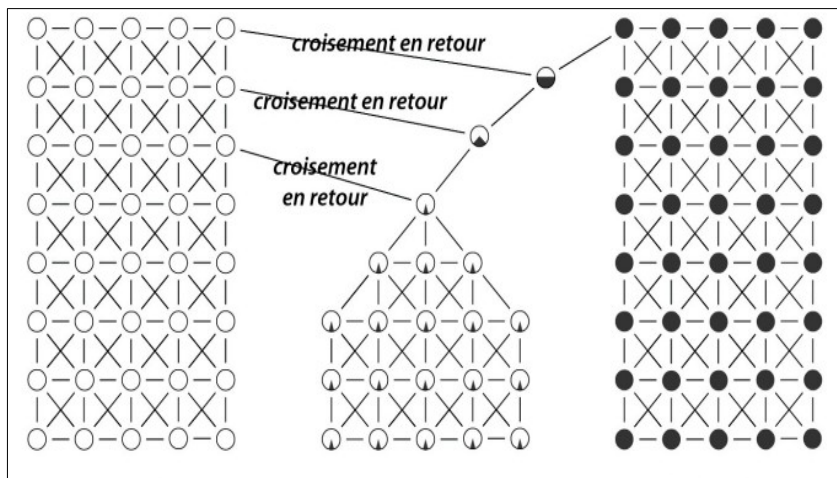


3. les mécanismes limitant la spéciation

3.1 les transferts horizontaux de gènes

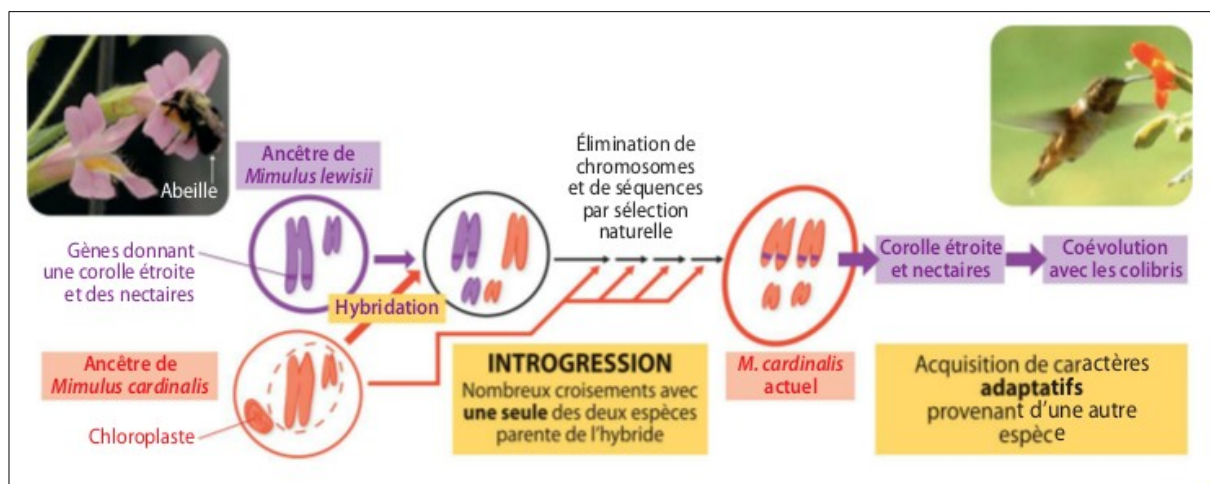
3.2 les hybridations fertiles et le mécanisme d'introgression

