

## Mise en contexte et émergence de la problématique

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 ces êtres vivants partagent un **certain nombre de caractéristiques communes** notamment au niveau cellulaire (bicouche lipidique constituant la membrane plasmique) et au niveau moléculaire (double hélice d'ADN). Ceci permet de dire que tous les êtres vivants ont une **origine commune** donc des **relations de parenté** que l'espèce humaine a très vite essayé d'établir en classant les êtres vivants :

Aristote (-384, -322 av J.C) a commencé à répartir les êtres vivants entre les animaux et les plantes et défini **l'espèce comme l'unité élémentaire de la classification**. A partir du XVII<sup>e</sup> siècle, les botanistes et, à un moindre degré, les zoologistes se sont mis à inventorier la flore et la faune.

## Document 1 : les pinsons de Darwin

**Darwin, au XIX<sup>e</sup> siècle classe et pose les bases de la classification actuelle**, dans *L'origine des espèces*, 1859, il écrivait :

« Nos classifications deviendront, dans la mesure où cela sera possible, des **généalogies** ».

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**.

## Document 2 : 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 populations

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

#### document 3 : rappels sur les sources de diversification des génomes

Les sources de diversifications du génomes sont :

- les brassages inter et intrachromosomiques lors de la méiose et la rencontre au hasard des gamètes lors de la fécondation permettent un **brassage allélique et la création de nouvelles combinaisons chez les descendants**. Selon la loi de Hardy Weinberg, le régime de reproduction influence le polymorphisme de la population, un régime fermé (homogamie) favorise l'homozygotie, un régime ouvert (hétérogamie) l'hétérozygotie mais en revanche en l'absence de migration, ces mécanismes ne modifient pas les fréquences alléliques.
- les transferts horizontaux (conjugaison, transformation, transduction) permettent de **partager des pools de gènes au sein d'une population ou entre espèces** mais là encore, il ne s'agit que de brassages alléliques ou génétiques
- les réarrangements chromosomiques c'est à dire les non disjonctions lors des divisions cellulaires modifient les ploïdies et les duplications et translocations permettent d'**augmenter le nombre de gènes**.
- les mutations ponctuelles permettent l'**apparition de nouvelles séquences codantes, ce sont donc les seules à permettre l'apparition de nouveaux gènes**.

**Cependant**, si la **fréquence des mutations ponctuelles** est estimée à **1.10<sup>-4</sup> à 1.10<sup>-5</sup> pb**, du fait des systèmes de réparations cellulaires, **la fréquence de mutations mesurée est de 1.10<sup>-9</sup> pb donc :**

- **pour une bactérie** comme E. Coli, cela fait :

4,7.10<sup>6</sup> pb (génome haploïde) x 2 (puisque répllication) x 1.10<sup>-4</sup> = 940 erreurs à chaque répllication avant réparation mais seulement **0,0094 erreurs après réparation donc 1,2 erreur** (0,0094 x 128) après 8 cycles de répllication **pour 256 cellules filles**

- **pour une cellule diploïde humaine** cela fait :

3.10<sup>9</sup> pb (génome haploïde) x 2 (car état diploïde) x 2 (puisque répllication) x 1.10<sup>-4</sup> = 12.10<sup>5</sup> erreurs à chaque répllication avant réparation mais **seulement 12 erreurs après réparation soit 6 erreurs en moyenne pour chaque cellule fille**.

De plus, 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 non codant) la plupart de ces mutations sont neutres.

## 2. les mutations apparaissent de manière aléatoire, approche expérimentale par Luria et Delbrück (1943)

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

Le nombre de colonies bactériennes devenues résistantes est très variable d'une culture à l'autre traduisant l'apparition de la résistance à des temps différents selon la culture. La variance élevée nous permet de conclure que chaque culture produit un résistant à un moment aléatoire qui produit par la suite une colonie descendante résistante d'autant plus dense que la résistance est apparue tôt.

En conclusion, les mutations se produisent de façon aléatoire indépendamment des conditions du milieu.

**En conclusion : les réarrangements chromosomiques et les mutations ponctuelles permettent ainsi les innovations génétiques aboutissant à une complexification du génome à l'origine de la diversification des espèces au cours de l'évolution.**

**Cependant, l'évolution ne va pas nécessairement vers plus de complexité et peut parfois être régressive** comme par exemple le retour à l'état unicellulaire dans certains taxons (exemple des levures) ou la perte de fonctions biologiques (réduction des organes sensoriels ou digestifs chez certains parasites par exemple).

