

Lycée-Collège de la Planta, Sion

Biologie

Option spécifique (OS) 4^{ème} année (programme maturité)

L'EVOLUTION

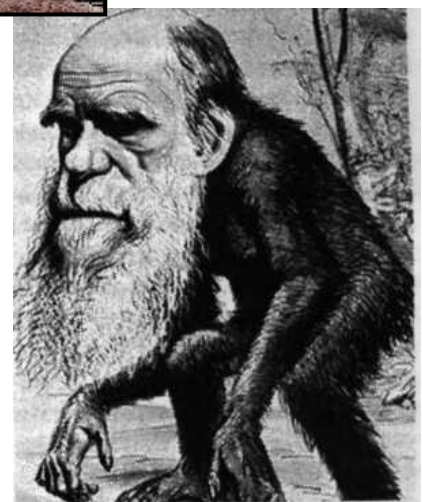
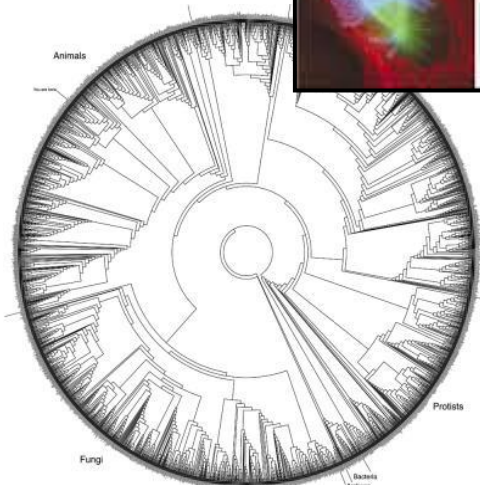
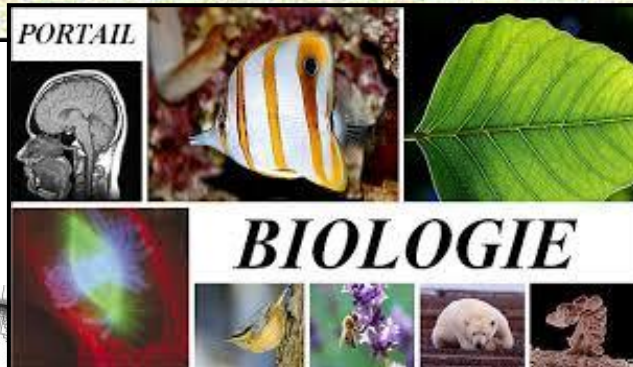
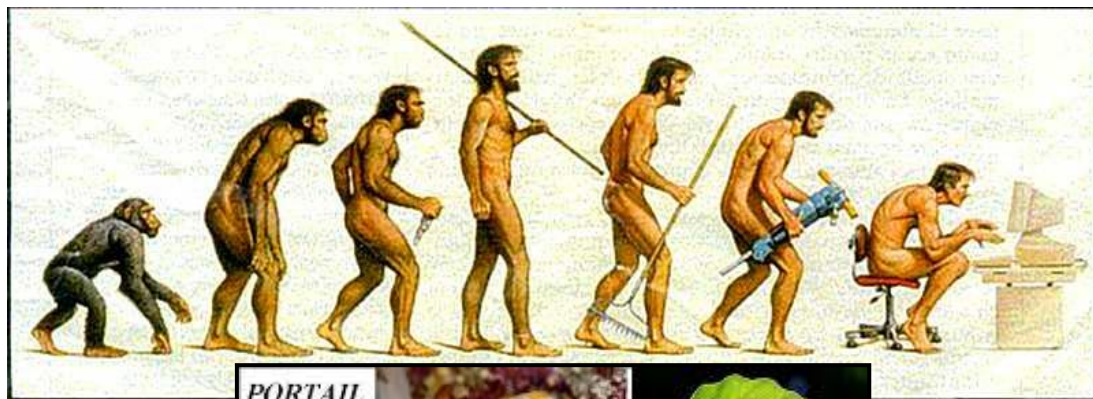


Table des matières

1	INTRODUCTION	4
2	DE LA PHILOSOPHIE NATURELLE JUSQU'À DARWIN	5
2.1	L'évolution comme force	5
2.2	Un naturaliste non officiel	6
2.3	La théorie synthétique de l'évolution	9
2.4	Créationnisme et dessein intelligent	10
3	INDICES DE L'ÉVOLUTION	12
3.1	La filiation commune	12
3.2	Sélection naturelle	14
3.3	Au-delà de la sélection naturelle	15
4	L'ARBRE DE LA VIE	17
4.1	La phylogénie classique	18
4.1.1	Les caractères dérivés	20
4.1.2	Homologie et analogie	21
4.1.3	Pratique - exercices	22
a)	<i>Placer les hypothèses de transformation sur l'arbre</i>	23
b)	<i>Choisir l'arbre le plus parcimonieux</i>	23
5	LES MÉCANISMES : MUTATIONS, DÉRIVE ET SÉLECTION	25
5.1	Mutations : la création de la variabilité	25
5.2	Du nuisible à l'utile	27
5.3	Dispersions des mutations	28
5.4	La biologie en équation	28
5.4.1	Démonstration de la loi Hardy-Weinberg	31
5.4.2	Généralisation de la loi de Hardy-Weinberg	32
5.4.3	Les conditions d'application de la loi d'Hardy-Weinberg	32
5.4.4	L'équilibre d'Hardy-Weinberg n'existe pas mais est utile	32
5.4.5	Applications	33
5.5	La dérive génétique	34
5.6	Sélection	36
5.7	Des petites différences pour de grands résultats	37
5.8	La sélection en balance	38
5.9	La vitesse de l'évolution	39
5.10	Boire du lait : une empreinte de la sélection naturelle	42
5.11	La géographie de la <i>fitness</i>	43
5.12	Les limites de la sélection	45
6	ADAPTATIONS : DES GÈNES AUX TRAITS	46
6.1	Les innovations sont possibles aujourd'hui	46
6.2	Est-ce que je peux emprunter un gène ?	47
7	L'ORIGINE DES ESPÈCES	48
7.1	Le problème de l'espèce	48

7.1.1	L'isolement reproductif.....	48
7.1.1.1	L'isolement reproductif prézygotique	49
7.1.1.2	L'isolement reproductif postzygotique.....	50
7.1.2	La biogéographie de la spéciation	50
7.1.2.1	La spéciation allopatrique.....	51
7.1.2.2	La spéciation sympatrique.....	52
8	L'EVOLUTION DE L'HOMME.....	55
8.1	Généralités.....	55
8.1.1	La place de l'homme dans le vivant.....	56
8.2	L'hominisation	57
8.3	Les grandes lignées de l'humanité	59

1 INTRODUCTION

L'idée d'une transformation des êtres vivants au cours du temps a été exprimée à diverses occasions depuis près de 2500 ans, mais ce n'est qu'au XIX siècle que le concept de **descendance avec modification** - l'évolution telle qu'on la conçoit aujourd'hui - a été formalisé et doté d'un mécanisme cohérent par Darwin, apportant une vision nouvelle de la vie et de son histoire.

Les processus évolutifs qui s'opèrent depuis que la vie est apparue sur terre, il y a plus de trois milliards d'années, ont donné naissance aux millions d'espèces actuelles, ainsi qu'au nombre bien plus grand encore d'espèces qui ont vécu dans le passé mais qui ont aujourd'hui disparu. L'apparition d'une nouvelle espèce s'appelle une **spéciation**. Certaines spéciations (chez les bactéries notamment) sont observables en temps réel, à l'échelle humaine. Toutes ces espèces ont un « ancêtre commun » : (**LUCA** = **L**ast **U**niversal **C**ommon **A**ncessor) qui est apparu il y a 3,5 milliards d'années environ.

Evolution signifie donc changement : changement dans la structure et le comportement des organismes, au fil des générations. L'évolution est donc la transformation des espèces dans le temps. Les aspects divers des organismes actuels à tous les niveaux depuis la séquence de leur ADN jusqu'à leurs structures macroscopiques ou jusqu'à leurs comportements sociaux, sont issus de la modification de ceux de leurs ancêtres. Les modifications évolutives des êtres vivants dépendent d'une part des changements dans les conditions du milieu et, d'autre part, d'une innovation génétique qui se fait au hasard.

Pour comprendre l'évolution il faut étudier les mécanismes qui ont présidé à la structuration actuelle de la biodiversité, et qui ont permis les multiples adaptations des animaux, des végétaux, des organismes unicellulaires. Les recherches dans le domaine de l'évolution se séparent en deux volets ; les unes visent la **reconstruction de l'histoire de la vie**, les autres tendent à **comprendre les modalités et les processus de l'évolution**.

L'évolution explique donc :

- **La diversité des espèces** vivant actuellement (1'200'000 espèces animales et 400'000 espèces végétales recensées),
- **Leur multiplication** (comment une espèce existante donne naissance à deux ou plusieurs espèces),
- **Leur origine commune** par les modifications progressives qu'ont subies leurs ancêtres au cours des temps géologiques.
- **Les processus** de l'évolution.

La théorie générale de l'évolution explique comment les organismes vivants se sont développés et succédés, mais **elle ne peut en aucun cas prédire comment ils évolueront**.

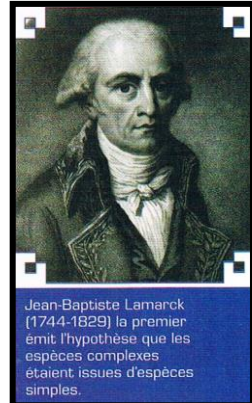
2 DE LA PHILOSOPHIE NATURELLE JUSQU'À DARWIN

Reprendre les informations du TP n°4 intitulé « généralités sur l'évolution ».

2.1 L'évolution comme force

Début du XIX^e siècle, une nouvelle voix s'est en effet élevée en faveur de l'évolution, celle du naturaliste Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet, Chevalier de **Lamarck** (1744-1829). Lamarck, grand spécialiste des plantes et des invertébrés, fut frappé par les grandes similitudes existant entre les espèces qu'il étudiait et par les séries fossiles qui, à l'époque, étaient déjà suffisamment larges pour donner une idée de la dynamique de la vie.

En combinant ces deux types d'approche en un argument unique Lamarck proposa que la vie évoluât inexorablement de la simplicité vers la complexité, depuis les microbes jusqu'à l'homme et aux autres grandes espèces et, pour expliquer pourquoi il y avait encore des microbes aujourd'hui, Lamarck émit l'hypothèse selon laquelle la vie primitive se générait spontanément en permanence, les microbes contemporains n'étant simplement que des nouveaux arrivants.



Lamarck pensait également que les animaux et les plantes pouvaient **s'adapter à leur environnement**. **Si un animal commençait à utiliser un organe davantage que ne le faisaient ses ancêtres, ledit organe augmentait de taille durant la vie de l'animal.**

Les organes qu'un organisme utilise beaucoup pour survivre dans son milieu se développent et se renforcent, tandis que les organes non utilisés s'atrophient.

Si, par exemple, une **girafe** devait étirer son cou pour attraper les feuilles d'un arbre de grande taille, un « fluide nerveux » allait parcourir son cou pour et le rendre plus long. Lamarck pensait par ailleurs que ces changements étaient **transmissibles à la descendance**. Une girafe pouvait ainsi hériter d'un cou plus long et si elle continuait à étirer son cou pour attraper des feuilles, elle allait transmettre à son tour un long cou à sa descendance.

Selon Lamarck, le cou des girafes s'était graduellement allongé, à mesure que les générations successives de girafes avaient essayé d'atteindre les feuilles toujours plus hautes.

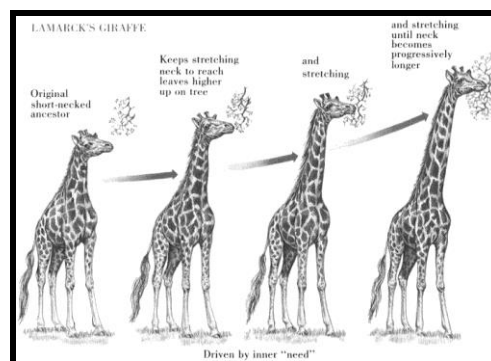


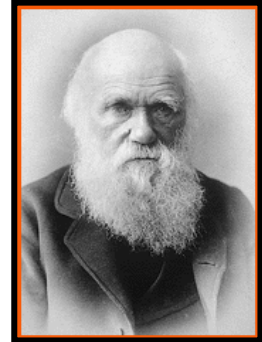
Figure 1 : l'évolution de la girafe selon Lamarck

Pour lui, le processus évolutif serait donc le suivant :

- La **modification de l'environnement** produit des **conditions nouvelles** d'existence.

- Les **besoins nouveaux des organismes** produisent des actions nouvelles.
- La **répétition de ces actions** produit l'**apparition** ou la **modification des caractères**.
- Cette **transformation** devient **héréditaire**, transmise d'une génération à l'autre.

Pour Lamarck, l'évolution des espèces est un fait avéré. Sa théorie porte sur l'explication de celle-ci par l'influence de l'environnement sur le développement des organes, sur les modifications de ces organes par leur utilisation ou non et enfin sur l'hérédité des caractères acquis. Si cette théorie comporte des erreurs, comme l'hérédité des caractères acquis, elle a le mérite d'être la **première ébauche du concept d'évolution des espèces**.



Les choses tournèrent mal pour Lamarck. Il fut sévèrement critiqué par Cuvier et par plusieurs naturalistes de l'époque pour ses spéculations pourtant si élaborées, et mourut pauvre et obscur en 1829. Huit ans après sa mort, ce fut un jeune naturaliste britannique, de retour d'un voyage autour du monde, qui allait, en toute discrétion, reprendre l'idée selon laquelle la vie évoluait. Trente ans après la mort de Lamarck, ce naturaliste, **Charles Darwin**, publiera *L'Origine des espèces* qui changera nos vues sur la biologie à tout jamais.

2.2 Un naturaliste non officiel

Aujourd'hui, le nom de Darwin est pratiquement synonyme d'évolution, mais il ne fut pas, comme on l'a vu, le premier naturaliste à s'émerveiller des différents modes d'expression de la nature. En 1809, lorsque naquit Darwin, Lamarck était déjà à la fois célèbre et haï pour avoir défendu l'idée que la vie avait évolué au cours d'une très longue histoire. Lorsque, finalement, à l'âge de 50 ans, Darwin présenta sa propre théorie de l'évolution, celle-ci ne pouvait déjà plus être si facilement écartée. Il avait en effet construit un solide édifice, fait d'un certain nombre de certitudes, en faveur de l'évolution et, comme nous le montrerons, fondé sur un large faisceau d'arguments convergents. Comme tout scientifique, Darwin, s'est parfois trompé, mais les erreurs qu'il a commises sont toutes mineures eu égard à la force de l'idée centrale. La théorie de l'évolution est maintenant mature et s'est considérablement épaissie avec le temps. C'est ainsi que fonctionne la science et cela ne diminue rien l'apport considérable de Darwin, lequel restera pour toujours l'un des scientifiques les plus marquants de l'histoire.

Darwin était un homme insatiable. Lors d'un voyage au pays de Galles, il s'amusa à étudier les formations géologiques de la région. Il dévorait toutes les relations de voyages des grands naturalistes dans les pays tropicaux. En 1831, il eut la possibilité d'effectuer lui-même un grand voyage.

Darwin fut en effet invité à prendre place sur un petit bateau britannique, le *HMS Beagle*, qui allait faire le tour du monde.

Vous avez découvert son périple en visionnant le film intitulé : « *Le grand voyage de Charles Darwin* », le film événement sur la théorie de l'évolution.

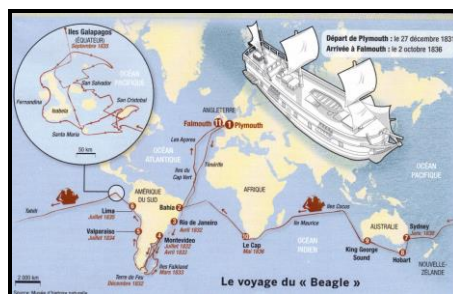


Figure 2: *Le voyage du Beagle*

Les pinsons des Galapagos, étudiés durant son voyage aidèrent Darwin à conclure que toutes les formes de vie avaient évolué, seuls l'évolution et le fait que tous les êtres vivants ont un ancêtre commun peuvent en effet expliquer les différents aspects de la vie actuelle.



Quand et comment la vie évolue-t-elle, mystère : Darwin lui-même rejetait les mécanismes proposés par les anciens naturalistes comme Lamarck. Le savant anglais pensait à un mécanisme beaucoup plus simple, basé sur la variation et la sélection.

Le darwinisme a deux grands volets. D'une part, il fonde l'unité et la diversité du vivant sur l'évolution (ascendance commune). D'autre part, il explique l'évolution par **la sélection naturelle**.

Pour Darwin, tous les organismes descendaient d'un prototype inconnu qui avait vécu dans un passé très lointain. En se répandant dans les divers habitats au fil des millions d'années, les descendants de cet organisme primordial accumulèrent les modifications, ou adaptations, qui les rendirent aptes à des modes de vie particuliers.

La théorie darwinienne repose sur des constats ou propositions :

- Chaque espèce est une collection d'individus présentant de petites différences plus ou moins favorables : **les variations individuelles** ;
- Les **variations** sont en grande partie **héréditaires** ;
- Les **ressources naturelles** sont **limitées** ;
- Une fertilité élevée pour des ressources du milieu limitées entraîne une **lutte pour la vie** ;
- Les individus les plus doués survivent au détriment de ceux qui le sont moins : c'est la **sélection naturelle** ; de même, au moment de la reproduction, certains individus (plus beaux, plus forts) ont plus de chance de se reproduire : c'est la **sélection sexuelle**.