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



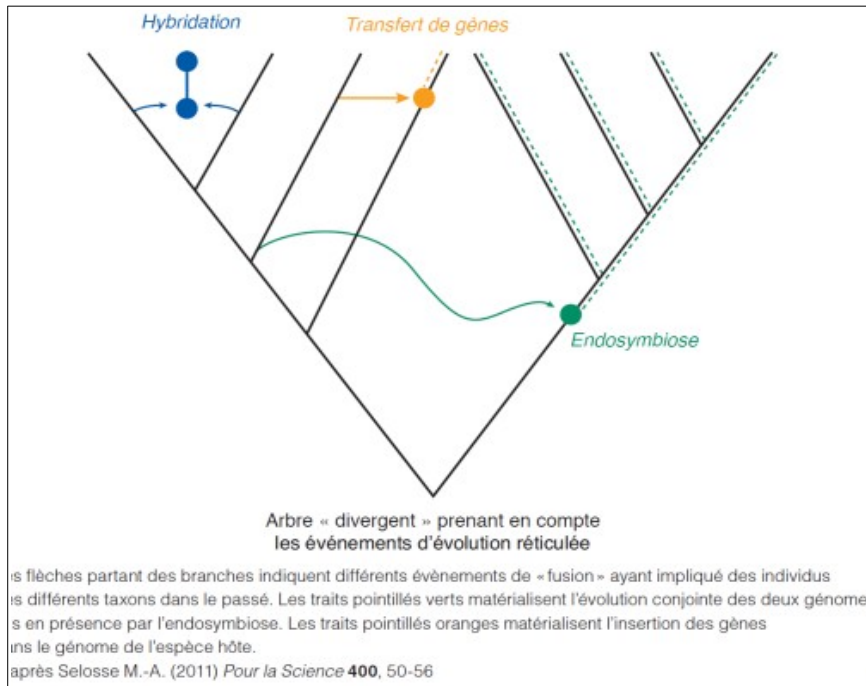
↓ Qu'est ce que le mécanisme d'introgression ?

En quoi peut il conférer un avantage adaptatif ?