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**

**Les fréquences alléliques dans une population dans des conditions environnementales données peuvent changer au cours des générations, c'est le phénomène de la sélection naturelle.**

Il est important de noter que l'évolution ne va pas toujours dans le même sens puisqu'elle est conditionnée par le milieu qui peut changer comme dans le cas de la phalène et de l'arrêt de l'exploitation des mines de charbon à partir des années 1980

#### 1.2 les modélisations montrent la complexité de la sélection naturelle

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

**Les mécanismes de la sélection naturelle sont souvent multifactoriels, il est donc souvent difficile de prouver un lien de causalité simple entre modalités de sélection et évolution des fréquences alléliques dans les populations.**

### 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 trait héréditaire**

**La sélection naturelle exerce un tri orienté de la diversité allélique mais cette sélection naturelle n'agit que sur des traits héréditaires c'est à dire que l'évolution se fait de génération en génération par reproduction différentielle des génotypes présentant un avantage adaptatif dans un milieu donné par rapport aux autres génotypes. (ce ne sont pas les individus qui se métamorphosent ou qui mutent)**

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

**Lorsque les différents génotypes dans des conditions environnementales données, n'ont pas 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.**

**La valeur sélective absolue d'un génotype ou fitness, est donc sa contribution au succès reproductif de l'organisme, on la note w avec :**

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

**Cette fitness absolue d'un génotype est donc quantifiable par le rapport entre la fréquence d'un génotype à la génération n+1 et sa fréquence à la génération n :  $W = \frac{N_{\text{descendants}}}{N_{\text{parents}}}$**

**Les différents variants d'un caractère ont donc des valeurs sélectives différentes et plus les écarts entre les valeurs sélectives de chacun de ces variants sont importants et plus l'effet de la sélection naturelle sera marqué.**

**Document 8 : exemple théorique de valeur sélective absolue et relative**

**A partir des valeurs sélectives absolues, on calcule les valeurs sélectives relatives ( ' ) 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 :**

$$w_{\text{génotype considéré}} = \frac{W_{\text{génotype considéré}}}{W_{\text{max}}}$$

**Le succès d'un individu et donc d'un génotype dépend évidemment de l'environnement qui peut rendre bénéfiques ou délétères les caractères exprimés, mais comme l'environnement est fluctuant, c'est bien dans un contexte donné à un moment donné qu'une fitness est évaluée**

**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 a 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 donné, exerce un effet négatif sur le génotype.

### 2.3 effets de la sélection sur les fréquences génotypiques et alléliques par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg

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

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 pour un 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 si elle est soumise à une ou plusieurs pressions de sélection.

### 2.4. notion de compromis évolutif ou trade-off

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

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.

De même, il existe un compromis  $r/K$  pour tout organisme car une fécondité trop élevée ou trop précoce réduit l'allocation énergétique consacrée à la croissance et l'entretien de l'organisme et réduit donc à moyen terme la viabilité de l'organisme, à l'inverse, une reproduction trop tardive peut diminuer la fertilité de l'organisme.

## 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, points sur la queue des guppy ...)

### 3.2 la sélection balancée maintient 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**

Un cas très connu d'avantage de l'hétérozygote est celui rencontré dans le cas de la drépanocytose dans les régions tropicales où sévit le paludisme.

Chez l'homme adulte la principale forme normale est l'hémoglobine A ( $Hb^A$ ) est un tétramère (2 $\alpha$ , 2 $\beta$ ) formé de l'association de deux globines  $\alpha$  et de deux globines  $\beta$ . Chaque type de globines est formé par des gènes appartenant à des locus différents (locus  $\alpha$  et locus  $\beta$ ) et portés par des chromosomes différents.

L'allèle récessif  $b^S$  provoque chez les porteurs homozygotes  $b^S/b^S$ , une anémie caractérisée par la formation d'hémoglobine anormale ( $Hb^S$ ). L'hémoglobine  $Hb^S$  "cristallise" à faible pression d'oxygène et peut provoquer des thromboses par agglutination d'hématies dans les capillaires fins. Les individus  $b^S/b^S$  mourant en général avant l'adolescence, le génotype peut donc être considéré comme létal.