Exemple de la girafe :

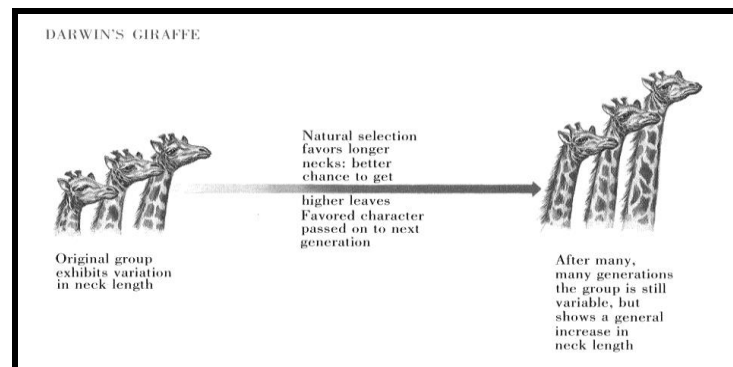


Figure 3 : l'évolution de la girafe selon Darwin

Au sein d'une population de girafes, le cou présente des variations de longueur. Quand les feuillages se font rares ou clairsemés (période de sécheresse), les individus aux cous les plus longs peuvent atteindre les feuilles inaccessible aux autres et ont donc plus de chance de survivre et de transmettre leur caractère.

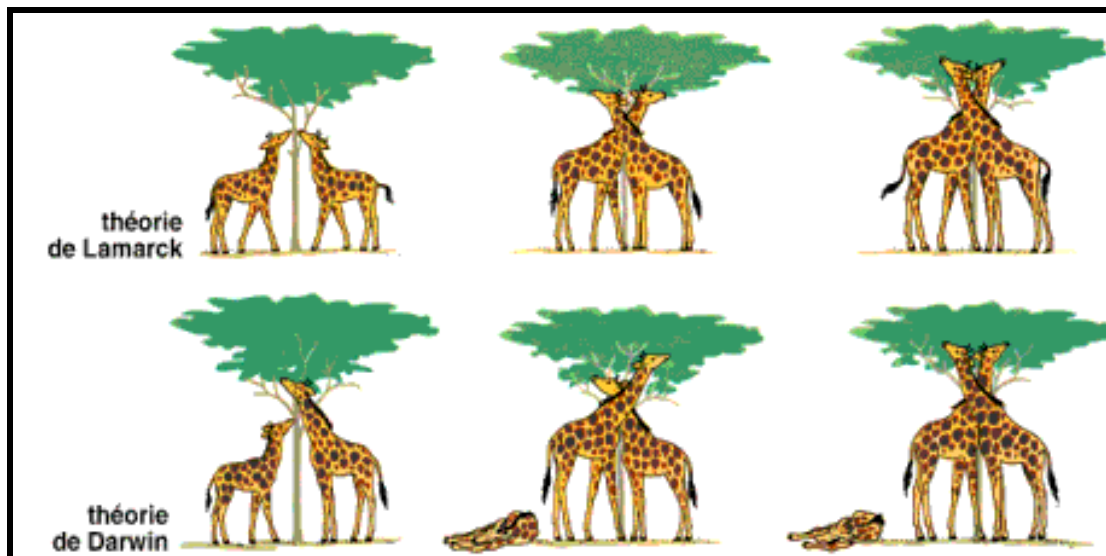


Figure 4 : Comparaison théorie de Lamarck et de Darwin sur l'évolution du cou de la girafe.

Darwin passa des années à établir méticuleusement les bases de sa théorie. Il souhaitait en effet répondre à chacune des objections que pouvait lui opposer un esprit critique, sachant bien la contestation féroce soulevée à cette époque par la simple idée d'évolution. Finalement il se décida à publier ses idées en 1859 après avoir reçu une lettre d'Indonésie. La lettre provenait d'un autre naturaliste anglais, Alfred Russel **Wallace**. Wallace, plus jeune que Darwin, avait déjà passablement vécu lorsque Darwin revint de son voyage autour du monde. Il avait en effet passé plusieurs années dans les jungles du Sud-Est asiatique, récoltant des plantes et capturant des animaux qu'il vendait aux musées et aux riches collectionneurs européens. Wallace gardait aussi très soigneusement tous les témoignages de la diversité de la vie qu'il recueillait, et, sur la base de ses observations, il pensait, lui aussi, que la vie évoluait. Il en vint à proposer un mécanisme pour l'évolution très semblable à l'idée de Darwin sur l'évolution naturelle.

Wallace écrivit à Darwin pour lui présenter ses nouvelles idées en lui demandant de bien vouloir les faire connaître à la Société linnéenne, alors l'une des plus importantes sociétés scientifiques d'Angleterre.

Si Wallace était le premier à publier, Darwin savait que tout son travail pourrait bien passer au second plan. Darwin savait aussi qu'il avait beaucoup plus approfondi ses propres arguments que Wallace. Sur les conseils de Lyell entre autres, Darwin décida de contourner le problème devant la Société linnéenne et, en juillet 1858, les échanges épistolaires des deux protagonistes furent lus lors d'une réunion, puis publiés dans la revue scientifique tenue par ladite Société.

Curieusement, aucun des deux communications, pas plus que les articles, ne firent vraiment grande impression. C'est seulement lorsque Darwin écrivit son livre sur la théorie de l'évolution et le publia en 1859 que le monde prit véritablement compte de cette découverte.

L'Origine des espèces au moyen de la sélection naturelle fut immédiatement un immense succès à la fois dans les sphères scientifiques et auprès du grand public. Les scientifiques ayant embrassé le « darwinisme » s'engagèrent alors dans des débats houleux avec ceux qui rejetaient la théorie. Darwin lui-même ne prit pas part au combat. Pendant tout ce temps, il continua à travailler calmement et patiemment chez lui. Il continua ses expériences pour tester sa théorie, étudiant chaque chose avec précision depuis les orchidées jusqu'au vers de terre.

Pendant cette même période, Darwin développa un réseau planétaire de contacts susceptibles de lui fournir des informations sur le monde naturel dans les endroits les plus reculés. Il continua à écrire d'autres livres sur l'évolution et sur d'autres aspects de la nature, y incluant la nature humaine.

2.3 La théorie synthétique de l'évolution

Avec *De l'Origine des Espèces*, Darwin a convaincu la plupart des biologistes que les espèces résultent de l'évolution, mais il n'a pas réussi à leur faire accepter que la sélection naturelle en soit le mécanisme. Il lui manquait pour cela une théorie de la génétique qui aurait rendu compte des variations dues au hasard tout en expliquant la précision avec laquelle les caractères des parents sont transmis à leur progéniture. En effet, la théorie de la sélection naturelle reposait sur deux affirmations en apparence paradoxale : les descendants ressemblent aux parents, mais ils ne leur sont pas identiques. Darwin avait observé cette bizarrerie de l'hérédité, mais il ne pouvait l'expliquer.

Un siècle et demi après Darwin, les biologistes ont maintenant définitivement établi que la sélection naturelle est bien une force qui existe dans la nature, mais Darwin lui-même soulignait que la sélection naturelle ne résumait pas à elle seule la totalité de l'évolution. Aujourd'hui, les biologistes reconnaissent qu'une partie importante de notre matériel génétique a été modifiée par un certain nombre de coups du hasard regroupés sous la bannière de « dérive génétique ». Beaucoup d'espèces animales ont été également façonnées par une forme spéciale de sélection, appelée « sélection sexuelle » par Darwin. Dans plusieurs espèces, les femelles sont attirées par des mâles possédant certains atours comme des plumes éclatantes ou d'énormes pinces. Ces traits distinctifs et attrayants n'aident pas les mâles à survivre et même, dans certains cas, ils peuvent les rendre plus vulnérables aux prédateurs.

La sélection naturelle et la sélection sexuelle sont des réalités qui peuvent être observées dans des organismes vivants, mais cela ne signifie pas que Darwin savait tout sur l'évolution en 1859. L'héritabilité des traits était essentielle dans sa théorie alors que l'on ne connaissait pas à l'époque les bases moléculaires de l'hérédité. Plusieurs découvertes scientifiques vinrent donc étoffer sa théorie au fil des années qui suivirent.

- ✓ **Gregor Mendel** (1822-1884), par ses travaux sur les pois, découvre que les caractères sont transmis de génération en génération selon des principes mathématiques simples. En faisant l'hypothèse qu'un gène devait être présent ou absent pour produire un effet héréditaire, Mendel supposait que l'apparition d'une nouvelle fonction devait se faire d'un seul coup et non pas graduellement comme Darwin l'imaginait. Cependant, la publication de *Recherche sur les hybrides végétaux*, en 1866, ses travaux sombrèrent dans l'oubli.
- ✓ Le biologiste allemand **August Weismann** (1834-1914) reprend les idées de Darwin (sélection naturelle, compétition) tout en rejetant l'idée de l'hérédité des caractères acquis. Il émet l'hypothèse que seules les cellules sexuelles sont responsables de l'hérédité, alors que le

reste de l'organisme n'est qu'une structure qui doit disparaître avec la mort de l'individu. Il prouve sa théorie en coupant la queue de 22 générations de souris pour constater que cette mutilation n'a aucun caractère héréditaire. Grâce aux idées de Weismann, nous distinguons aujourd'hui deux ensembles de caractères chez l'individu : le génotype, qui caractérise l'ensemble de son matériel génétique, et le phénotype qui caractérise l'apparence de l'individu. Son expérience contredisait donc la loi du non-usage et celle de l'hérédité des caractères acquis de Lamarck.

- ✓ **Hugo De Vries** (1848-1935) redécouvre vers 1900 le travail de Mendel et lui attribue le mérite de la découverte des lois de l'hérédité. Il confirma expérimentalement la théorie de Mendel, en observant des mutations (théorie du mutationnisme) brusques sur des plantes mises en culture.

Dans les années 1920, la génétique s'intéressa aux mutations et, pour remplacer la théorie de la sélection naturelle, une hypothèse en vogue soutenait que l'évolution résultait de mutations modifiant radicalement et soudainement le phénotype. Cette notion de « sauts » s'opposait diamétralement à la vision darwinienne d'une évolution graduelle due à l'action de la sélection sur des variations continues.

La théorie évolutionniste fit un pas en avant avec la naissance de la **génétique des populations**, qui révélait l'étendue de la variation génétique au sein des populations et reconnaissait l'importance des caractères quantitatifs. En prenant son essor, dans les années 1930, la génétique des populations réconcilia le mendélisme et le darwinisme, et elle mit au jour les fondements génétiques de la variation et de la sélection naturelle.

Entre 1950 et 1960, par coïncidence, se retrouvèrent à Harvard trois biologistes célèbres : le généticien **Theodosius Dobzhansky** (1900-1975), le systématien **Ernst Mayr** (1904-2005) et le paléontologiste **George G. Simpson** (1902-1984). La confrontation de leurs idées amena une convergence importante vis-à-vis des théories de l'évolution, et donna ce que l'on appela la "**théorie synthétique de l'évolution**", qui a adapté la théorie de Darwin à la lumière des découvertes faites depuis. La génétique nous renseigne sur les sources de nouveauté au niveau du génome. La biologie du développement renseigne sur l'établissement des plans d'organisation. Tout ceci nous permet de mieux comprendre cette biodiversité dont la structuration n'est pas que spatiale, mais spatio-temporelle.

La **théorie synthétique**, avec son principe de **mutation-sélection**, est devenue la position dominante, adoptée officiellement par la communauté scientifique internationale. Elle peut être résumée par trois idées essentielles :

1. L'évolution est le fruit d'une modification progressive et continue des êtres vivants au cours des générations ;
2. La reproduction implique une hérédité : le matériel héréditaire (les gènes) subit, au niveau moléculaire, des modifications par mutations, aboutissant ainsi à une grande diversité ;
3. Le mécanisme central est la sélection naturelle qui opère au niveau des populations en sélectionnant les individus les mieux adaptés à leur environnement.

2.4 Créationnisme et dessein intelligent

Le créationnisme, au sens large, est la thèse selon laquelle la Terre, et par extension l'Univers, a été créée par un être supérieur, c'est-à-dire un Dieu. Il constitue une croyance des trois principales religions monothéistes du monde actuel (judaïsme, christianisme et islam).

Certains courants créationnistes vont jusqu'à la négation de toute théorie de l'évolution, et le débat est intense dans certaines régions du monde, notamment aux Etats-Unis. Si en Europe, les programmes

scolaires enseignent l'évolution comme une théorie scientifique reconnue, certains mouvements aux Etats-Unis militent pour l'interdiction de l'enseignement de la théorie de l'évolution.

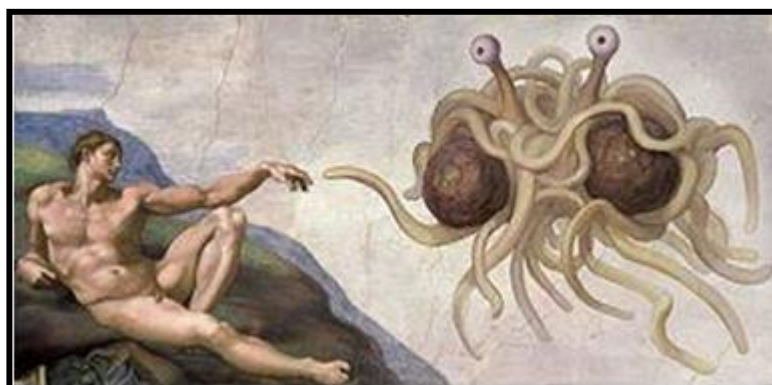
Depuis la fin du XXe siècle, le créationnisme littéraliste est délaissé en faveur du Dessen intelligent (Intelligent Design). Cette nouvelle théorie tente de présenter ses arguments de manière plus « scientifique », en enlevant la notion de Dieu de leur vocabulaire. Voici quelques idées de cette nouvelle théorie :

- L'évolution est guidée par un être supérieur, il y a un dessein intelligent dans l'univers.
- La vie humaine est trop complexe pour être le fruit du hasard.
- La théorie de l'évolution est trop simple pour expliquer la complexité de la vie. La meilleure hypothèse alternative est qu'une intelligence supérieure, extraterrestre ou divine, l'a organisée.
- Il y a tellement de belles choses dans la nature que c'est forcément une force intelligente qui dirige tout cela.

L'institut de recherche Pew aux Etats-Unis a réalisé en juillet 2005 un sondage montrant que 64% des Américains étaient favorables à l'enseignement du dessein intelligent en plus de la théorie de l'évolution et que 38% ne voulaient pas que la théorie de l'évolution soit enseignée dans les écoles publiques. Un autre sondage mené fin 2007 par le journal des sociétés de biologie américaines affirme que si 61% des Américains sont d'accord avec le concept d'évolution, 29% des sondés estiment que la vie a été créée sous sa forme actuelle.

Si la théorie du Dessen Intelligent prend sa source majoritairement dans les milieux protestants fondamentalistes d'Amérique du Nord, le créationnisme musulman existe également. Harun Yahya (pseudonyme d'Adnan Oktar) est un auteur turc très actif depuis les années 1980 ayant publié un « Atlas de la Création » qu'il a tenté de distribuer aux établissements scolaires français en 2007.

En réaction au courant du Dessen Intelligent est né en 2005 le courant du Pastafarisme, une parodie de religion dont la divinité est le Monstre en spaghetti volant (Flying Spaghetti Monster), qui aurait créé l'univers « après avoir beaucoup bu » (ce qui expliquerait les imperfections du monde). Son créateur, Bobby Henderson, a milité pour que sa théorie soit enseignée dans les écoles publiques du Kansas, à l'égal du dessein intelligent et de l'évolution.



3 INDICES DE L'ÉVOLUTION

La théorie de l'évolution ne peut être prouvée directement, expérimentalement, parce qu'elle a trait au passé et que celui-ci ne peut être rejoué. Une preuve est scientifique lorsque les résultats d'une expérience sont reproductibles. Dans le cas de l'évolution, on ne peut refaire l'expérience, et même si c'était le cas, le hasard rendrait les résultats différents, même avec les mêmes conditions de départ.

Cependant, de nombreux indices (ou « preuves ») plaident en faveur de l'évolution, Ils sont tirés de l'étude comparative des êtres actuels des points de vue macroscopiques et microscopiques.

3.1 La filiation commune

L'une des plus grandes réussites de Charles Darwin fut de montrer que toutes les espèces vivantes, hommes compris, sont reliées les unes aux autres comme des cousins sur un arbre généalogique. Pour sa démonstration, il utilisa les différents modèles d'organes présents dans la nature et dont les similitudes avaient si souvent intrigué les naturalistes.

Au milieu du XIX^e siècle, les anatomistes sont devenus conscients du fait que, derrière la diversité de la vie, il y a des grands thèmes communs. Regardons un peu, par exemple, les nageoires du phoque, les ailes de la chauve-souris et nos propres bras (*figure 5*).