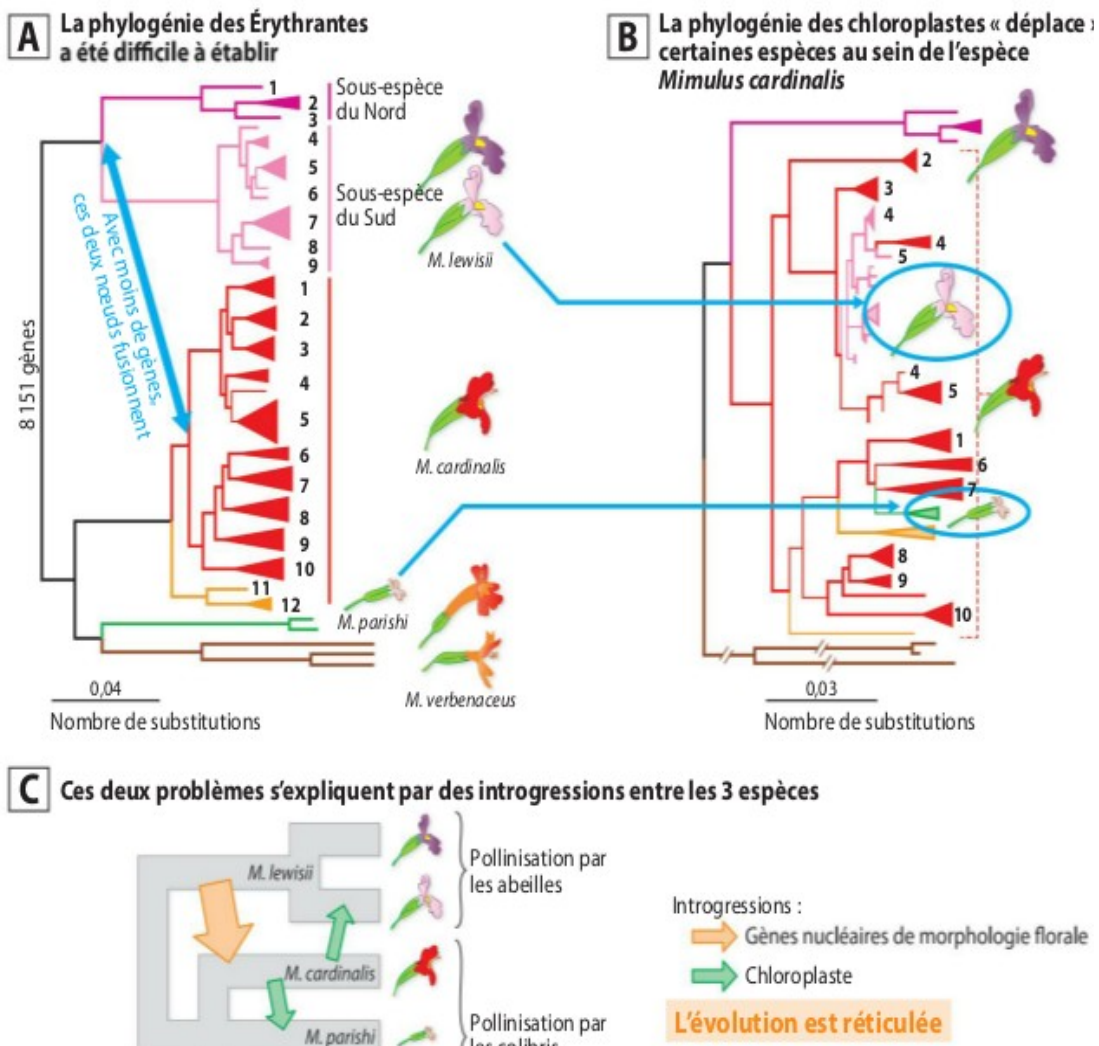
3.3 le concept de l'évolution réticulée

document 36 : le concept de l'évolution réticulée



↓ En quoi consiste le concept d'évolution réticulée ?

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



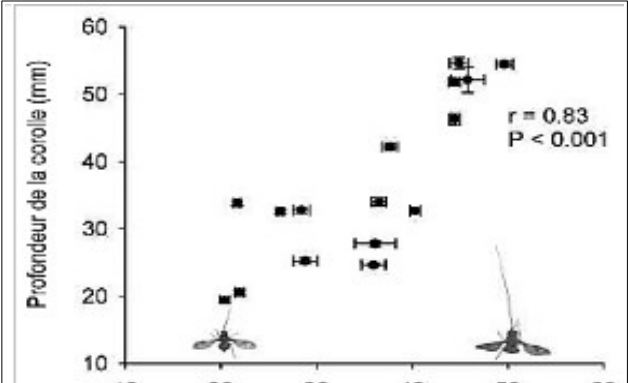
4. les relations interspécifiques favorisent la co-évolution et la co-spéciation

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*.



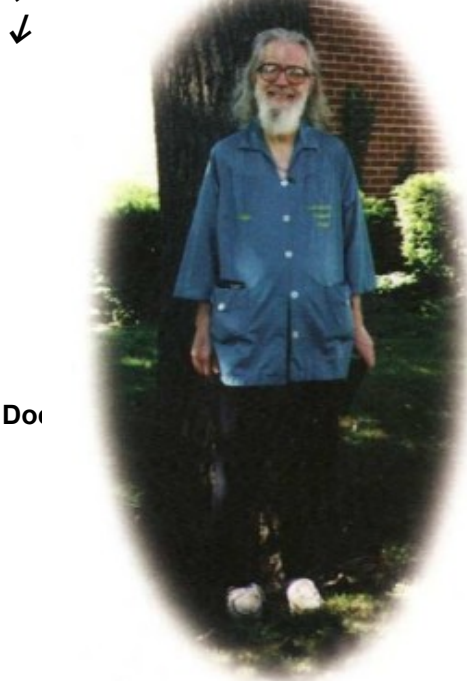
Document b : comparaison de la taille du proboscis de population de *P. ganglbaueri* avec la profondeur de la corolle de *Z. microsiphon*.

r est le coefficient de corrélation et la significativité de celle-ci est montré statistiquement par $P < 0,001$.

	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
- ↓



Doi



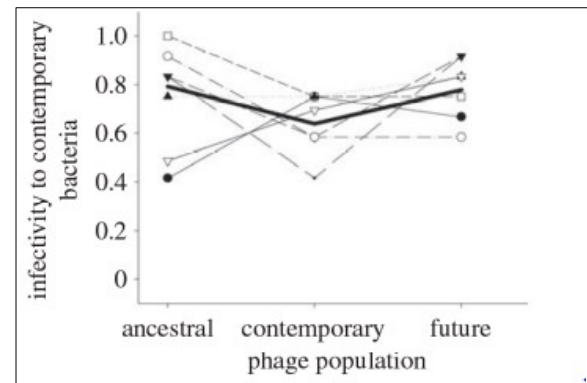
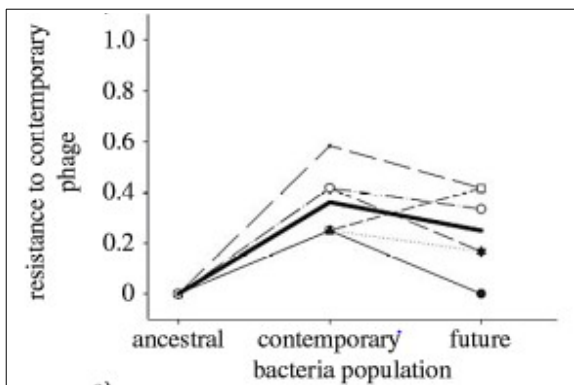
1. LEIGH VAN VALEN (à gauche) a proposé, dans un article paru en 1973, d'expliquer la complexification du vivant par une «course» entre les êtres vivants, où chaque espèce reste en deça de son optimum adaptatif en raison des innovations continues de ses compétiteurs. Un tel mouvement auto-entretenu ne 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