Les hétérozygotes  $b^A/b^S$  jouissent d'une santé pratiquement normale (on peut les reconnaître par une analyse de leur sang qui révèle la présence d'hématies en forme de faucilles, d'où le nom de la maladie : l'anémie falciforme).

Dans les régions où le paludisme sévit, ces hétérozygotes présentent une meilleure résistance que les homozygotes  $b^A/b^A$  à l'agent infectieux *Plasmodium falciparum* et on constate pourtant que l'allèle S est très répandu dans ces régions.

➤ La sélection balancée peut être fréquence-dépendante

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

Dans la majorité des espèces gonochoriques, le **sex-ratio** (rapport de masculinité = nb de mâles / nb de femelles) **est voisin de 1** : c'est à dire que le nombre de femelles est équivalent au nombre de mâles.

**Ce maintien est dû à l'avantage donné au phénotype le plus rare (relation fréquence dépendance négative)**, en effet dans l'exemple du sexe ratio, les individus du sexe le moins abondant ont davantage de chances de se reproduire que ceux du sexe le plus fréquent.

#### Document 13 : exemple du locus S des Angiospermes

➤ **L'auto incompatibilité gamétophytique** repose sur le principe suivant : si un allèle S est commun au pistil et au pollen, alors il y a rejet du pollen, l'**hétérozygotie est donc favorisée pour les gènes du complexe S et pour l'ensemble du génome**. Si au sein d'une population l'allèle S1 est très majoritaire, un pollen S1 aura alors une faible probabilité de produire une descendance, car il faut qu'il rencontre des styles sans S1, qui sont très rares dans cette population, la valeur sélective de l'allèle S1 est donc d'autant plus réduite que sa fréquence allélique est élevée. A contrario, les autres allèles S ont une valeur sélective élevée : c'est l'**avantage du génotype rare**. À la génération suivante, la fréquence de l'allèle S1 sera réduite.

➤ **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 y soit tout à fait normal.

Parmi tous les sites variables de ce locus S, on détermine la conséquence des mutations. **Si les mutations sont synonymes**, elles conservent l'acide aminé correspondant dans la protéine, ce sont donc des **mutations neutres**. **Si les mutations sont non synonymes**, elles remplacent un acide aminé par un autre, ces mutations sont elles soumises à sélection ?

**Pour le domaine kinase, domaine catalytique impliqué dans la réalisation de l'auto-incompatibilité**, on observe un **taux faible de mutations non synonymes**, ces mutations sont **peu présentes dans la population**, on peut donc conclure qu'elles sont **donc éliminées par sélection directionnelle** (ne pas posséder cette enzyme fonctionnelle expose la population à une auto-fécondation et donc une perte d'hétérozygotie). **En conclusion, le domaine catalytique est le lieu d'une sélection favorisant un phénotype : c'est une sélection directionnelle.**

**Pour le domaine S**, on observe un **taux élevé de mutations non synonymes au sein de la population**, ces mutations ne sont **donc pas éliminées par la sélection**, en conclusion, **le locus S est le lieu d'une sélection favorisant le polymorphisme : c'est une sélection balancée.**

#### 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

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

**En fonction du milieu la sélection peut être :**

➤ **directionnelle quand le milieu est changeant** : elle modifie la composition des populations en favorisant les phénotypes situés à une seule extrémité de la courbe normale de sélection, il y a statistiquement déplacement de la moyenne

➤ **stabilisante quand le milieu est stable** : elle modifie la composition des populations en favorisant les phénotypes situés autour de la moyenne de la courbe normale de sélection, ce qui aboutit à un resserrement de la courbe autour de la moyenne par élimination des phénotypes extrêmes. Statistiquement, il y a diminution de la variance.

➤ **diversifiante quand le milieu est de type mosaïque**, elle modifie la composition des populations en favorisant les phénotypes situés aux deux extrémités de la courbe normale de sélection, ce qui aboutit à une répartition bimodale des phénotypes. Statistiquement, il y a augmentation de la variance.

#### 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

Les migrations consistent en des échanges d'individus d'une population à une autre (migration unidirectionnelle) ou entre populations (migrations multidirectionnelles). Elles **engendrent** des mouvements d'allèles entre populations, c'est à dire **flux alléliques**.