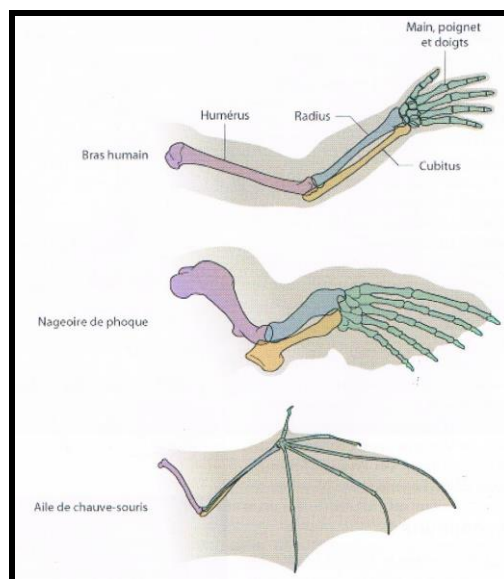


Figure 5 : Les chauves-souris, les humains et les phoques ont des membres semblables qu'ils utilisent pour des fonctions différentes. Les os d'une espèce correspondent aux os d'une autre. Pour Darwin cette similarité est un signe d'une ascendance commune.

Le phoque utilise ses membres pour nager dans l'océan, la chauve-souris s'en sert pour voler dans les airs, nous utilisons nos bras pour cuisiner, coudre, écrire, faire de la chirurgie ou conduire une voiture. Ces appendices ont donc des fonctions très différentes, mais ils ont physiologiquement de grandes similitudes. Les os, par exemple, sont arrangés de la manière. Un os long (l'humérus) s'étend depuis l'épaule. A son extrémité, il rencontre deux os fins et parallèles (le radius et le cubitus) et les deux os se recourbent pour former le coude. Aux extrémités du radius et du cubitus se trouve un paquet de petits os formant le poignet. Le même groupe d'os se retrouve dans les « poignets » de chaque espèce. Dans le prolongement du poignet se trouvent cinq doigts. Bien évidemment, chaque os donné d'une

espèce est différent de son correspondant dans une autre espèce. L'humérus du phoque est court et épais, alors que celui de la chauve-souris ressemblerait plus aux baguettes d'un restaurant chinois. Néanmoins ces différences n'enlèvent rien au fait que l'organisation de ces membres est très similaire. Les naturalistes appellent cela des « **homologies** ».

Qu'est ce qui peut bien rendre compte d'un tel mélange de ressemblances et de différences ?

Au XIX^e siècle, certains anatomistes pensaient que chaque espèce avait été créée selon une sorte d'« archétype », c'est-à-dire selon un plan de base autour duquel s'ajoutaient quelques variations. Darwin préférait une explication à la fois plus simple et moins transcendante : les phoques, les chauves-souris, les hommes partageaient un même ancêtre et celui-ci avait des membres avec des poignets et des doigts. Cet ancêtre avait eu des descendants formant plusieurs lignées. Dans chacune d'elle, les membres ont évolué mais l'héritage sous-jacent de cet ancêtre commun a survécu.

La grande idée de Darwin, *la descendance avec modifications*, fut renforcée par le fait que de nombreuses homologies étaient retrouvées ensemble dans les mêmes groupes d'espèces. Les chauves-souris, les phoques et les humains, par exemple, n'ont pas que des membres en commun. Ils ont également un système pileux et, pour chacune de ces espèces, les femelles produisent du lait pour nourrir leur progéniture. Les taxonomistes utilisent ces traits communs pour classer les humains, les chauves-souris et les phoques dans une même catégorie, celle des mammifères.

Darwin alléguait que ce classement des espèces grâce à leurs points communs était seulement rendu possible par l'existence d'un même ancêtre. Alors que chaque espèce peut développer ses propres caractéristiques, nombre de traits sont issus d'un même ancêtre et cet ancêtre a lui aussi un ancêtre en commun avec une autre espèce. Par exemple, les humains partagent certaines homologies avec les poissons : nous avons en commun des yeux avec le même système optique constitué d'une lentille, d'une rétine et d'un nerf. En outre, nous avons un crâne, un foie et plusieurs autres organes en commun.

Bien entendu, parmi les mammifères, les espèces diffèrent en bien des points. Les vertébrés terrestres ont tous des poumons. C'est aussi le cas des vertébrés qui sont retournés à l'océan, comme les baleines et les phoques. Plusieurs poissons respirent avec l'équivalent des poumons, mais ils ont aussi des branchies qui leur permettent d'extraire l'oxygène en solution dans l'eau. Les vertébrés terrestres n'ont jamais de branchies.

Darwin jugea que toutes ces différences n'étaient pas aussi essentielles qu'on pouvait le penser. Dans certains cas, en effet, les homologies n'étaient apparentes qu'à l'état embryonnaire, pas à l'état adulte. Au stade embryonnaire, on trouve chez les poissons comme chez les vertébrés terrestres les mêmes séries d'arches à proximité de la tête. Chez les poissons, ces arches deviennent les branchies. Chez les vertébrés terrestres, comme les humains, elles contribueront à former un certain nombre de structure dans la tête et dans le cou, comme la mâchoire inférieure. L'embryon humain développe d'abord des vaisseaux sanguins selon un schéma comparable à celui des branchies du poisson, ce n'est que plus tard que ces vaisseaux seront modifiés (*figure 6*). Darwin pensait que ces arches étaient analogues et provenaient d'un ancêtre commun. Chez nos ancêtres, les arches qui ont donné naissance aux branchies ont ensuite évolué pour occuper une nouvelle fonction à l'état adulte.

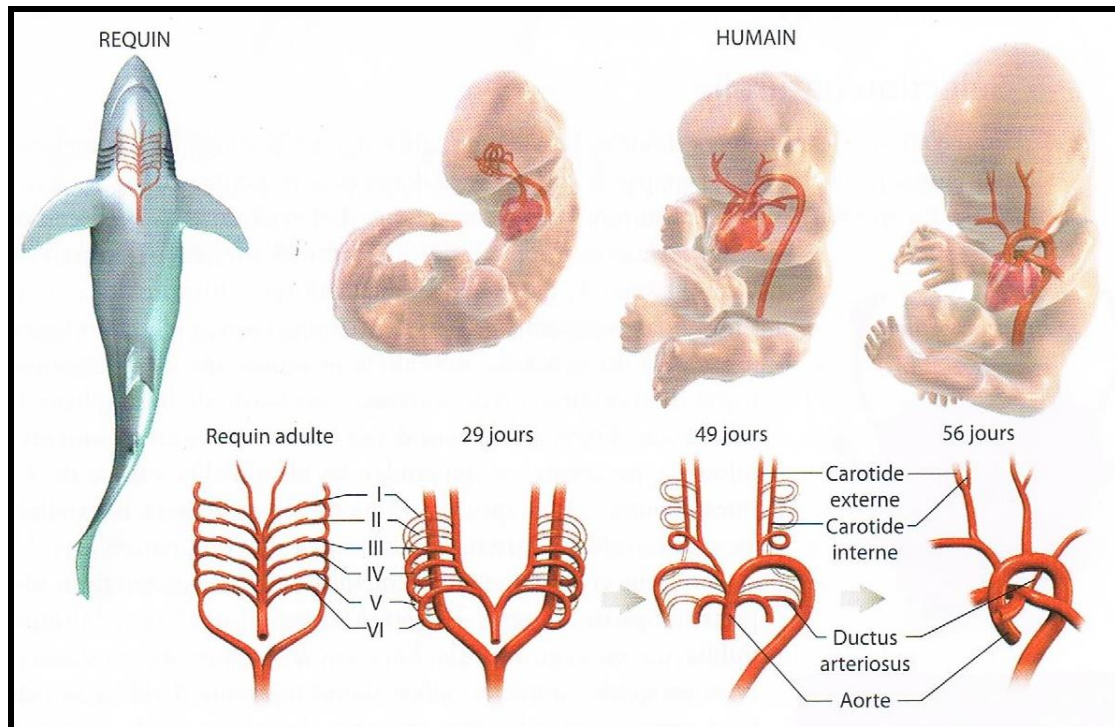


Figure 6 : Les poissons ont des séries de vaisseaux sanguins interconnectés pour absorber l'oxygène dans leurs branchies. Les vaisseaux sanguins des embryons humains (à 29 jours) croissent de la même manière, mais, plus tard, ils seront modifiés de façon à absorber l'oxygène à travers leurs poumons

3.2 Sélection naturelle

Pour Darwin, les différents modèles biologiques, ainsi que les homologues, les registres fossiles et autres peuvent s'expliquer par le fait que ces données sont héritées d'un ancêtre commun, en d'autres termes par l'évolution. Pour tenir compte de l'évolution, les prédécesseurs de Darwin faisaient appel à des mécanismes mystérieux agissant à long terme. Lamarck, par exemple, affirmait que l'histoire de la vie suivait une tendance générale vers des formes plus élevées. Plusieurs biologistes allemands du début du XIX^e siècle pensaient que la vie évoluait à la façon d'un embryon dans l'utérus, c'est-à-dire de la simplicité vers la complexité. Darwin, lui, considérait un tout nouveau mécanisme pour piloter ce processus ; ce qui rendait les idées de Darwin ou de Wallace intéressantes, c'était qu'elles n'étaient pas seulement naturelles mais aussi observables. Darwin appelait cela « **sélection naturelle** ».

Darwin et Wallace puisaient tous les deux leur inspiration chez un prêtre anglais, Thomas Robert Malthus. En 1798, Malthus avait publié un ouvrage intitulé *Essai sur le principe de population*, une mise en garde contre les effets d'une politique d'aide à la pauvreté fatalement vouée à l'échec parce que la croissance de sa population dépassait toujours les capacités d'une nation à produire suffisamment de nourriture. Un pays peut facilement doubler de population en quelques dizaines d'années, mais sa production alimentaire ne peut croître aussi vite. Il en résulte famine et misère pour tout le monde ou presque. Malthus pensait que seuls les individus capables de s'adapter aux besoins de la société pour produire un travail utile seraient aptes à survivre et à se reproduire.

Lorsque Darwin et Wallace prirent connaissance des œuvres de Malthus, ils réalisèrent tous deux qu'animaux et plantes devaient subir ce même genre de pression. Il ne faut que quelques semaines à l'œuf de mouche pour atteindre sa maturité, cela signifie que l'espèce peut se développer beaucoup plus rapidement que la nôtre. Heureusement, le monde n'est pas enseveli sous une épaisse couche de mouches car aucune espèce n'utilise totalement son potentiel reproductif. De nombreux individus meurent avant l'âge adulte. Les mouches sont vulnérables à la sécheresse et aux hivers froids ainsi qu'à bien d'autres agressions environnementales, et leurs ressources alimentaires ne sont pas infinies. Chaque individu est en compétition pour les ressources limitées nécessaires à sa survie, bien que cela soit parfaitement inconscient.

La survie et la reproduction n'ont pas lieu seulement par chance. Si un animal ou une plante possède une caractéristique qui l'aide à mieux se développer dans son environnement, il peut laisser plus de descendants derrière lui que les autres individus de son espèce. Ces traits se répandront alors de génération en génération (figure 7).

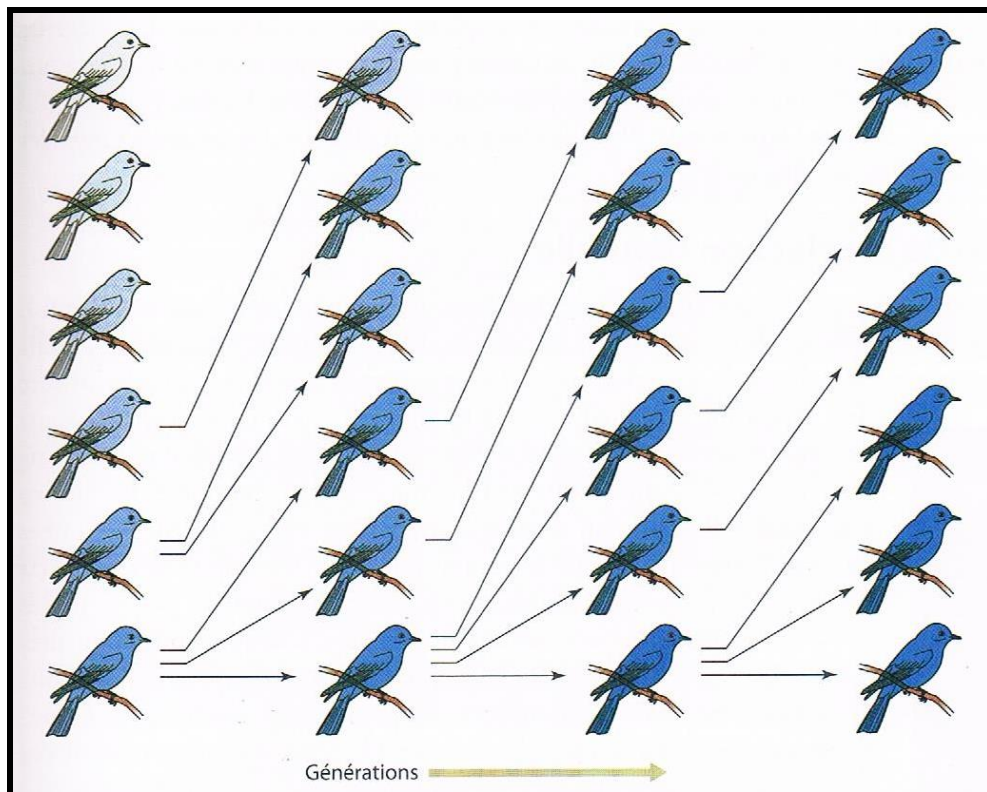


Figure 7 : La sélection naturelle survient parce que, dans une espèce, certains individus sont mieux adaptés à leur environnement que d'autres. Du fait qu'ils vivent plus longtemps, ils ont une descendance plus importante. Leurs traits deviennent de plus en plus communs au fur et à mesure des générations. Dans ce diagramme, les oiseaux sombres sont mieux adaptés parce que leurs prédateurs les voient moins bien que les oiseaux clairs.

Pendant que Darwin se débattait avec sa théorie, il passait beaucoup de temps avec des éleveurs de pigeons pour apprendre leurs méthodes de sélection. Afin de produire de nouvelles variétés, par exemple des pigeons avec de grandes plumes ébouriffées autour du cou ou des pigeons avec un plumage blanc brillant, les éleveurs sélectionnent à chaque génération quelques oiseaux possédant les traits désirés et, de génération en génération, la maque devient de plus en plus prononcée.

Darwin voyait dans ce procédé une analogie avec ce qui survient dans la nature. Les éleveurs de pigeon sélectionnent artificiellement certains animaux pour la reproduction. La nature, pour sa part, sélectionne les individus les plus aptes à survivre dans les conditions locales. Pourvu qu'il y ait assez de temps, disaient Darwin et Wallace, la sélection naturelle peut fabriquer de nouvelles parties du corps comme les ailes ou les yeux.

3.3 Au-delà de la sélection naturelle

Un siècle et demi après Darwin, les biologistes ont maintenant définitivement établi que la sélection naturelle est bien une force qui existe dans la nature, mais Darwin lui-même soulignait que la sélection naturelle ne résumait pas à elle seule la totalité de l'évolution. Aujourd'hui, les biologistes reconnaissent qu'une partie importante de notre matériel génétique a été modifiée par un certain nombre de coups du hasard regroupés sous la bannière de « dérive génétique ». Beaucoup d'espèces

animales ont été également façonnées par une forme spéciale de sélection, appelée « sélection sexuelle » par Darwin. Dans plusieurs espèces, les femelles sont attirées par des mâles possédant certains atours comme des plumes éclatantes ou d'énormes pinces. Ces traits distinctifs et attrayants n'aident pas les mâles à survivre et même, dans certains cas, ils peuvent les rendre plus vulnérables aux prédateurs.

Il y a donc 150 ans que l'Evolution des espèces a été publié et, à cette époque, l'ouvrage avait déjà été vigoureusement défendu. La sélection naturelle et la sélection sexuelle sont des réalités qui peuvent être observées dans des organismes vivants, mais cela ne signifie pas que Darwin savait tout sur l'évolution en 1859. L'héritabilité des traits était essentielle dans sa théorie alors que l'on ne connaissait pas à l'époque les bases moléculaires de l'hérédité. Darwin pensait qu'il existait des espèces fossiles de transition, comme les baleines à pattes, ces espèces existent mais il a fallu beaucoup de temps avant qu'on ne les découvrit.

4 L'ARBRE DE LA VIE

Les **relations évolutionnistes** d'un groupe d'organismes sont des **relations phylogénétiques**. Darwin avait imaginé les phylogénies comme étant les branches d'un arbre. Lorsqu'une espèce se divise en de nouvelles lignées, ses descendants héritent de ses traits. Dans chaque lignée, ces traits peuvent évoluer, puis les lignées se divisent à leur tour. Si vous isolez au hasard trois des espèces descendantes, deux seront plus proches l'une de l'autre que la troisième. Ces relations proches se reflètent dans les traits que les deux espèces ont en commun et qu'elles ne partagent pas avec la troisième. Les traits partagés sont issus d'un ancêtre commun plus récent que l'ancêtre commun des trois espèces.

Les chercheurs émettent des hypothèses concernant les relations entre espèces en comparant leurs traits, puis ils peuvent ensuite tester ces hypothèses en analysant plus de traits ou plus d'espèces. La *figure 8* ci-dessous est une simple illustration de ce procédé et compare six espèces d'animaux : un poisson rouge, une grenouille, un iguane, un pigeon, un chat et un homme.