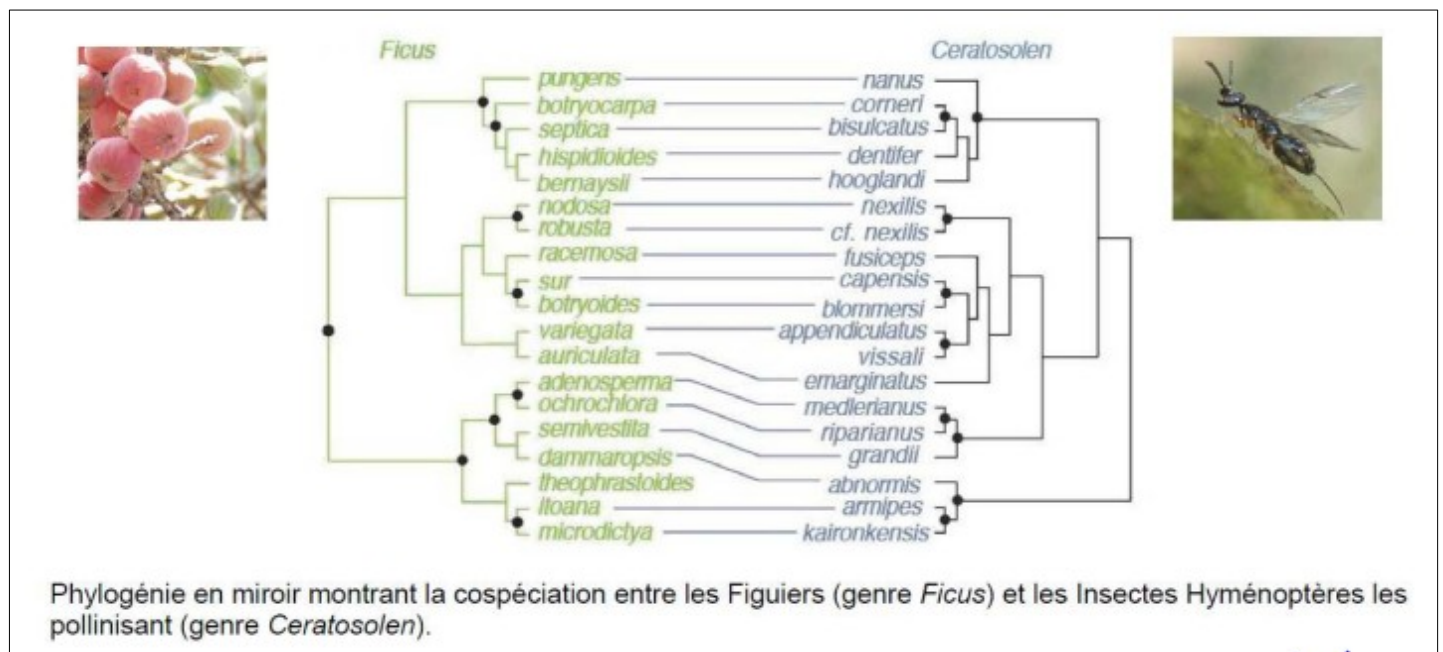
Des bactéries *Pseudomonas fluorescens* sont mises en culture dans un sol en présence ou non de virus auxquels elles sont sensibles, le phage $\phi 2$, pendant 14 jours. Aux jours 0, 9 et 14, des échantillons de phage et de bactéries sont prélevés séparément. Pour les bactéries, des tests de résistance 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 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)