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

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

#### 6. En conclusion

Ainsi **si l'environnement** biotique (compétition, prédation) et/ou abiotique (climatique, édaphique), **ne détermine pas l'apparition des mutations** et donc des différentes phénotypes, **il exerce une pression de sélection en favorisant les 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 ou performances
- **ce trait doit être relié au succès reproductif ou à la survie**
- **ce trait doit être transmissible héréditairement.**

On parle de **sélection positive** lorsque on a **fixation de l'allèle avantageux**, c'est-à-dire que la fréquence de cet allèle dans la population vaut 1 ou 100 %.

On parle de **sélection négative** (ou purificatrice) lorsqu'elle entraîne **l'élimination de l'allèle délétère**, c'est-à-dire que la fréquence de cet allèle dans la population vaut 0 ou 0 %.

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

**Les facteurs influençant la valeur sélective d'un ou plusieurs traits de caractères sont :**

- **la sélection sexuelle**, qui peut être **intrasexuelle** (compétition entre les individus de même sexe) ou **intersexuelle** (choix du partenaire par les individus de l'autre sexe).
- **la tolérance** à un métaux lourd par exemple ou **la résistance** à un parasite, un pathogène,
- **l'accès ou l'utilisation des ressources** .... c'est à dire **tout trait favorisant la viabilité de l'organisme**
- **la fécondité et donc la fertilité de l'organisme**

### 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**

Les travaux de Buri sur les Drosophiles étudient la **fréquence d'un caractère monogénique**, la couleur des yeux, **non soumis à la sélection naturelle** c'est à dire **ne participant au succès reproductif des individus**.

Ce caractère est déterminé par **2 allèles dit neutres** puisqu'ils n'ont **aucune conséquence ni sur la viabilité des drosophiles ni sur leur fertilité**.

Il observe qu'**avec de petits effectifs**, la fréquence allélique d'allèle neutre varie de façon importante car **ceux-ci sont fixés ou éliminés au hasard**.

#### 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**

Une approche statistique et probabiliste permet d'estimer la **probabilité qu'un allèle se fixe ou soit éliminé** de la population.

Cette probabilité **dépend de la fréquence initiale de l'allèle et de la taille de la population N** : **plus la population est petite** et plus les phénomènes aléatoires ont de l'importance par rapport aux lois déterministes de la reproduction sexuée et de la sélection et donc **plus la dérive génétique agit rapidement**.

**La dérive génétique peut même fixer du fait du hasard des allèles défavorables normalement éliminés par la sélection naturelle.**

#### 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 ( $N_{\sigma}$ ) et de femelles

( $N_{\varphi}$ ) 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.*

**Document 20 : fixation d'allèles par dérive génétique au fil des générations**

**Dans de nombreux cas, on peut montrer que :**

- le **nombre moyen de générations nécessaire à la fixation d'un allèle** est égale à **4  $N_e$**
- le **nombre moyen de générations entre deux fixations d'allèles** est égale à **1/v** où v est le taux de mutations (nombre de mutations / génération)

On a établi que la **variation des fréquences alléliques due à la dérive génétique est égale à :**  $\Delta p = \frac{pq}{2 N_e}$  On peut

en déduire que **plus l'effectif efficace  $N_e$  est grand, 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**

Le taux d'hétérozygotie étant égale à  $2pq$ , il est possible également de calculer l'effectif efficace à partir de ce taux si l'on connaît  $\Delta p$ .

#### 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 effets de fondations

###### ➤ l'effet goulot d'étranglement ou bottleneck

##### Document 22a : l'effet bottleneck

Lorsque, suite à un événement quelconque (catastrophe naturelle, accident...), une population est brusquement réduite à quelques individus, il y a conservation au hasard d'un pool 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

###### ➤ l'effet fondateur

##### Document 22b : l'effet fondateur

Quand une petite population (voire un individu femelle fécondé unique) migre et arrive sur une nouvelle aire de répartition sans entretenir de liens génétiques avec la population de départ, les allèles présents dans cette petite population constituent un 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

Les traits neutres n'ont par définition aucune valeur sélective, leurs allèles ne sont donc pas triés par la sélection naturelle et évoluent au hasard selon la dérive génétique.