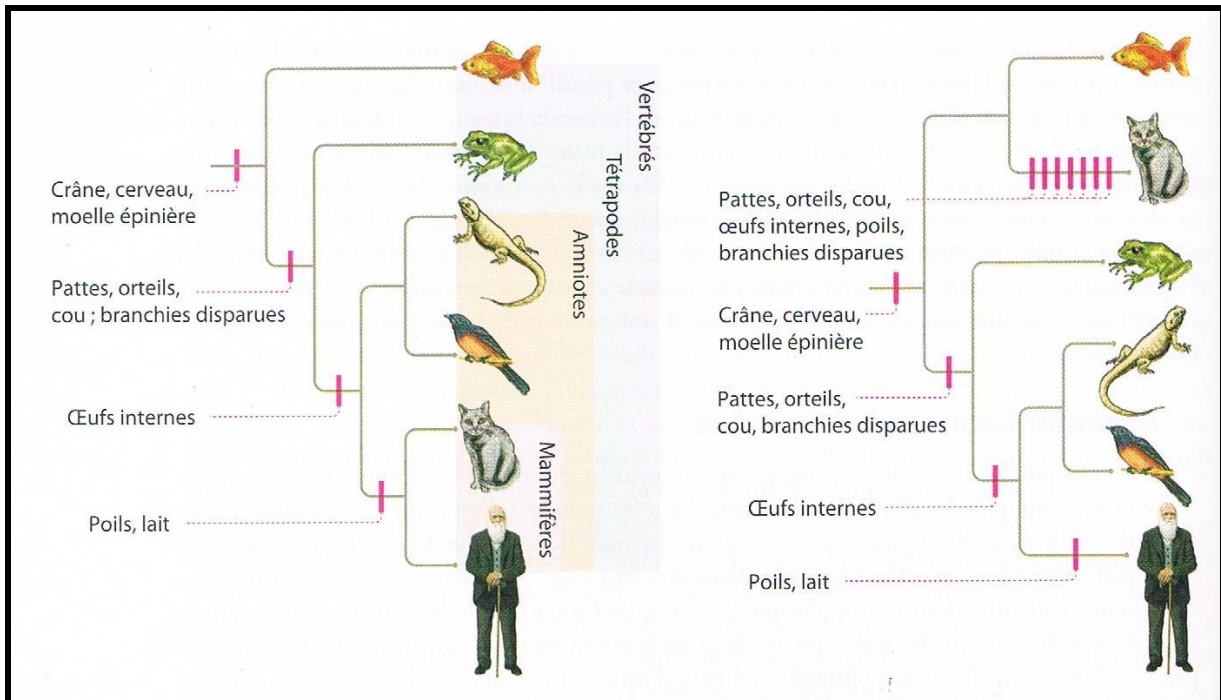


Figure 8 : A gauche : cet arbre représente l'hypothèse la plus plausible, hypothèse selon laquelle ces six espèces de vertébrés ont évolué à partir d'un ancêtre commun. Les barres verticales (roses) montrent quand les ancêtres de certaines de ces espèces ont acquis pour la première fois une caractéristique commune. Les biologistes utilisent ces traits partagés pour identifier les groupes apparentés comme les mammifères. Bien que l'arbre de cette figure ne comprenne que quelques-unes des caractéristiques trouvées chez les vertébrés, ce type d'arbre a été confirmé par l'étude d'autres traits morphologiques. A droite : des biologistes ont testé d'autres alternatives concernant l'arbre évolutionniste pour confirmer ces vues. Si les chats avaient été plus proches des poissons rouges que des humains, par exemple, il aurait fallu qu'ils développent indépendamment de nombreuses caractéristiques.

Les six espèces ont en commun de nombreux traits qui n'existent pas dans d'autres espèces. Par exemple, ils ont tous un crâne constitué par un tissu particulier, l'os. Ils ont une colonne vertébrale faite de petits os, les vertèbres. Vous ne trouvez ni crâne ni vertèbres chez la palourde ou chez la méduse. Cette morphologie suggère que ces six espèces ont un ancêtre commun qui avait déjà un crâne et une colonne vertébrale. Cela suggère également que ces traits ont évolué à partir d'un ancêtre commun qui lui-même est issu d'autres animaux n'ayant ni crâne, ni colonne vertébrale.

Certaines de ces espèces partagent des traits qui sont absents chez d'autres. Seuls les chats et les humains ont des poils, par exemple. Dans la *figure 8*, les espèces sont regroupées d'après le seul trait qu'elles ont en commun.

Ce type de diagramme s'appelle un « cladogramme ». En comparant les traits de différences espèces, les chercheurs ont pu bâtir une hypothèse sur leurs relations possibles et comment elles peuvent avoir les mêmes traits en commun. Le cladogramme de gauche de la *figure 8* n'est pas la seule hypothèse pouvant expliquer les relations existantes entre les six « animaux ». Il existe des alternatives. Peut-être, par exemple, les chats sont-ils plus proches des poissons rouges que des humains et peut-être ont-ils acquis des poils d'une manière différentes de celle utilisée par les humains.

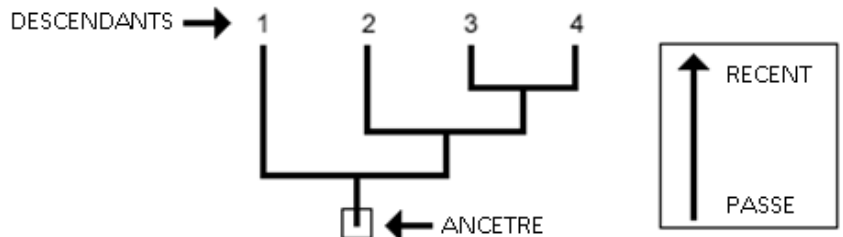
Pour tester cette hypothèse, les chercheurs doivent trouver de nouveaux traits et compléter ainsi les éléments de la comparaison. Les poils ne sont pas le seul trait qui soit trouvé chez les chats et chez les humains et qui sont absent dans les quatre autres espèces. Les chats et les humains ont aussi des mamelles et peuvent fabriquer du lait, par exemple, alors que les autres n'en ont pas. A l'état d'embryon, les chats et les hommes développent un placenta pour pouvoir se nourrir à partir de leur mère. Si les chats étaient très proches des poissons rouges, il faudrait imaginer qu'une très longue liste d'autres caractères ait pu évoluer indépendamment deux fois. Les chats partagent également certains traits avec les oiseaux, les tortues et les grenouilles, mais pas avec les poissons rouges. Par exemple, ils vivent sur la terre ferme, ont des pattes avec des doigts et un cou. Les poissons rouges, au contraire, ne possèdent ni cou, ni pattes, ni doigts. Les poissons rouges ont des branchies et pas de poumons. Donc, si les chats étaient voisins des poissons rouges, il faudrait à nouveau admettre que tous ces traits aient pu évoluer indépendamment.

Les chercheurs peuvent aussi tester les hypothèses phylogénétiques en comparant un plus grand nombre d'espèces. Si vous ajoutez la truite à l'arbre de la *figure 8*, le cladogramme le plus simple donnerait à la truite et au poisson rouge un même ancêtre. Les autres relations figurant sur ce cladogramme resteraient inchangées. Un autre moyen de tester une hypothèse phylogénétique consiste à utiliser une **approche moléculaire**.

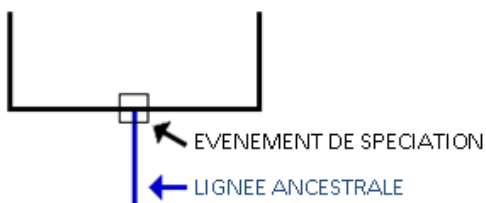
Dans la construction d'arbres, on peut se retrouver devant le choix de plusieurs arbres, plusieurs hypothèses de transformation. On applique alors le **principe de parcimonie** : en choisissant l'arbre le plus économique, le moins coûteux en hypothèses de transformation. Le principe de parcimonie stipule que les innovations évolutives sont rares, donc on admet toujours l'hypothèse qui suppose le moins d'innovations.

4.1 La phylogénie classique

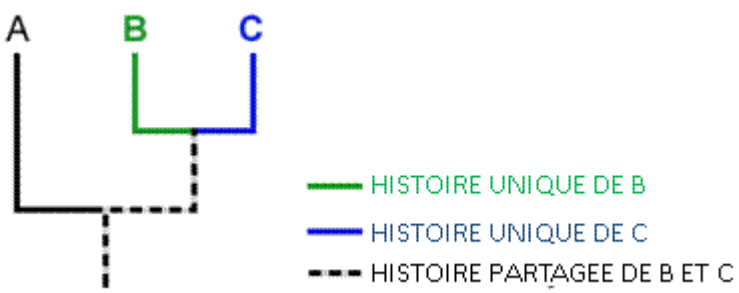
Comprendre une phylogénie n'est pas comme lire un arbre généalogique. La racine de l'arbre représente une lignée ancestrale, et les extrémités des branches représentent les descendants de cet ancêtre. En se déplaçant de la racine aux extrémités, on avance dans le temps.



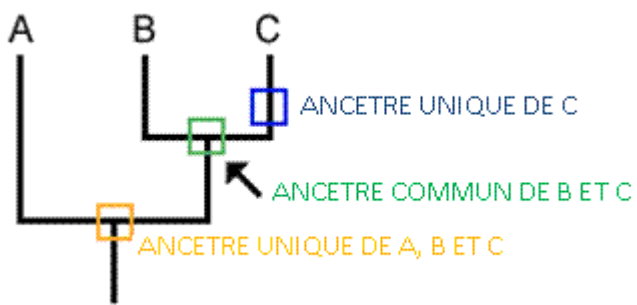
Quand une lignée se sépare (**spéciation**), on le représente par une branche dans une phylogénie. Quand un événement de spéciation se produit, une lignée ancestrale engendre deux ou plusieurs lignées filles.



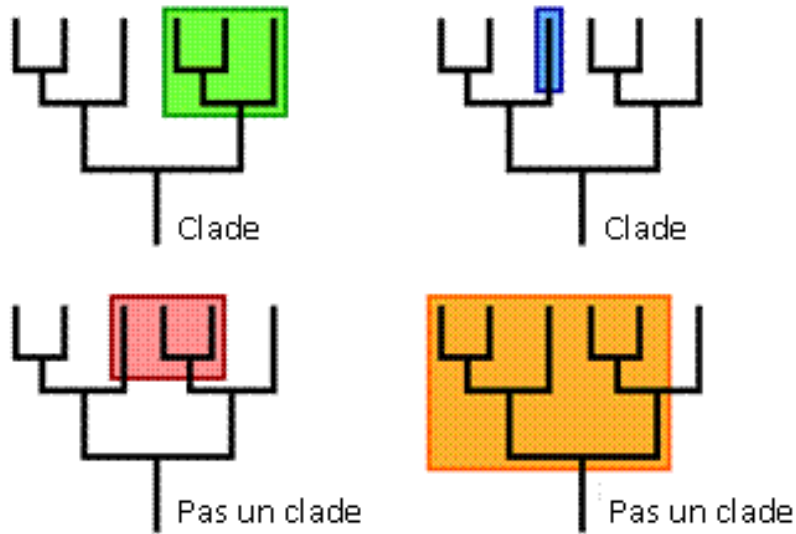
Les phylogénies tracent des dessins d'ancêtres partagés entre les lignées. Chaque lignée a une part de son histoire qui est unique et une part qui est partagée avec d'autres lignées.



De manière similaire, chaque lignée a des ancêtres qui sont uniques à cette lignée et des ancêtres qu'elle partage avec d'autres lignées, des **ancêtres communs**.

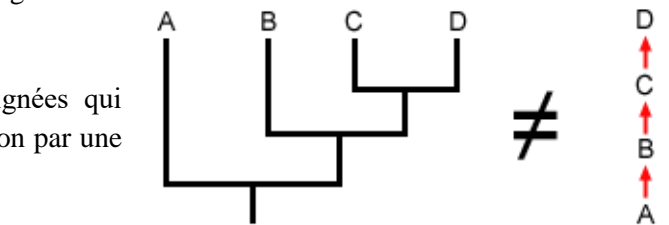


Un clade est un groupe qui inclut un ancêtre commun et tous ses descendants (vivants et éteints). En utilisant une phylogénie, il est facile de dire si un groupe de lignées forme un **clade**. Imaginons de couper une seule branche de la phylogénie. Tous les organismes de cette branche coupée forment un clade.

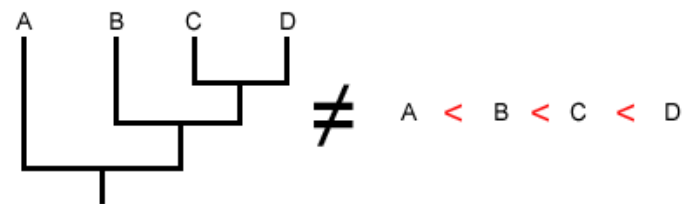


Ainsi, en lisant une phylogénie, il est important de garder en tête trois éléments :

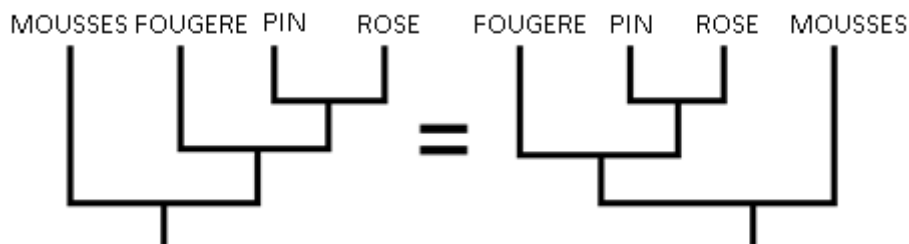
1. L'évolution produit des relations entre les lignées qui peuvent être représentées par des branches et non par une échelle.



2. Ce n'est pas parce que nous avons tendance à lire les phylogénies de gauche à droite qu'il y a une corrélation avec une idée d'avancement.

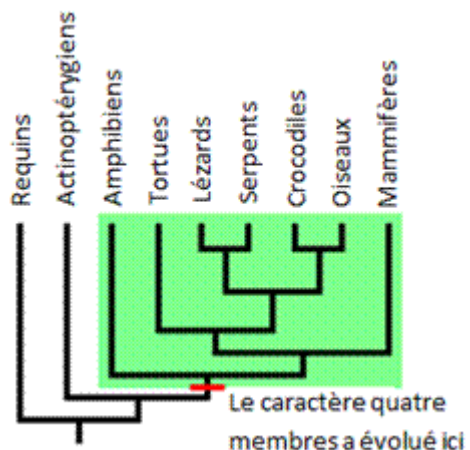


3. Pour tout événement de spéciation sur une phylogénie, le choix de quelle lignée va vers la droite ou vers la gauche est arbitraire. Les deux phylogénies ci-dessous sont équivalentes.



4.1.1 Les caractères dérivés

Le but est de trouver des preuves qui vont nous aider à grouper des organismes dans des clades plus ou moins inclusifs. Spécifiquement, on s'intéresse aux caractères dérivés partagés. Un caractère partagé est un caractère que deux lignées ont en commun et un caractère dérivé est un caractère qui a évolué dans une lignée conduisant



à un clade et qui sépare les membres de ce clade d'autres individus.

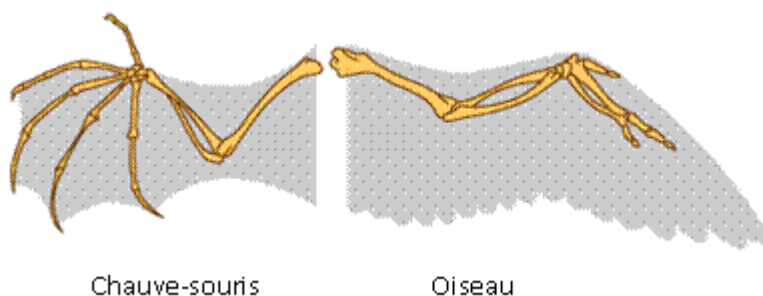
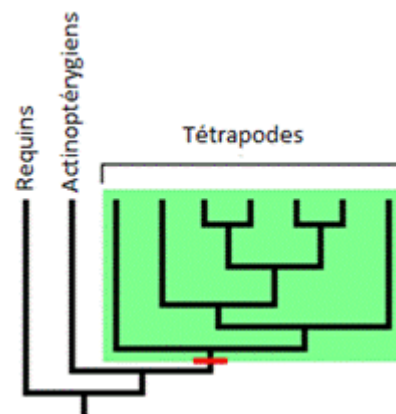
Les caractères dérivés partagés peuvent être utilisés pour grouper les organismes en clades (qui sont dits monophylétiques). Par exemple, les amphibiens, les tortues, les lézards, les serpents, les crocodiles, les oiseaux et les mammifères ont tous, ou ont eu historiquement, 4 membres. Si l'on regarde un serpent actuel, on ne voit pas de membres, mais des fossiles nous montrent que les anciens serpents avaient des membres et que certains serpents modernes ont encore des membres rudimentaires. Quatre membres est un caractère dérivé partagé hérité d'un ancêtre commun et qui aide à séparer ce clade particulier des vertébrés.

Toutefois, la présence de quatre membres n'est pas utile pour déterminer les relations à l'intérieur du clade, puisque toutes les lignées de ce clade possèdent ce caractère. Pour déterminer les relations à l'intérieur de ce clade, il faudrait examiner d'autres caractères qui varient dans les différentes lignées du clade.