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



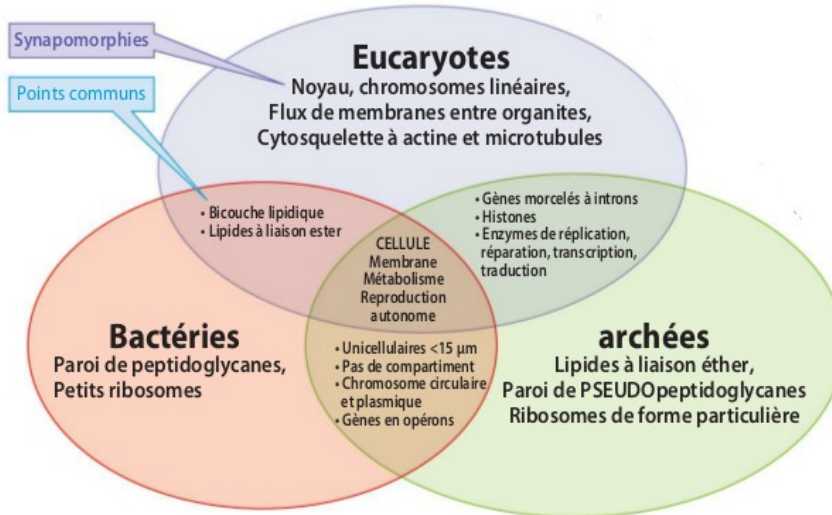
V. les arbres phylogénétiques fournissent des scénarios évolutifs

1. les arbres phylogénétiques n'intègrent pas les virus

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

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** :

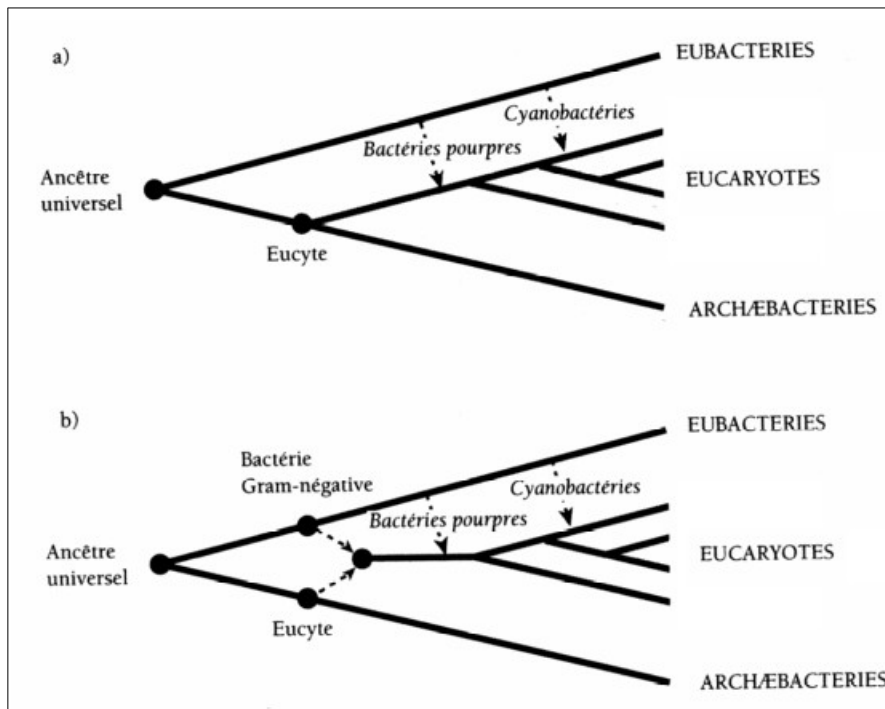
- o ARNr propres
- o **absence de peptidoglycane** dans leur paroi,
- o **lipides membranaires très particuliers** (liaison éther (CH₂-O-CH) entre des longues chaînes d'alcool isopréniques et le glycérol et non une liaison ester (CH₂-O-CO) entre les acides gras et le glycérol)
- o **ARN polymérase** 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)

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

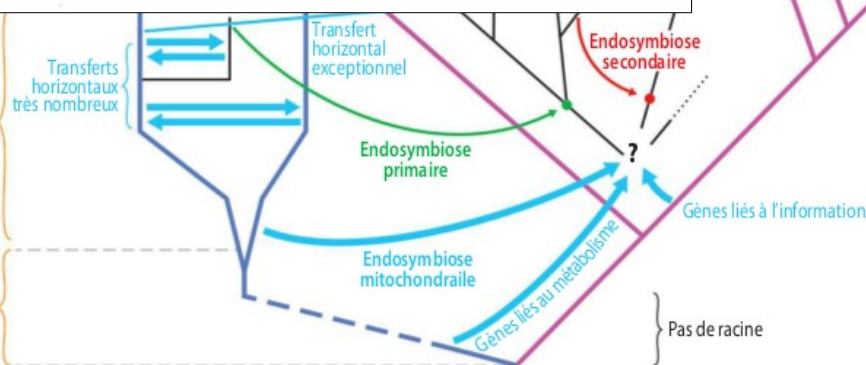


→ En quoi ces deux théories convergent d'une part et divergent d'autre part ?