Le polymorphisme est généralement d'autant plus élevé que les séquences génomiques concernées ont peu ou pas d'importance fonctionnelle pour le succès reproducteur de l'individu, or le génome eucaryote contient en majorité de l'ADN neutre qui n'est soumis qu'à la dérive génétique, cela concerne donc l'ADN extragénique.

Cependant, les gènes et leurs séquences régulatrices contiennent également de l'ADN non codant mais aussi de nombreux codons synonymes où des mutations sur la 3<sup>e</sup> base sont généralement silencieuses (effet Wobble) et où la dérive génétique peut agir.

Ainsi, cette dérive génétique permettant d'accumuler des mutations dans les régions non codantes intragéniques participe au polymorphisme des traits sélectionnés.

##### Document 24 : principe de l'horloge moléculaire et son apport dans l'établissement des phylogénies

A l'échelle moléculaire, la plupart des mutations sont donc neutres et donc stabilisées ou éliminées au hasard par la dérive génétique, c'est la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire énoncée par Motoo Kimura en 1960.

Cette théorie est largement utilisée et mise à profit pour établir des phylogénies moléculaires sur le principe de l'horloge moléculaire, hypothèse selon laquelle, les mutations génétiques s'accumulent à vitesse constante et qui permet de calculer les temps de divergence entre les espèces (sans avoir besoin des fossiles!)

Cependant, la durée moyenne des générations variant considérablement en fonction des espèces, l'unité de temps à retenir est en réalité le nombre de générations estimé entre deux dates et non le temps brut écoulé.

#### 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 d'Amniotes montrant les extinctions et les radiations évolutives après la crise K-T

L'histoire du vivant à l'échelle des temps géologiques est ponctuée d'extinctions massives des espèces appelées crises biologiques qui transigent avec de longues périodes où le nombre d'espèces est relativement stables qu'on peut appeler stases évolutives.

On dénombre de très nombreuses crises biologiques qui ont largement permis d'établir l'échelle des temps géologiques ; parmi celles-ci, la crise Crétacé-Tertiaire (65 Ma) est la plus connue du grand public puisqu'elle a conduit à la disparition des dinosaures et à la radiation des Mammifères (mais aussi des Oiseaux) apparus au Mésozoïque.

La crise K/T (Crétacé – Tertiaire, soit –65 Ma) a réduit les habitats favorables aux herbivores du fait des perturbations climatiques et donc des ressources végétales disponibles (diminution d'ensoleillement par les aérosols libérés dans l'atmosphère par les volcans + particules recouvrant la végétation)

Cette situation a conféré un désavantage aux espèces de dinosaures herbivores (mais aussi à leurs prédateurs) très spécialisés, entraînant le passage sous un effectif critique et diminuant les possibilités génétiques d'adaptations des espèces de Dinosaures soumis à un effet d'étranglement.

L'extinction des Dinosaures aurait libéré des niches écologiques pouvant être alors occupées par des espèces de Mammifères ayant survécus. L'augmentation de leurs populations et donc une plus grande diversification génétique leur 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. Ces 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.

**Document 26 : évolution de la définition de l'espèce**

##### 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 est commode car il permet 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 comme dans certains cas de **dimorphisme sexuel** ou d'**écotypes** (selon le milieu, des individus de la même espèce peuvent avoir un aspect différent) ou encore des **stades de développement d'un même organisme** (cas des insectes holométaboles par exemple). 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**.

##### 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** »

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

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

L'isolement pré-zygotique affecte la reproduction

Il se manifeste par des **mécanismes affectant négativement la reproduction entre deux individus**

Cela se traduit par des habitats différents, des niches écologiques différentes, des organes sexuels non compatibles, des différences de valeurs sélectives dans un milieu donné qui empêche un des membres du couple potentiel d'être compétitif vis-à-vis des associations intraspécifique.

L'isolement post-zygotique affecte le zygote

Il se manifeste par des **mécanismes affectant négativement l'hybride**, né de la reproduction inter-spécifique. Généralement, les hybrides sont stériles, soit par un équipement génétique ne permettant pas la méiose (nombre impair de chromosomes), soit par la présence d'un allèle induisant la stérilité.