4.1.2 Homologie et analogie

Comme un arbre phylogénétique est une hypothèse au sujet des relations évolutives, il est important d'utiliser des caractères qui sont des **indicateurs fiables** de l'existence d'un ancêtre commun pour construire un arbre. Nous utilisons les caractères **homologues**, caractères similaires chez plusieurs organismes qui révèlent un héritage d'un ancêtre commun qui avait aussi ce caractère. Un exemple de caractère homologue est la présence de quatre membres chez les tétrapodes. Les oiseaux, les chauves-souris, les souris et les crocodiles ont quatre membres. Les requins et les poissons osseux, non. L'ancêtre des tétrapodes a développé quatre membres et tous ses descendants ont hérité de ce trait. Donc la présence de quatre membres est une homologie.

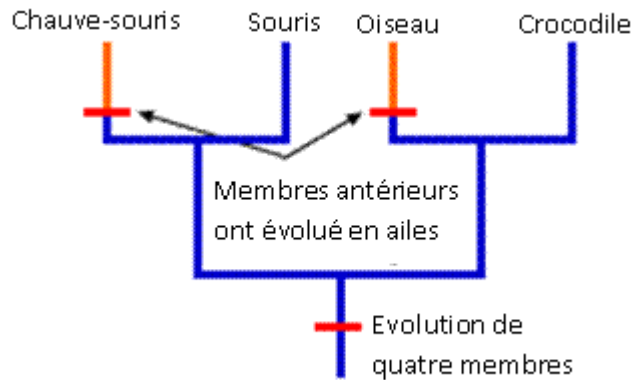
Tous les caractères ne sont pas des homologies. Par exemple, les oiseaux et les chauves-souris ont des ailes, alors que les souris et les crocodiles n'en ont pas. Cela veut-il dire que les chauves-souris ont une parenté plus proche avec les oiseaux qu'avec les souris et les crocodiles ? **Non**



Lorsque nous examinons attentivement les ailes des oiseaux et les ailes des chauves-souris, nous remarquons quelques différences majeures.

Les ailes des chauves-souris consistent en des lambeaux de peau tendus entre les os des doigts et des bras. Les ailes des oiseaux consistent en des plumes disposées tout au long des bras. Ces différences structurelles suggèrent que les ailes des oiseaux et les ailes des chauves-souris n'ont pas été héritées d'un ancêtre commun avec des ailes. Cette idée est illustrée par la phylogénie ci-dessous, basée sur un grand nombre d'autres caractères.

Les ailes des oiseaux et les ailes des chauves-souris sont **analogues**, c'est-à-dire qu'elles ont des origines évolutives différentes, mais se ressemblent car elles ont évolué pour la même fonction. Les analogies sont le résultat d'**évolution convergente**.



Bien que les oiseaux et les chauves-souris aient des ailes analogues, leurs membres antérieurs sont des homologies. Les oiseaux et les chauves-souris n'ont pas hérité leurs ailes d'un ancêtre commun, mais ils ont hérité leurs membres antérieurs d'un ancêtre commun qui avait des membres antérieurs.

Un clade est considéré comme tel si les espèces qui le composent forment un **groupe monophylétique**, c'est-à-dire un groupe dont les espèces partagent un **nouveau caractère dérivé (homologie)** hérité de leur plus récent ancêtre commun. Par exemple, les plumes des oiseaux. Un **caractère ancestral**, à l'inverse d'un caractère dérivé, est un caractère qui n'a pas subi de modification au cours de l'évolution. Ce caractère homologue a été conservé depuis le premier ancêtre du groupe le présentant, mais pas nécessairement présent dans toutes les espèces qui en descendent. Par exemple, les cinq doigts de nombreux tétrapode.

4.1.3 Pratique - exercices

Une fois identifiés, les **caractères doivent être polarisés**, c'est-à-dire qu'il faut déterminer quel est l'**état primitif** et quel est l'**état dérivé**. Si l'on travaille à la main sur un échantillon de quatre espèces, on utilise une matrice de caractères. Pour un travail donné, un scientifique construit une matrice de caractères : c'est un tableau à double entrée indiquant l'état de chaque caractère considéré pour chaque espèce de la collection. Par convention, l'état primitif est noté 0 et l'état dérivé noté 1.

Exercice 1 :

		Mandibule	Réserves vitellines de l'œuf	Membre antérieur	Amnios
EG: grenouille verte		0	0	0	0
Gris du Gabon (perroquet)		0	0	1	1
Homme		1	1	0	1
Pipistrelle (chauve-souris)		1	1	1	1

Un échantillon de caractères concernant l'homme, la pipistrelle (chauve-souris) et le gris du Gabon (perroquet). La mandibule peut être constituée de plusieurs os (0) ou d'un seul os, le dentaire (1) ; les réserves vitellines de l'œuf peuvent être énormes (0) ou quasi nulles (1) ; le membre antérieur peut être sous forme de patte marcheuse (0) ou d'aile permettant le vol battu (1) ; l'amnios peut être absent (0) ou présent (1). EG : extra-groupe.

a) Placer les hypothèses de transformation sur l'arbre

Soit le même échantillon qu'au paragraphe précédent. Construisez les trois arbres possibles et inscrivez sur les rameaux, pour chacun d'eux, les hypothèses de transformation.

--	--	--

1.

2.

3.

4.

b) Choisir l'arbre le plus parcimonieux

Il faut maintenant choisir parmi les trois arbres lequel est le plus parcimonieux, c'est-à-dire celui qui implique le plus petit nombre d'hypothèses de transformation. Par hypothèse, on entend ici : soit une innovation (la transformation d'un caractère vers l'état dérivé), soit une convergence (acquisition indépendante chez deux espèces d'un même état de caractère), soit un retour à l'état primitif (une réversion) pour un caractère donné.

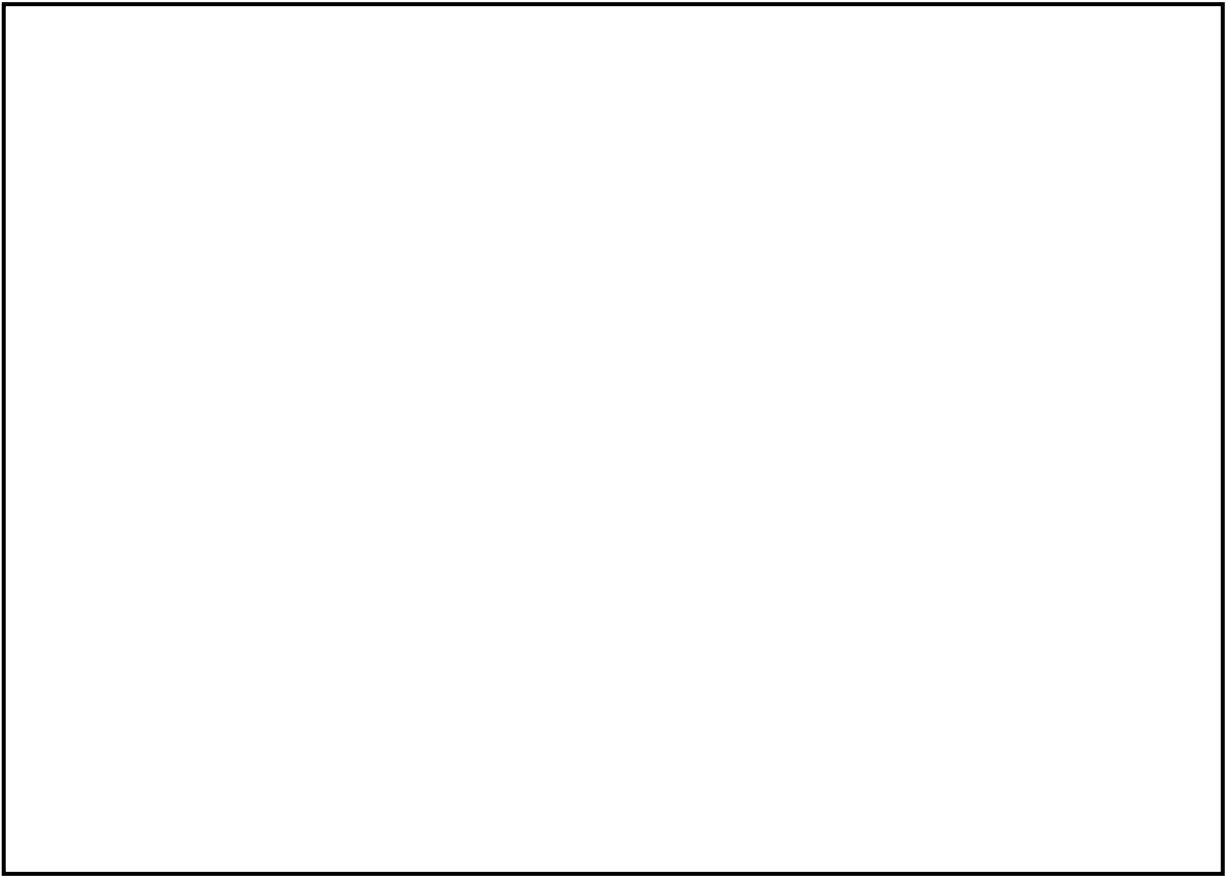
Exercice 2 :

Prenons la collection suivante : truite de mer, carpe Koï, dipneuste, grenouille verte, varan de Komodo, crocodile du Nil, pigeon biset, canard colvert.

Voici les groupes et les attributs :

- ① Truite, carpe : nageoires rayonnées (actinoptérygiens) ou bouche protactile (téléostéens).
- ② Pigeon, canard : plumes, becs (oiseaux).
- ③ Crocodile, pigeon, canard : gésier, fenêtre mandibulaire (archosaures).
- ④ Varan, crocodile, pigeon, canard : amnios (amniotes).
- ⑤ Grenouille, varan, crocodile, pigeon, canard : quatre membres chiridiens (tétrapodes).
- ⑥ Dipneustes, grenouille, varan, crocodile, pigeon, canard : poumons alvéolés fonctionnels (rhipidistiens) ou appendices pairs à insertion monobasale (sarcoptérygiens).
- ⑦ Tous : vertèbres (vertébrés).

a) *Construire l'arbre phylogénétique des espèces ci-dessus en tenant compte des caractères.*



5 LES MÉCANISMES : MUTATIONS, DÉRIVE ET SÉLECTION

5.1 Mutations : la création de la variabilité

L'évolution est possible car parfois l'ADN change spontanément lorsqu'il se réplique. Ces changements sont les mutations et ont de nombreuses origines. Des particules radioactives traversent notre corps chaque jour, si l'une de ces particules heurte une molécule d'ADN, elle peut l'endommager. Quand une cellule copie son ADN, il peut y avoir des erreurs de lectures et addition de nucléotides inappropriés. Nos cellules ont des protéines qui corrigent les erreurs et qui peuvent réparer certaines de ces erreurs, mais, parfois, elles les laissent passer.

Une autre source de mutation provient de notre propre génome. Il y a des millions de segments d'ADN dans notre propre génome qui peuvent faire des copies d'eux-mêmes, copies qui sont à leur tour réintroduites quelque part dans notre génome. Ces morceaux d'ADN « sauteurs » sont appelés « éléments mobiles » et peuvent parfois s'insérer au milieu d'un gène. Des éléments mobiles sont par exemple responsables du fait que l'allèle *r* est à l'origine de la surface ridée des petits pois de Mendel. Dans un passé lointain, un élément mobile mesurant 800 paires de bases a été inséré dans le gène qui code pour la protéine SBE1, ce qui empêche les petits pois de fabriquer cette protéine.

Les mutations altèrent l'ADN de plusieurs manières (*figure 9*) :

- Une mutation ponctuelle échange une seule base pour une autre.
- Un segment d'ADN peut être inséré au milieu d'une séquence préexistante. L'insertion peut se résumer à une seule base ou au contraire mesurer plusieurs milliers de bases, voire inclure un gène complet.
- Un segment ADN peut être accidentellement supprimé. Une délétion peut être aussi importante ou aussi petite qu'une insertion. Une petite portion d'un gène peut disparaître mais il peut aussi parfois s'agir d'un groupe entier de gènes.
- Un segment ADN peut accidentellement être dupliqué. Cette duplication peut donner naissance à deux copies du même gène. Quelquefois il peut même y avoir duplication d'un génome entier.
- Un segment entier d'ADN peut être inversé (retourné puis réinséré dans sa position initiale)
- Des chromosomes peuvent fusionner
- Les gènes peuvent passer d'un organisme à l'autre par transfert de gènes horizontal. Cela se produit beaucoup plus souvent chez les bactéries que chez les animaux ou les plantes. Le transfert horizontal de gènes peut même servir à transférer de l'ADN entre des espèces.

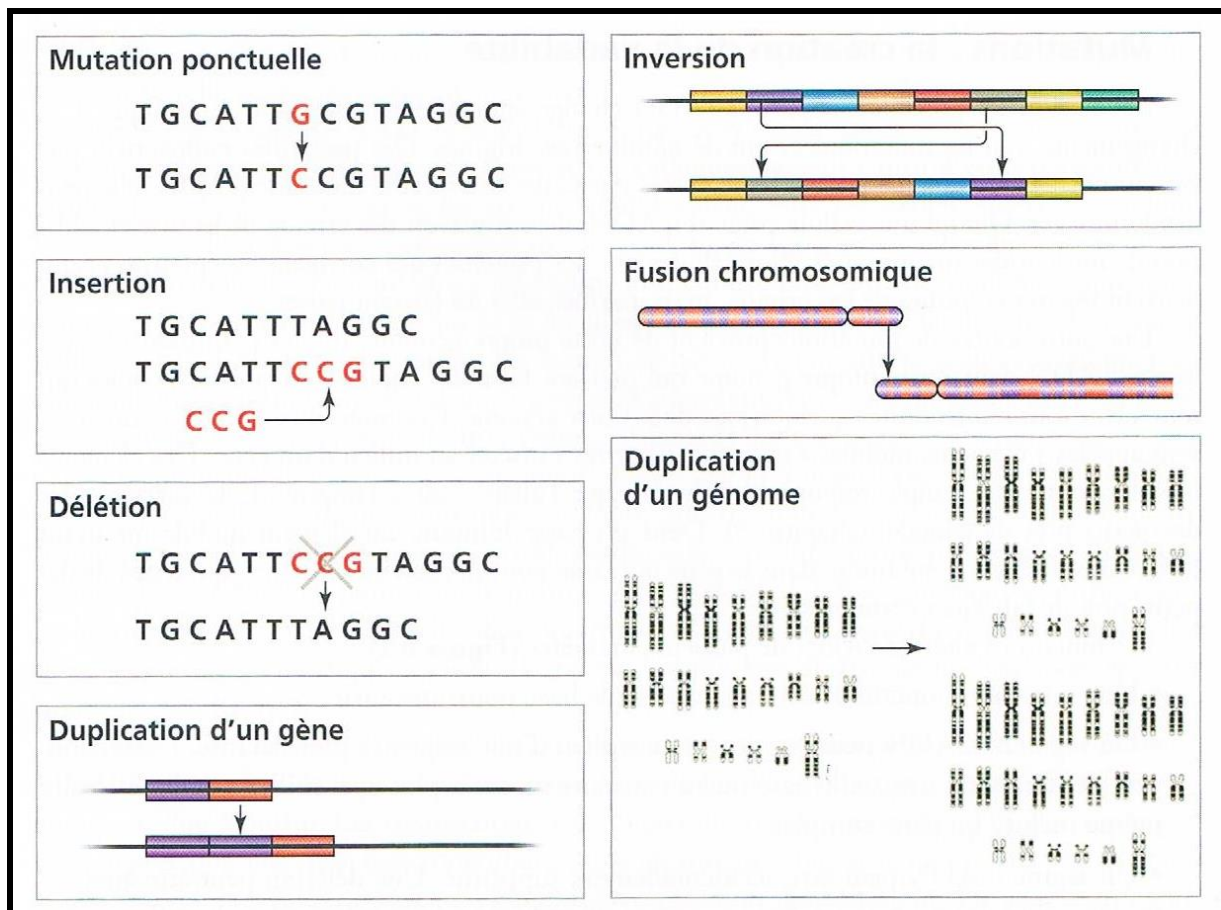


Figure 9 : L'ADN peut faire l'objet de plusieurs sortes de mutations dont cette figure montre quelques exemples.

Chaque fois qu'une cellule se divise, il y a une petite chance de voir survenir une mutation. Les chercheurs peuvent mesurer le taux de mutations par plusieurs méthodes. En 2008, par exemple, Michael Lynch de l'université d'Indiana et ses collègues ont élevé des levures, un champignon monocellulaire que les boulangers utilisent pour faire lever la pâte du pain. A partir d'un seul ancêtre, Lynch et ses collègues ont élevé des centaines de levures génétiquement identiques. Ils ont ensuite permis à ces différentes lignées de se reproduire pendant 4800 générations. Les chercheurs ont alors séquencé les 12 millions de paires de base d'ADN dans les génomes de certains de leurs descendants.

Les chercheurs ont alors découvert que, à chaque fois qu'une cellule de levure se divise, chaque site dans son ADN a 0,0000003% de chances d'avoir une mutation ponctuelle, et, puisque le génome de levure possède 12 millions de paires de base, une cellule de levure typique peut ne faire l'objet d'aucune mutations ponctuelle. Mais dans une population de plusieurs millions chaque nouvelle génération fera l'objet de milliers de mutations ponctuelles.

Les recherches de Lynch ont démontré que les taux de mutations étaient différents selon le type de mutations. L'équipe de Lynch a trouvé qu'il existait plusieurs duplications et délétions de gènes apparaissant chez la levure. Ils estimèrent que chaque fois qu'une cellule se divise, chaque gène avait environ une chance sur un million d'être soit perdu soit dupliqué. Les duplications et les délétions sont encore rares, mais elles sont encore mille fois plus fréquentes que les mutations ponctuelles.