Document 4

Émergence des 3 domaines du vivant

Populations ancestrales de cellules LUCA

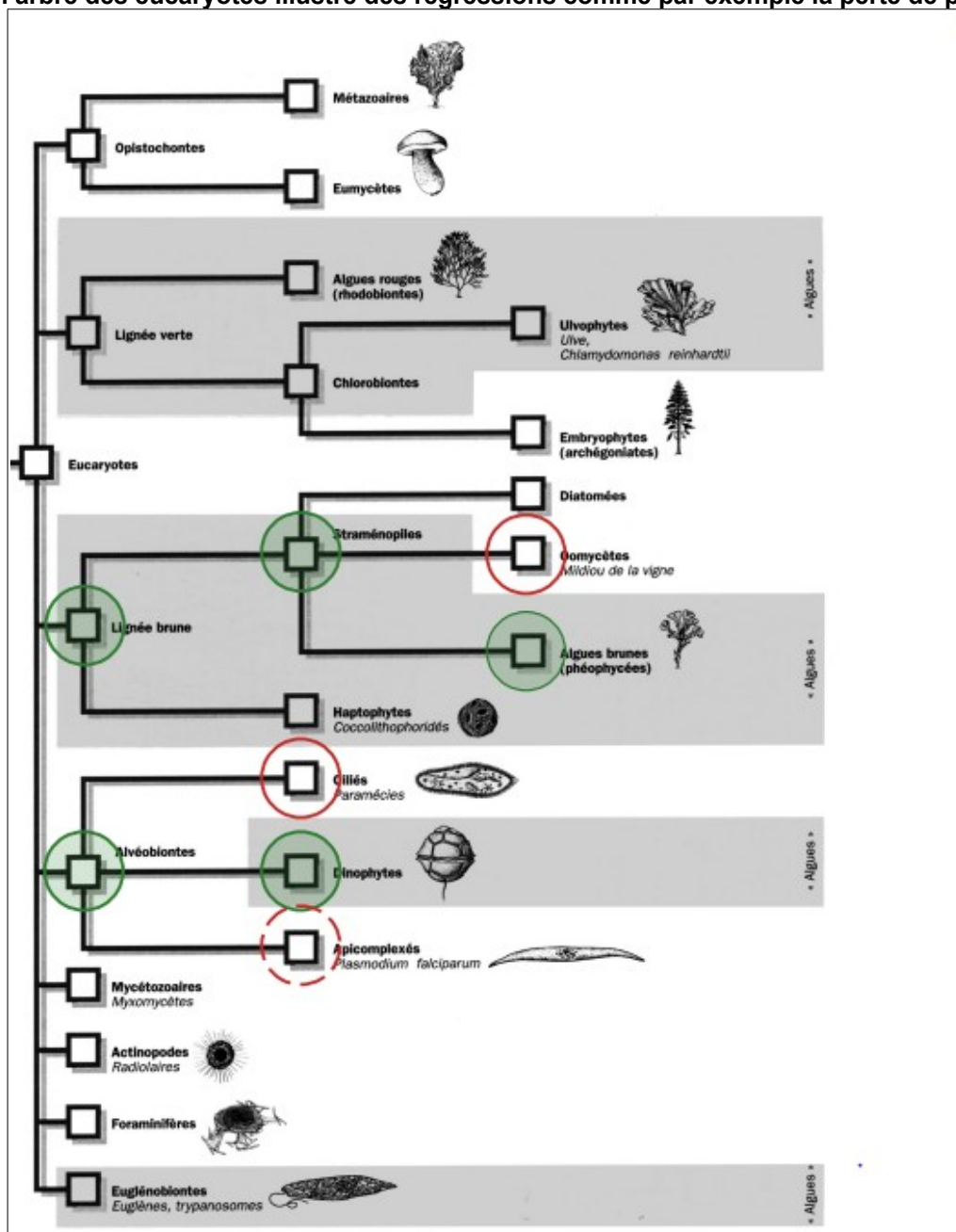


3. les arbres phylogénétiques illustrent la divergence évolutive, exemple de l'arbre des Eucaryotes

Document : cf document 4 SVA3

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



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

Document : cf document 4 SVA3

6. les arbres phylogénétiques identifient les transferts horizontaux de gènes par des incongruences
cf Document 35

VI. Conclusion