**Cependant cette définition ne résout pas tout**

- Comment classer les **individus à reproduction asexuée** (nombreux micro-organismes) ?
- Comment classer les **fossiles** dont les échantillons ne peuvent être regroupés de façon sûre au sein d'une espèce ?
- Comment considérer les cas d'**hybridation entre deux espèces dans la zone géographique de 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 occupe 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.

**Cependant, il est difficile de caractériser précisément la niche fondamentale** qui peut chez les espèces à stratégies « r » est très large et de ce fait, deux populations de la même espèce peuvent occuper des niches écologiques réelles très différentes mais faisant partie toutes deux la niche fondamentale de l'espèce considérée.

#### 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.

**Pour ce faire, l'approche phylogénétique utilise le séquençage de l'ADN** des êtres vivants et certaines séquences en particulier :

Pour les animaux, il a été choisi une séquence génétique simple à isoler chez n'importe quel type d'animal, évoluant rapidement afin de distinguer sans ambiguïté les espèces les unes des autres et à très faible variation intraspécifique : c'est donc la première sous-unité de la cytochrome oxydase c (**COI**) qui a été choisie. En séquençant un être vivant animal sur cette séquence génétique, on émet un code barres (barcode), il est ensuite ajouté à l'*international Barcode of Life* : iBOL

Pour les végétaux, ce sont deux séquences plastidiales qui ont été choisies : *rbcl* et *matK*.

Cette démarche est intéressante, car elle inclue un grand nombre d'individus mais elle peut être biaisée par les transferts horizontaux, de plus **une espèce est soumise à l'évolution en permanence (dérive génétique + sélection naturelle)**.

#### 1.5 en conclusion

**document 30 : des définitions de l'espèce complémentaires**

Ces définitions sont complémentaires mais toutes imparfaites, on peut donc considérer que l'espèce n'existe pas puisqu'il est possible d'utiliser des définitions différentes pour le même objet.

**On préfère de manière générale la définition biologique de l'espèce** **abandonnée de l'approche phylogénétique** en gardant à l'esprit les limites de ce **concept élaboré par l'être humain** car c'est un moyen commode pour décrire la biodiversité observée / le réel, cependant du fait de l'évolution, l'espèce n'est qu'une **représentation instantanée du réel**.

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

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

##### 2.1 la spéciation allopatrique par isolement géographique

**Document 31 : principe et exemple d'une spéciation allopatrique**

**Deux populations peuvent être isolées par l'apparition d'une barrière physique** (orogénèse, insularisation, océanisation ...) **limitant drastiquement les échanges génétiques** entre individus **pendant une longue période**, cet isolement géographique est appelé **vicariance**.

Cette vicariance peut :

- s'appliquer **sur une grande population** qui scindée en deux **verra ses deux moitiés évoluer par sélection naturelle indépendamment l'une de l'autre**

- **provoquer un effet fondateur pour une petite partie de la population originelle** qui dans ce cas **évoluera rapidement par dérive génétique**, on parle alors de **spéciation péripatrique**.

**remarque** : si des organismes appartenant aux deux populations isolées nouvellement se rejoignent avant que l'isolement reproducteur soit achevé, alors, il y a un retour possible à un ensemble génétiquement homogène, on parle alors **d'introgression**.

##### 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.

**Document 32 : la spéciation sympatrique par polyploïdisation, exemple des spartines**

**La spéciation sympatrique peut également être due à une modification du caryotype par polyploïdie et remaniement chromosomique.**

**Chez les végétaux, cette spéciation par polyploïdisation se produit généralement à la suite d'une hybridation entre deux espèces proches, suivie d'une duplication de l'ensemble du génome rendant les hybrides fertiles.**

**La polyploïdisation, en changeant la structure du génome, bloque immédiatement toute possibilité de réhybridation avec les espèces parentes et provoque une spéciation « instantanée », chez les végétaux, les hybrides stériles peuvent se reproduire de manière asexuée et former une espèce comme dans le cas de *Spartina townsendii*.**

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

**Les remaniements chromosomiques menant à la spéciation, bien que plus rares sont également observés chez les animaux comme dans la radiation non adaptative des souris de Madère.**

### **2.3 cas particulier de la spéciation en anneau**

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

**Il s'agit d'un cas de spéciation s'observant sur une répartition large de différentes populations ou sous-espèces, le long d'une bande circulaire autour d'un relief de telle sorte que les populations les plus éloignées sont interstériles (pas de descendance ou pas de descendance viable) alors que les populations adjacentes sont interfertiles (descendance possible).**