Estimer la fréquence des mutations dans des organismes multicellulaires comme nous est beaucoup plus compliqué parce que les cellules de notre organisme peuvent muter de différentes manières. Chacune des cellules de notre corps a une chance de muter à chaque division cellulaire. S'il s'agit d'une cellule de la peau, les cellules filles qui formeront la descendance continueront à porter la

mutation. Mais cette lignée cellulaire s'éteindra à notre mort. De telles mutations s'appellent des mutations somatiques parce qu'elles surviennent dans le « soma », c'est-à-dire dans notre corps, hors des cellules germinales. Si, en revanche, les mutations surviennent dans les lignées cellulaires qui aboutissent aux spermatozoïdes ou aux ovocytes de deuxième ordre, elles peuvent être transmises aux descendants, et ces descendants vont, à leur tour, transmettre la mutation à leur propre descendance. Ces mutations sont connues sous le nom de mutations germinales. Quand les chercheurs estiment les taux de mutations chez l'homme ou dans d'autres organismes multicellulaires, ils mesurent typiquement des mutations germinales. En première approximation, chaque nouvel être humain acquiert environ 60 nouvelles mutations germinales dans son génome.

5.2 Du nuisible à l'utile

Une mutation est un changement de génotype d'un organisme. Dans certains cas, une mutation peut aussi changer le phénotype d'un organisme. Une mutation ponctuelle dans un gène peut modifier un codon de sorte qu'il code pour un nouvel acide aminé. Ce nouvel acide aminé peut à son tour modifier une protéine. Un élément mobile peut s'insérer en plein milieu d'un gène, détruisant la séquence et rendant impossible la production de la protéine correspondante. Des insertions et des délétions peuvent également ajouter ou supprimer des segments de protéines. Si un gène est dupliqué, une cellule peut commencer à fabriquer deux fois plus de la protéine correspondante.

Des mutations dans l'ADN non codant peuvent aussi modifier le phénotype de l'organisme. Des facteurs de transcription peuvent activer ou éteindre l'expression d'un gène en se liant à des segments avoisinants. Si ces régions font l'objet de mutations, le facteur de transcription ne pourra plus s'y fixer. Une mutation peut être responsable du fait qu'un microARN ne peut plus inactiver l'expression d'un gène, mais devient capable d'en éteindre un autre.

Les mutations les mieux connues sont celles qui sont responsables de maladies, parce qu'elles ont une grande importance médicale. La mucoviscidose, par exemple, résulte d'une mutation sur un gène codant un canal ionique situé à la surface cellulaire, et responsable du fait que les cellules du poumon se trouvent remplies de fluide. D'autres mutations peuvent rendre malades des protéines en charge de la fragmentation des aliments ou de la synthèse des protéines. Des mutations peuvent gêner le développement normal de l'embryon. D'autres peuvent avoir des effets délétères moins évidents en laissant ceux qui les portent plus vulnérables à des affections d'origine environnementale comme le cancer par exemple.

Mais la plupart des mutations ne causent ni mort ni maladie. Beaucoup ne font que modifier de l'ADN non codant ou de l'ADN non codant par pour une fonction vitale. De nombreuses mutations altèrent des gènes codant des protéines sans en changer la fonction. Dans le travail de Lynch sur la levure, la très grande majorité des mutations étaient neutres, en d'autres mots, elles n'avaient aucun effet sur la survie. Plusieurs études sur l'ADN humain ont montré que la majorité des mutations acquises était également neutre. Puisque beaucoup de personnes sont porteuses de mutations inoffensives, elles peuvent les transmettre à la génération suivante. Ces nouvelles mutations ajoutent de la variabilité génétique à notre espèce. Si vous sélectionnez deux populations au hasard, leurs génomes vont différer de plusieurs millions de nucléotides. Chez l'homme aussi, le nombre de copies des gènes varie considérablement d'un individu à l'autre.

En plus des mutations délétères et neutres, certaines mutations peuvent avoir des effets bénéfiques. Certaines de ces mutations peuvent jouer un rôle protecteur contre les infections ou permettre à un organisme de mieux utiliser l'énergie présente dans l'alimentation. Néanmoins, on ne peut pas dire que ces mutations bénéfiques surviennent pour répondre à un besoin de l'organisme. Les causes des mutations – copie incomplètes de l'ADN, réparation imparfaite, radiations... - sont clairement différentes dans leurs effets. Très précisément, le type de mutation qui peut affecter un individu donné est, et ceci est très important, question de chance.

5.3 Dispersions des mutations

Lorsqu'une mutation a modifié l'ADN d'un organisme unicellulaire non sexué, sa descendance la transmettra ensuite d'une génération à l'autre. Le devenir d'une mutation dans une espèce multicellulaire comme la nôtre est plus compliqué. Des mutations apparaissent chaque jour dans notre organisme et chaque fois qu'une cellule se divise, elle transmet ces mutations à sa descendance. Mais une fois morte la cellule porteuse d'une mutation, la mutation disparaît. Le seul moyen qui existe pour que les mutations survivent après la mort, c'est qu'elles apparaissent durant le développement des ovocytes de premier ordre ou des spermatozoïdes. Quand un gamète mutant donne naissance à un nouvel être humain, toutes les cellules de ce nouvel être vont porter la mutation, en incluant les gamètes du nouveau vivant.

La combinaison exacte de mutations que les humains transmettent à leurs enfants dépend aussi de la manière dont l'ADN s'est recombinaé durant la méiose. Les recombinaisons ne créent pas de nouvelles séquences génétiques comme le font les mutations ponctuelles ou les duplications de gènes, en revanche elles peuvent rapprocher des allèles les uns des autres dans de nouvelles combinaisons, et parce que les gènes travaillent de concert, ces nouvelles combinaisons peuvent avoir un effet significatif sur les phénotypes.

Une fois qu'un gène muté commence à être transmis de génération en génération dans une espèce sexuée, les choses deviennent encore plus compliquées. Si une nouvelle mutation survient chez un père, par exemple, l'enfant portera la version mutée du gène ainsi qu'un autre allèle hérité de la mère. Si l'allèle mutant est récessif, celui-ci n'aura aucun effet si l'allèle de la mère est dominant. En revanche, si l'allèle mutant est dominant, il modifiera le phénotype de l'enfant qui en héritera. Mais les effets précis d'un allèle dépendent aussi de l'autre allèle dont l'enfant héritera. C'est la raison pour laquelle les frères et sœurs peuvent apparaître si différents les uns des autres. La complexité finale de la reproduction sexuée survient lorsque l'enfant aura lui-même des descendants. Il n'y aura plus qu'une chance sur deux pour qu'un des petits-enfants puisse hériter de l'allèle original du grand-parent.

5.4 La biologie en équation

Les gènes mutés sont un peu comme des néologismes. Chaque année, un flot de nouveaux mots sont à la mode, mais seulement quelques-uns connaissent un réel succès, se répandent à travers le pays et sont finalement intégrés au dictionnaire. Ils peuvent durer des siècles, longtemps après la mort des personnes qui les ont inventés. La plupart des nouveaux mots ne prennent pas. Certains peuvent s'attarder dans de petits cercles dont les membres se servent pour décrire des choses obscures, beaucoup de nouveaux mots survivent seulement quelques années avant de sombrer dans l'oubli.

Les mutations ont le même devenir que celui des organismes qui les transmettent de génération en génération. L'un des moyens d'étudier leur destin consiste à construire d'élégants modèles mathématiques des populations et de leurs gènes et ensuite de tester ces modèles au moyen d'expérience et d'observations. Cette branche de la biologie s'appelle « génétiques des populations ». L'une des leçons les plus importantes de la génétique des populations est que la fréquence d'un allèle peut changer de manière tout à fait inattendue. Mendel a par exemple trouvé que deux plans de petits pois hybrides peuvent produire trois descendants de pois lisses pour un seul pois ridé. Mais cela ne veut pas dire que la population entière des petits pois aura le même rapport trois sur un. Un simple modèle mathématique nous apprend pourquoi (*figure 10*).

Imaginer un seul instant que vous ayez un grand jardin rempli de petit pois. Certains sont des homozygotes rr , d'autres sont des homozygotes RR , et le reste est hétérozygote Rr . Disons que 25% des pois sont rr , 50% Rr et 25% RR . Imaginons ensuite que tous ces petits pois se multiplient au hasard.

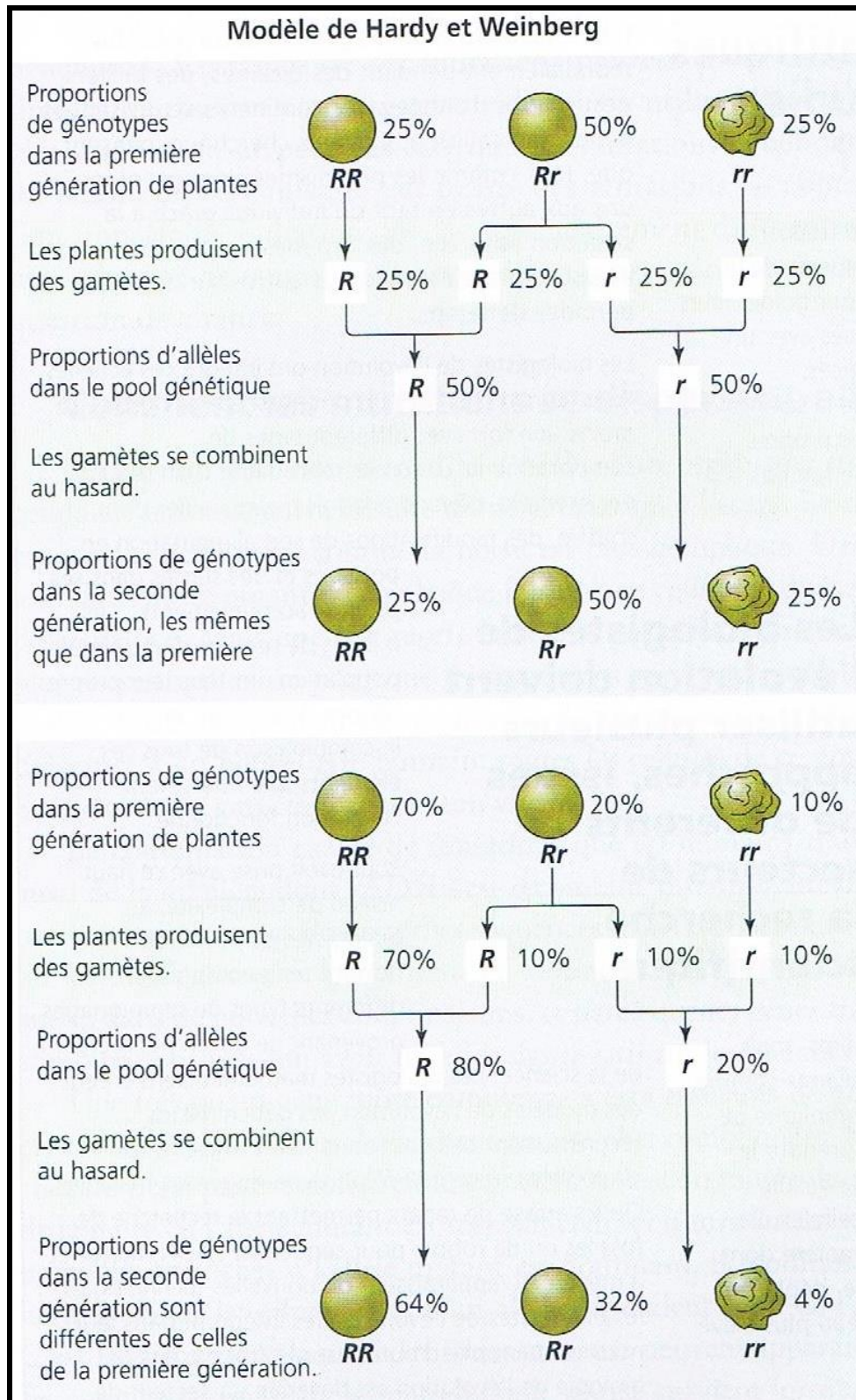


Figure 10 : Le modèle de Hardy et Weinberg montre comment la fréquence des allèles peut changer d'une génération à l'autre

Comment sera donc la prochaine génération ?

Tout d'abord les petits pois doivent produire des gamètes. Chaque gamète reçoit une seule copie du gène avec 50% de chance d'être une copie de l'un ou l'autre allèle. A l'évidence, tous les gamètes produits par les plantes RR auront l'allèle R et les plantes rr ne produiront que des gamètes r . Pour les hybrides, il nous faut assumer que la moitié des gamètes de tous les hybrides portent R et l'autre moitié r . Un simple calcul arithmétique, illustré à la *figure 10*, nous montre que 50% de tous les gamètes produits par la population entière porteront R et que l'autre moitié portera r .

Jetons maintenant un regard sur ce qui arrive quand ces gamètes se combinent au hasard et produisent des œufs qui vont croître dans une nouvelle génération de petits pois. Chaque nouvelle plante aboutira à deux allèles, sélectionnés au hasard dans les copies de l'étape précédente. Puisque la moitié des gamètes porte R et l'autre moitié r , nous assumerons que chaque gamète a 50% de chances de porter l'un ou l'autre allèle. Cela nous laisse avec 25% de RR , 25% de rr et 50% de Rr . En d'autres termes, chaque génération passe la même proportion d'allèles à la suivante et puisque r est récessif, 75% des pois seront lisses et seulement 25% ridés.

Mais que se passe-t-il s'il y a des mélanges de petits pois différents dans votre jardin ?

Imaginez que seulement 10% des pois portent deux copies de r ; 20% seulement sont hétérozygotes (Rr) et 70% portent deux copies de R ; 20% seulement des gamètes produits par cette population portent r et 80% R . Il s'ensuit que dans la prochaine génération seulement 4% sont rr , 32% Rr et 64% sont RR . La nouvelle génération est différente de la précédente. La proportion des pois ridés est tombée à moins de la moitié de son taux d'originel.

Ce qu'il advient dans la prochaine génération peut représenter une grosse surprise : rien de nouveau ne survient. La proportion de gamètes sera à 80% de R et 20% de r et les plantes donneront naissance à 4% de rr , 32% de Rr et 64% de RR , c'est-à-dire exactement les mêmes proportions que dans la génération précédente. La même chose restera vraie à la prochaine génération et à toutes celles qui suivront tant que les conditions du modèle resteront les mêmes. La population a atteint un équilibre.

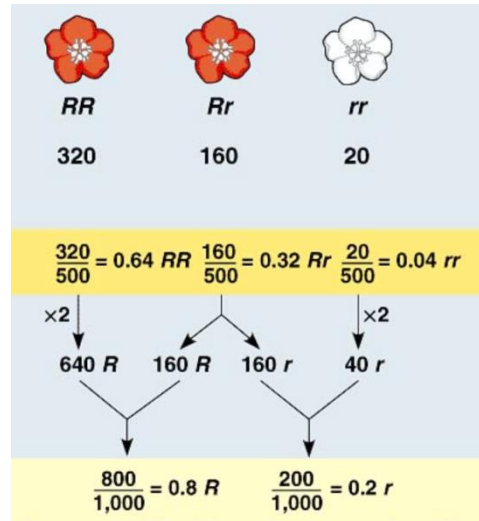
Les généticiens des populations appellent ce phénomène « l'équilibre de Hardy et Weinberg », du nom d'un mathématicien britannique, G.H. Hardy, et d'un physiologiste allemand Wilhem Weinberg, qui ont indépendamment créé des versions semblables de ce modèle en 1908. Hardy et Weinberg ont démontré que même si une paire de parents peut suivre les lois de Mendel, une population dans son ensemble peut ne pas le faire. Leur modèle sert à montrer comment les variations génétiques, un élément crucial de l'évolution, peuvent perdurer grâce aux lois simples de la génétique mendélienne.

5.4.1 Démonstration de la loi Hardy-Weinberg

Mise en situation : Une population mère de fleurs sauvages : 320 homozygotes rouges (RR), 160 hétérozygotes rouges (Rr) et 20 homozygotes blancs (rr) « total de 500 individus ».

Patrimoine génétique de la population parentale

Phénotypes
Génotypes



Fréquence des génotypes dans la population

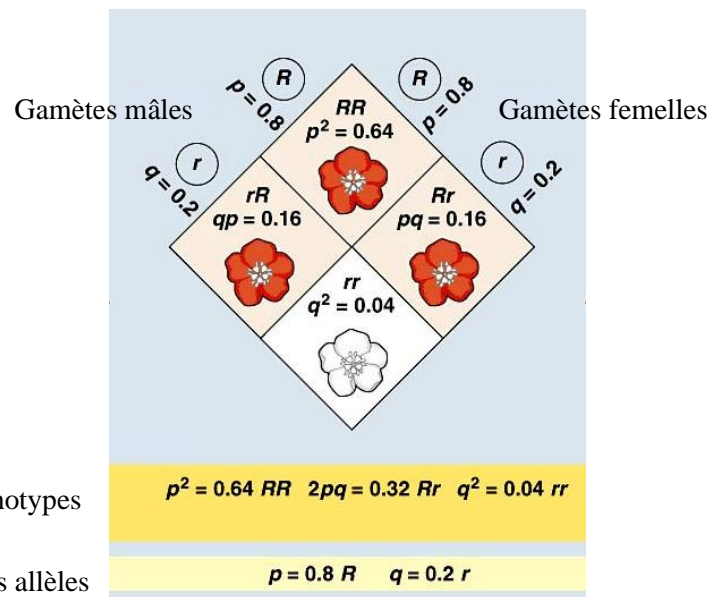
Nombre d'allèles dans le pool génétique (total = 1000)

Fréquence des allèles dans la population mère

La somme des fréquences des allèles est 1

p : fréquence de R = 0,8 q : fréquence de r = 0,2

Patrimoine génétique de la population fille



Tous les individus de la population mère se reproduisent et font des gamètes.

La fréquence des allèles R et r dans les gamètes est la même que celle de la population mère.

L'union des gamètes se produit au hasard et tous, ont la même chance d'être fécondés.

Les fréquences des génotypes ainsi que celle des allèles « de la population fille » sont les mêmes que celles de la population mère. La population n'a pas évolué.

Fréquence des génotypes

Fréquence des allèles

En résumé, Lorsqu'il n'y a pas d'agents évolutifs à l'œuvre, une population maintient sa structure génétique de génération en génération.

En d'autres mots, les fréquences des allèles et des génotypes de la population se maintiennent de génération en génération.

On dit d'une population qui n'évolue pas qu'elle présente l'équilibre d'Hardy-Weinberg (équilibre panmictique).

5.4.2 Généralisation de la loi de Hardy-Weinberg

Généralisation de la loi d'Hardy-Weinberg pour une population où deux allèles seulement sont étudiés : A et a.

p est la fréquence de l'allèle A et q est la fréquence de l'allèle a

$$\begin{array}{ccccccc}
 & \nearrow & & \nearrow & & \nearrow & \nearrow \\
 (p+q) & \times & (p+q) & = & p^2 AA & + & 2pq Aa & + & q^2 aa & = & 1 \\
 \text{Fréquence des} & & \text{Fréquence des} & & \text{Fréquence des} & & \text{Fréquence des} & & \text{Fréquence des} & & \\
 \text{gamètes mâles} & & \text{gamètes femelles} & & \text{homozygotes} & & \text{hétérozygotes} & & \text{homozygotes} & & \\
 & & & & \text{dominants} & & & & \text{récessifs} & & \\
 & & & & \underbrace{\hspace{15em}} & & & & & & \\
 & & & & \text{Fréquence des génotypes de la génération fille} & & & & & &
 \end{array}$$

En utilisant cette équation, on peut déterminer la fréquence d'un allèle, d'un génotype ou d'un phénotype dans la population.

5.4.3 Les conditions d'application de la loi d'Hardy-Weinberg

- Les individus de la population sont diploïdes.
- Les individus se reproduisent selon un mode sexué. (Cette loi suppose la rencontre des gamètes.)
- Les couples se forment au hasard et tous ont la même chance de se reproduire.
- Pas de dérive génétique car la population est de grande taille. (Les lois de la probabilité s'appliquent.)
- Pas de flux génétique. (Pas d'immigration de gènes ou d'émigration de gènes vers d'autres populations qui pourraient changer le pool génique.)
- Pas de mutations qui feraient apparaître de nouveaux allèles.
- Pas de sélection naturelle qui pourrait favoriser la transmission de certains allèles à la descendance au détriment des autres.

5.4.4 L'équilibre d'Hardy-Weinberg n'existe pas mais est utile

Impossible que toutes les conditions nécessaires à l'équilibre d'Hardy-Weinberg soient présentes en même temps.

Le principe d'Hardy et Weinberg est aussi un outil précieux pour comprendre pourquoi tel allèle est rare ou au contraire commun dans une population. En 1970, par exemple, Luigi Luca Cavalli-Sforza de l'université de Stanford et ses collègues ont étudié un gène qui code une partie de l'hémoglobine, la molécule qui transporte l'oxygène dans le sang. Ils ont étudié 12387 personnes au Nigeria et ont trouvé qu'ils avaient deux allèles différents appelés S et A. La *figure 11* montre le nombre de personnes qui portent deux copies de S, deux copies de A et une copie de chacun de ces deux allèles. On peut introduire ces données numériques dans le modèle de Hardy et Weinberg. S'ils sont en équilibre, ils devraient rester les mêmes lorsque l'on passe à la génération suivante. Mais ce n'est pas ce qui arrive. Dans la génération suivante, il y a moins de personnes avec SS ou AA que l'on ne pourrait le prédire selon l'équilibre d'Hardy et Weinberg et plus de personnes avec AS.

Plusieurs mécanismes peuvent faire sortir une population de l'équilibre de Hardy et Weinberg. Nous allons en montrer ci-après deux des exemples les plus convaincants : la dérive génétique et la sélection naturelle.

Génotype	Observé	Attendu (loi HW)
SS	29 (0,2%)	187,4 (1,5%)
AS	2 993 (24,2%)	2 672,4 (21,6%)
AA	9 365 (75,6%)	9 527,2 (76,9%)
Total	12 387	12 387

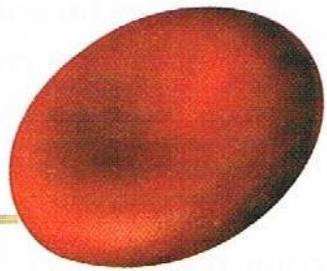


Figure 11 : Les généticiens ont mesuré la fréquence des deux allèles d'un gène codant une partie de l'hémoglobine, appelés A et S. Ils déterminèrent ensuite les fréquences des homozygotes et des hétérozygotes auxquelles on pourrait s'attendre si ces allèles étaient en équilibre de Hardy et Weinberg. Ainsi que le montre ce tableau, les fréquences sont significativement différentes des valeurs attendues.

5.4.5 Applications

Exercice 1

Un bébé sur 25 600 souffre de phénylcétonurie au Québec, une maladie récessive (p). Supposons que la population du Québec présente l'équilibre de Hardy-Weinberg ; **combien de personnes sont porteuses de la maladie ?**

$$p^2 PP + 2pq Pp + q^2 pp = 1$$

P = santé
p = phénylcétonurie

Homozygotes dominants
Hétérozygotes
Homozygotes récessifs

Exercice 2

Chez le bétail Shorthorn, trois génotypes sont possibles :

RR : animaux rougeâtre RR' = animaux rouans R'R' = animaux blancs

Une population de Californie contient 324 rougeâtres, 432 rouans et 144 blancs. Supposant qu'elle présente l'équilibre de Hardy-Weinberg, **quelle est la fréquence des gènes dans son pool génétique ?**

$$p^2 RR + 2pq RR' + q^2 R'R' = 1$$

R = Rouge
R' = Blanc

Homozygotes dominants
Hétérozygotes
Homozygotes blancs

5.5 La dérive génétique

En 1950, Peter Buri, un biologiste de l'université de l'Iowa élevait des milliers de mouches appartenant à l'espèce *Drosophila melanogaster*. Ses mouches étaient porteuses de deux allèles différents appelés *bw* et *bw75*, dont les gènes influençaient la couleur. Une mouche avec deux copies de *bw* est blanche, l'hétérozygote *bw/bw75* est orange clair et une mouche avec deux copies de *bw75* est rouge orangé brillant.

Buri établit 107 populations de mouches orange clair, avec chacune un allèle *bw* et un allèle *bw75*. Il démarra son expérience avec huit mâles et huit femelles, et les laissa se reproduire. A la génération suivante, il poursuivit son élevage en sélectionnant au hasard huit nouveaux mâles et huit nouvelles femelles. Buri éleva les mouches pendant 19 générations et à chaque fois il décompta le nombre d'allèles *bw* et *bw75* dans les 16 mouches qu'il avait choisies.

Si les mouches de Buri avaient été en équilibre de Hardy-Weinberg, la fréquence des allèles n'aurait pas dû changer. La moitié des allèles de chaque génération aurait dû être *bw* et l'autre moitié *bw75*. Mais ce ne fut pas le cas. Au lieu de cela, comme on peut le voir sur la *figure 12*, *bw* est devenu de plus en plus rare dans certaines populations jusqu'à disparaître complètement, ne laissant que des mouches rouge orangé brillant *bw75/bw75*. Dans d'autres populations, *bw75* disparut, ne laissant que des mouches blanches *bw/bw*. Le reste des populations s'est réparti entre ces deux extrêmes.

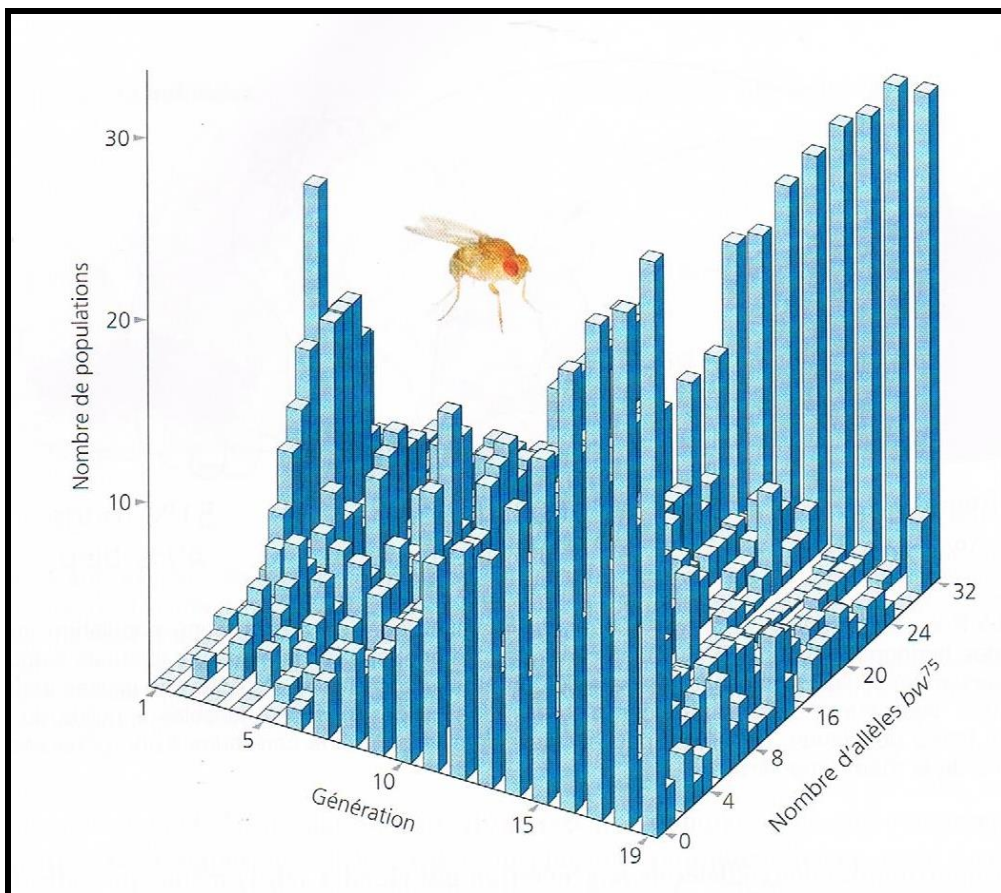


Figure 12 : Ce graphique décrit une série d'expériences au cours desquelles 107 populations de 16 mouches du vinaigre sont laissées libres de se reproduire pendant 19 générations. A la fin de l'expérimentation, l'allèle *bw* soit a été fixé soit a disparu dans plusieurs des populations.

Comment tous ces changements prennent-ils place dans les expériences de Buri ?

Un simple jeu peut illustrer ce qui s'est passé ; on a seulement besoin d'un grand bol de bonbons de même grosseur et de même forme, mais divisé en deux groupes égaux de couleur différente, bleu et rouge (figure 13).

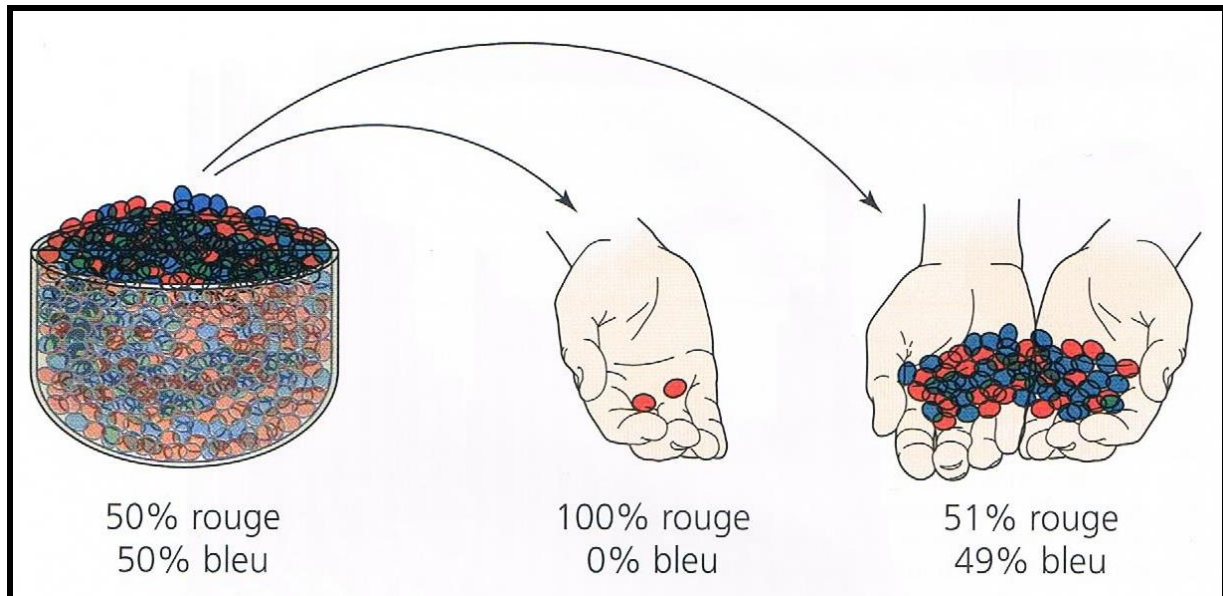


Figure 13 : La dérive génétique

Prenons maintenant quelques bonbons. Si vous avez un bol composé de 50% de bonbons rouges et de 50% de bonbons bleus, il y a 50% de chances pour que chaque bonbon pris au hasard soit rouge. Mais si vous prenez seulement deux bonbons, vous pouvez très bien avoir deux bonbons bleus à la place, et même si vous prenez quatre bonbons à l'aveugle, ce ne serait pas choquant que vous n'ayez pas tiré deux bonbons rouges et deux bonbons bleus. Mais plus vous prélèverez de bonbons, plus vous aurez de chances d'obtenir quelque chose comme 50/50 de chacune des deux couleurs.

Dans l'expérience de Buri les allèles *bw* des mouches sont un peu comme les bonbons du bol. Les mouches peuvent produire une grande quantité d'ovocytes de deuxième ordre et de spermatozoïdes, et une moitié porte l'allèle *bw*, l'autre *bw75*. Si ces gamètes sont mélangés ensemble au hasard afin d'obtenir un grand nombre de nouvelles mouches, ce serait un peu comme si l'on prélevait une grosse poignée de bonbons. En d'autres mots, il y aura beaucoup de chances que la proportion des deux allèles de la génération qui viendra soit la même que celle de la génération précédente.

Mais Buri n'avait pas élevé un très grand nombre de mouches, il n'avait en fait sélectionné que 32 gamètes dans chaque génération. Il avait prélevé quelques bonbons dans le bol génétique, autrement dit, il avait plus de chances d'obtenir quelque chose d'autre que le simple rapport 50/50 prévisible.

Ces coups de chance signifient que dans certaines populations, *bw* était devenu plus rare, et que dans d'autres *bw* était devenu si rare qu'il n'y avait plus qu'une seule mouche à porter encore une copie. Ainsi, dans la génération suivante, cette simple mouche pourrait transmettre que sa copie de *bw75* et *bw* serait éliminé pour de bon. Le même coup de chance a laissé d'autres populations sans aucune copie de *bw75*. Dans chaque cas, les biologistes diront que l'un des allèles était fixé dans la population et que, en d'autres termes, tous ces membres allaient maintenant en être porteurs.

L'apparition et la disparition des allèles au hasard s'appellent « dérive génétique ». La dérive génétique est un élément important du processus évolutionniste. Beaucoup de fragments fixes d'ADN du génome humain lui doivent leur existence.

Bien que la dérive génétique se produise jusqu'à un certain point au hasard, elle n'en répond pas moins à certaines règles statistiques. Le temps pris pour un allèle à se fixer est plus court dans une

petite population que dans une grande. La *figure 14* illustre cette règle en utilisant une simulation à l'ordinateur dans une population sexuée. Il y a deux allèles d'un gène dans cette population et, au début de chaque simulation, la moitié des individus porte un seul allèle et l'autre moitié porte l'autre. Dans la première étape de la simulation, chaque génération comprend 18 personnes et chaque personne ne produit qu'un seul descendant. Les simulations montrent comment l'un de ces allèles se fixe.