**Dans l'exemple du Pouillot verdâtre dont la population ancestrale s'est scindée en deux, l'une contournant le Tibet par l'Est et l'autre par l'Ouest, les sous espèces de Pouillot se rejoignant en Sibérie ne se reproduisent plus entre elles car les oiseaux ne reconnaissent pas le chant de l'autre « sous » espèce., bien que toutes les populations adjacentes des deux côtés de l'anneau soient interfertiles.**

## **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 hybridations fertiles et le mécanisme d'introgression**

**Les hybrides fertiles chez les végétaux sont très fréquents et ces hybrides peuvent se croiser également avec les espèces parentes. Quand cela arrive de très nombreuses fois, on parle alors d'introgression, il en résulte un génome très proche de celui d'une des deux espèces parentes mais contenant quelques gènes de l'autre espèce parente conservés par sélection positive si ces gènes ont permis d'augmenter la valeur sélective de l'hybride.**

### **3.3 le concept de l'évolution réticulée**

**document 36 : le concept de l'évolution réticulée**

**L'évolution a longtemps été envisagée comme un processus vertical où les relations de descendance prédominent.**

**Cependant les hybridations, les transferts horizontaux mais également les endosymbioses permettent des transferts entre les branches verticales menant à des espèces distinctes.**

**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 introgression**

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

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

**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 Valen et la théorie de la Reine Rouge**

**Pour l'expliquer, Leigh Van Valen, en 1973, énonce la théorie de la Reine Rouge par référence aux personnages de Lewis Carroll où Alice et la Reine rouge se retrouvent à courir rapidement mais sans avancer car le monde tourne autour d'elle, un peu comme des organismes vivants qui s'adaptent en permanence de manière à rester dans la course et à survivre face aux espèces avec lesquelles ils interagissent.**

**Document 40 : approche expérimentale de la coévolution**

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

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

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

**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.**

## **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**

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

**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.**

**Les Eucaryotes possèdent deux catégories de gènes :**

- **les gènes impliqués dans le maintien** (duplication et réparation) **et l'expression du génome** (transcription et traduction), très proches de ceux présents chez les Archées pour ces **fonctions informationnelles**
- **les gènes impliqués dans le métabolisme et les relations avec le milieu, très proches de ceux présents chez les Eubactéries pour ces fonctions opérationnelles.**

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

**Ces deux sources distinctes de gènes ne permettant pas de proposer un extra-groupe, l'arbre des Eucaryotes ne pouvait pas être raciné et 2 théories permettant d'expliquer l'origine de la cellule eucaryote s'affrontaient :**

- l'une soutenant que les eucaryotes seraient apparentés à une lignée spécifique des archées.
- la seconde soutenant que les eucaryotes proviendraient d'une hybridation entre une eubactérie et une archée

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

**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 suggère 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.**

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

**Quel que soit l'ancêtre commun aux eucaryotes, on observe à partir de l'arbre établi, une diversification des modes trophiques, des modalités des reproductions et de relations, c'est ce qu'on nomme la divergence évolutive.**

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.  
**Document : cf document 4 SVA3**

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

**Document : cf document 4 SVA3**

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

Parmi les évolutions régressives mises en évidence par l'arbre phylogénétique des eucaryotes, on peut citer :

➤ les pertes de plastides

À l'intérieur du clade des Alvéolobiontes, les Apicomplexes dont font partie le Plasmodium possèdent des plastides non fonctionnels sur le plan photosynthétique mais présentant 4 membranes et donc témoignant d'une endosymbiose secondaire alors que les Ciliés dont fait partie la Paramecie, n'en n'ont plus.

➤ la perte de l'état pluricellulaire comme l'illustre la Levure, organisme eucaryote unicellulaire, capable de former un organisme clonal pluricellulaire lorsque le facteur de transcription ACE2 est inactivé.

**L'évolution ne va donc pas toujours vers une complexification croissante**

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

**Document : cf document 4 SVA3**

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.

**Ces homoplasies témoignent souvent de convergences évolutives sélectionnées par le milieu** (exemple des branchies de Poissons et de Mollusques) **ou provenant d'endosymbiose** (exemple de la photosynthèse)

#### **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.

#### **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'hérédité 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.**