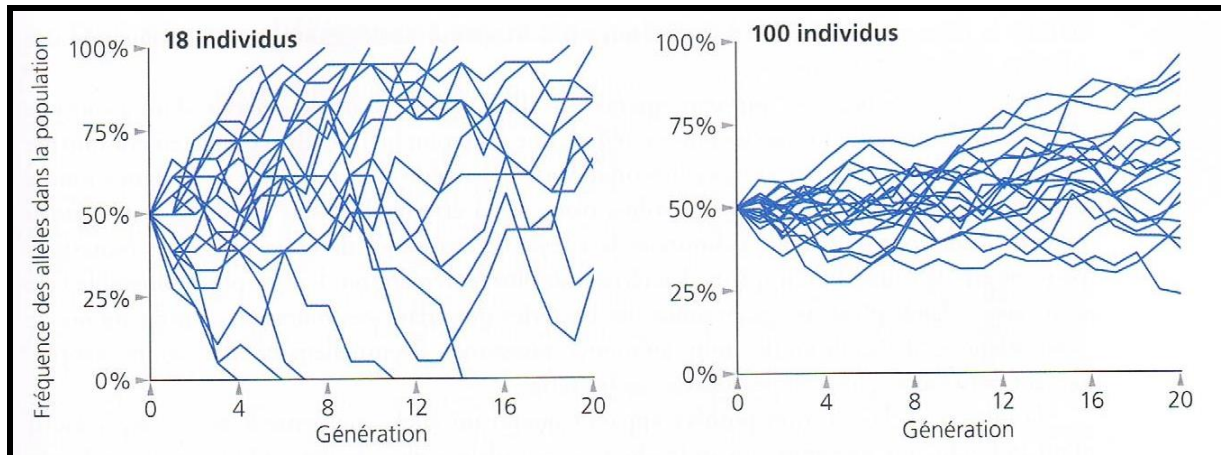


Figure 14 : Simulation de la dérive génétique

La seconde étape de la simulation est réalisée avec une population de 100 personnes. Dans plusieurs de ces étapes, un allèle est devenu plus commun que d'autres, mais dans aucun d'entre eux il n'y a eu d'allèle fixé. Une manière intuitive de réfléchir à la dérive génétique et à la taille de la population est de décrire une population comme étant une piste de bowling. Sur une piste étroite, une boule de bowling tombera dans la gouttière rapidement. Sur une piste plus large, il y a davantage de place pour que la boule puisse virer de gauche à droite mais en restant sur la ligne.

5.6 Sélection

Charles Darwin pensait que la sélection naturelle provenait du fait que certains individus réussissaient mieux dans leur environnement et survivaient de façon à produire plus de descendants que les sujets ayant moins de succès. Leurs descendants héritaient de leurs traits y compris ceux qui étaient à l'origine de leur réussite.

Les généticiens des populations ont développé des moyens mathématiques précis pour mesurer la sélection naturelle. La vitesse à laquelle un génotype augmente dans une population s'appelle *fitness*. Certains génotypes augmentent plus vite que d'autres et la différence entre eux s'appelle « *fitness relative* ». Les chercheurs donnent habituellement au génotype ayant la *fitness* la plus élevée une valeur de 1. La *fitness relative* de chacun des autres groupes est une fraction de 1. Si une lignée de bactéries croît 80% aussi rapidement que la lignée dont la croissance est la plus rapide, sa *fitness relative* sera de 0,8.

Les bactéries sont un bon matériel pour démarrer une discussion sur la *fitness* parce qu'elles se reproduisent de façon asexuée, ce qui rend les choses plus faciles à comprendre. Si une mutation apparaît dans une bactérie, elle passera son nouvel allèle chez ses deux descendants. Si l'allèle n'a pas d'effet sur la reproduction de la bactérie, la lignée mutée va croître à la même vitesse que les lignées ne possédant pas la mutation. Mais dans de nombreux cas, la mutation va élever ou réduire la *fitness* de la bactérie. La sélection survient quand deux génotypes, voire plus, ont des niveaux de *fitness* différents.

Une sélection négative survient quand un allèle réduit la *fitness relative* d'un génotype (*figure 15*). Dans les formes les plus extrêmes, une mutation peut rendre complètement infirme un gène essentiel, et causer la mort instantanée de la bactérie. La croissance de la lignée tombe instantanément à zéro,

mais les mutations n'ont pas à être létales pour conduire à une fitness négative. Elles ont seulement à diminuer la vitesse de croissance de la bactérie. Ces mutations peuvent être la cause du fait qu'une bactérie croît plus lentement ou devient plus vulnérable face à un virus. Après plusieurs générations, les bactéries possédant ces mutations auront moins de descendants et deviendront de moins en moins communes. Eventuellement, elles seront complètement remplacées par d'autres souches de bactéries.

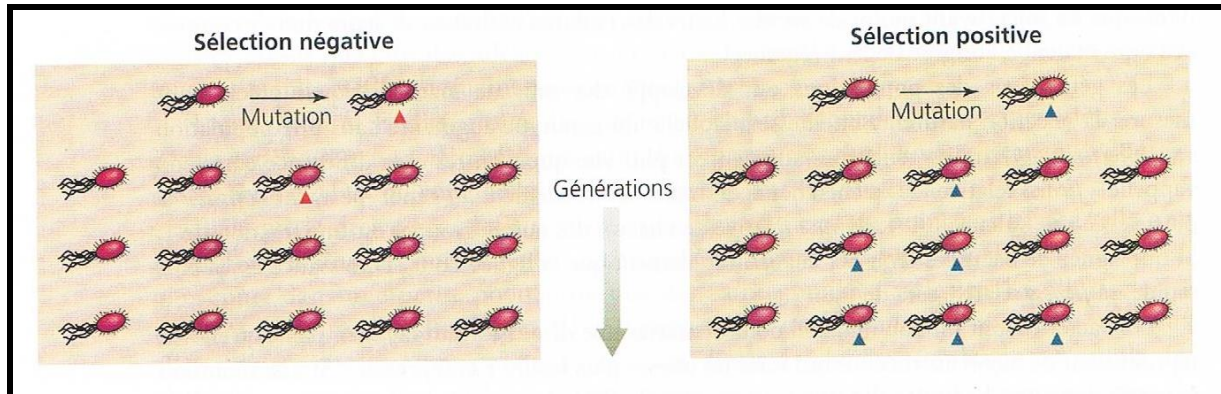


Figure 15 : La sélection négative et positive

D'autre part, la sélection positive apparaît quand un allèle augmente le succès reproductif d'un individu. En moyenne, un individu avec cet allèle a plus de descendants qu'un individu dépourvu. La sélection positive peut survenir si la mutation permet aux bactéries de métaboliser leur nourriture de façon plus efficace. Elle peut aussi survenir sur des mutations anciennes si l'environnement change. Lorsque nous prenons des antibiotiques pour traiter une affection bactérienne, par exemple, certaines bactéries seront moins vulnérables que d'autres à l'antibiotique grâce aux allèles dont elles sont porteuses. La sélection positive qu'elles expérimentent les rendra plus abondantes dans notre organisme. Mais une fois le traitement antibiotique arrêté, les allèles de la résistance ne pourront plus créer de sélection positive. Elles seront neutres. Dans certains cas, les gènes de résistance sont nocifs même en l'absence d'antibiotiques parce qu'ils ralentissent la croissance bactérienne.

Une autre forme de sélection, connue sous le nom de « sélection stabilisatrice », survient quand elle sélectionne le phénotype intermédiaire au détriment des versions extrêmes d'un trait. Les tout-petits nouveau-nés, par exemple, sont plus vulnérables à plusieurs problèmes de santé et courent ainsi plus de risques de mourir que les bébés plus gros. Si les bébés sont trop gros à la naissance, ils auront plus de problèmes pour passer le canal pelvien. Leurs mères connaîtront un risque plus élevé de mourir au cours de la naissance de l'enfant, augmentant un autre risque, celui que les bébés meurent aussi. Ainsi la sélection naturelle stabilise la taille des bébés à un niveau intermédiaire.

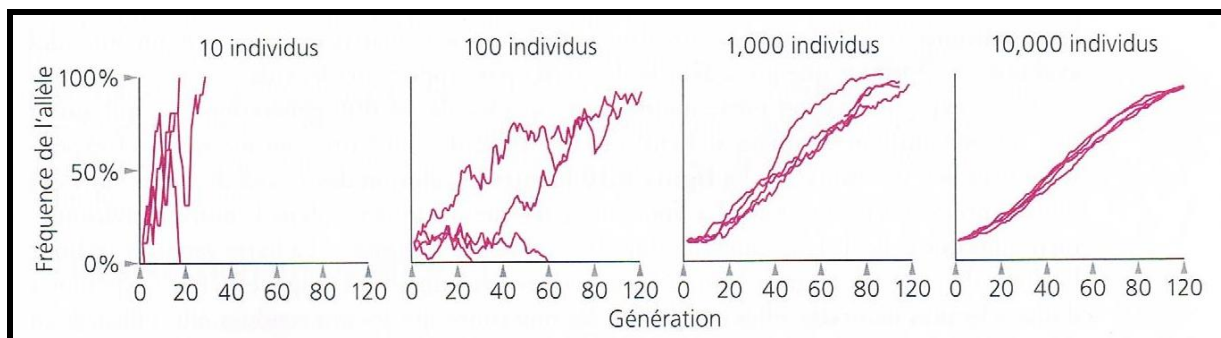
5.7 Des petites différences pour de grands résultats

La sélection est quelquefois spectaculaire, quelquefois subtile. Le cas de sélection le plus spectaculaire est celui d'une simple mutation qui génère une maladie génétique létale durant l'enfance. Les généticiens ont identifié beaucoup de ces maladies, mais chacune d'entre elles ne touche généralement qu'une petite fraction de la population. Cela est dû au fait que les enfants qui meurent de ces affections ne peuvent transmettre la mutation à leur descendance. La sélection négative enlève immédiatement ces allèles de la population.

Cependant, même quand les génotypes sont séparés par de petites différences dans leur *fitness*, la sélection peut avoir des effets marqués à long terme. Cela parce que les populations croissent comme le font les intérêts d'investissements financiers. Imaginons que vous ayez investi 100 francs dans un fonds qui rapporte du 5% chaque année. La première année, le fonds augmentera de 5 francs. La deuxième, il augmentera de 5 francs 25, et chaque année suivante le fonds augmentera d'une somme de plus en plus élevée, au point qu'en 50 ans vous aurez plus de 1146 francs. Avec le temps, du fait de cette croissance accélérée, un changement relativement petit du taux d'intérêt aura un effet important.

Si le taux d'intérêt de votre fonds passe de 5% à 7%, vous n'aurez que 2 francs de plus la première année, mais en 50 ans vous aurez un capital de 2945 francs, presque le triple de ce que vous auriez eu avec un taux de 5%. De petites différences dans la *fitness* seront amplifiées de la même manière. Avec le temps, un génotype d'une *fitness* juste un peu plus élevée pourra finalement dominer toute la population.

La puissance de la sélection naturelle est plus importante dans des populations plus larges que dans une population de taille limitée. Dans les petites populations, les changements survenus par hasard peuvent annihiler les bienfaits de certaines mutations. Dans les populations importantes, la dérive génétique a des effets plus faibles. La *figure 16* montre une simulation informatique qui illustre cet effet. Un allèle possédant un avantage sélectif de 5% est ajouté à des populations de tailles différentes. Dans la population plus importante, de 10 000 personnes, l'allèle devient rapidement commun dans tous les types de simulation. Au sein d'une population de 10 individus, l'allèle disparaît dans la moitié des simulations. En d'autres mots, la *fitness* n'est finalement pas une garantie de survie.



*Figure 16 : La sélection naturelle est faible dans les petites populations, elle est élevée dans les populations importantes. Ces graphiques montrent les résultats de simulations sur ordinateur dans lesquelles un allèle qui augmente la *fitness* de 5% est ajouté à des populations de différentes tailles. Dans les plus petites populations, il disparaît de la moitié des simulations. Dans les populations plus importantes, l'allèle devient plus commun dans tous les groupes.*

5.8 La sélection en balance

Les bactéries sont des êtres asexués. La reproduction sexuelle introduit quelques bémols dans la compréhension de l'évolution. La reproduction sexuelle peut en effet transmettre des mutations bénéfiques depuis les deux parents jusqu'à un seul descendant dont la *fitness* augmentera plus que celle des personnes portant des mutations délétères. Les mutations délétères seront alors purgées graduellement pendant que les individus dont la *fitness* est élevée vont progressivement dominer la population. La même chose n'est pas vraie pour les organismes asexués. Les bactéries qui n'héritent que de l'ADN de leurs ancêtres ne peuvent pas combiner des mutations bénéfiques.

La reproduction sexuelle ajoute un autre bémol à la sélection naturelle en donnant à chaque nouveau descendant deux copies de chaque gène. Quelquefois la copie d'un allèle particulier augmente la *fitness* d'un organisme, alors que deux copies la réduisent. C'est le cas pour les allèles *S* et *A* de l'hémoglobine, par exemple. La raison pour laquelle il y a si peu de porteurs *SS* au Nigéria est que l'allèle *S* donne naissance à une molécule déformée d'hémoglobine. Les globules rouges du sang qui possèdent une telle hémoglobine sont déformés également et prennent la forme courbe et effilée d'une lame de faucille. Cette déformation a des conséquences délétères connues sous le nom d'« anémie falciforme » (ou drépanocytose) qui est une maladie génétique au cours de laquelle beaucoup de globules rouges meurent et d'autres s'agrègent les uns aux autres, endommageant les vaisseaux sanguins, les organes et les articulations. Sans traitement médical, l'anémie falciforme est très souvent fatale. L'anémie falciforme est la raison pour laquelle les porteurs *SS* ne sont pas en équilibre de Hardy et Weinberg. Peu de personnes atteintes d'anémie falciforme vivent suffisamment longtemps pour avoir des enfants. Le résultat c'est que l'allèle *S* fait l'objet d'une forte sélection négative.

Toutefois, il y a moins d'individus avec les allèles AA que l'on pourrait s'y attendre et il y a plus de personnes AS. Cela est dû au fait que l'allèle S fait aussi autre chose que de déformer les globules rouges. Il protège en effet contre le paludisme, une maladie qui tue 881 000 personnes par an et en infecte approximativement 247 millions. Le paludisme est dû à un protozoaire monocellulaire appelé *Plasmodium* qui est transporté par les moustiques. Quand un moustique pique quelqu'un, *Plasmodium* pénètre dans la circulation sanguine. Il envahit alors les globules rouges et s'y multiplie. Les globules rouges infectés se déforment et tendent à obturer les petits vaisseaux, conduisant parfois à des hémorragies fatales. Pour des raisons qui ne sont pas encore claires, l'allèle S empêche les cellules infectées de se déformer et diminue le risque de mourir de paludisme.

Les personnes qui n'ont qu'une copie de chacun des allèles sont protégées contre le paludisme grâce à l'allèle S, mais elles ne souffrent pas d'anémie falciforme potentiellement létale laquelle ne peut survenir qu'en présence de deux copies de S (figure 17). Le résultat est que le génotype AS est beaucoup plus fréquent que l'on pourrait s'y attendre au Nigeria, qui est un pays où le paludisme est endémique, alors le génotype AA est plus rare.

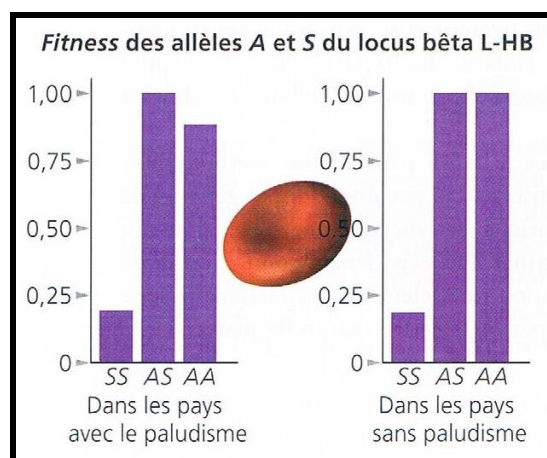


Figure 17

Dans ce cas, au lieu de favoriser seulement un allèle, la sélection naturelle promeut la variation génétique dans une population. Les biologistes appellent cette forme particulière de sélection « la sélection stabilisatrice » ou « balancée ». Pour ce qui concerne les allèles S et A, la sélection stabilisante rend les populations plus résistantes au paludisme. Malheureusement, elle laisse aussi des millions de personnes souffrir d'anémie falciforme. Si l'allèle S n'avait pas la propriété de protéger contre le paludisme, il serait rapidement devenu très rare parce que les personnes possédant deux copies de S auraient moins d'enfants. Mais les hétérozygotes ont un tel succès reproductif qu'ils augmentent le nombre d'allèles S circulant dans la population, augmentant de ce fait la chance que certaines personnes puissent naître avec deux copies de l'allèle.

L'histoire de l'anémie falciforme nous apporte un message simple concernant la nature de la *fitness* qui n'est pas une qualité inhérente mais, en fait, le produit des relations qu'un organisme établit avec son environnement. Si le paludisme était éliminé demain matin, le génotype AS perdrait immédiatement sa fitness relative et l'allèle S commencerait à disparaître.

5.9 La vitesse de l'évolution

Quand une population fait l'expérience d'une sélection, elle peut, en réponse, évoluer rapidement ou au contraire lentement. La vitesse de cette réponse dépend de la force de la sélection, de la variabilité de la population et de la quantité de variabilité qui est héritée.

La sélection est forte quand une petite fraction d'une population se reproduit beaucoup plus que le reste. Imaginons que seuls les gros poissons dans une mare puissent survivre lors d'une sécheresse et se reproduire. Les graphiques de la figure 18 montrent les différentes tailles de poissons dans une

population hypothétique. Lorsque la sélection est forte, seuls les plus gros des poissons sont capables de se reproduire. Dans des conditions plus douces, les poissons les plus petits sont capables de survivre et de se reproduire. Dans ces cas la sélection est plus faible.

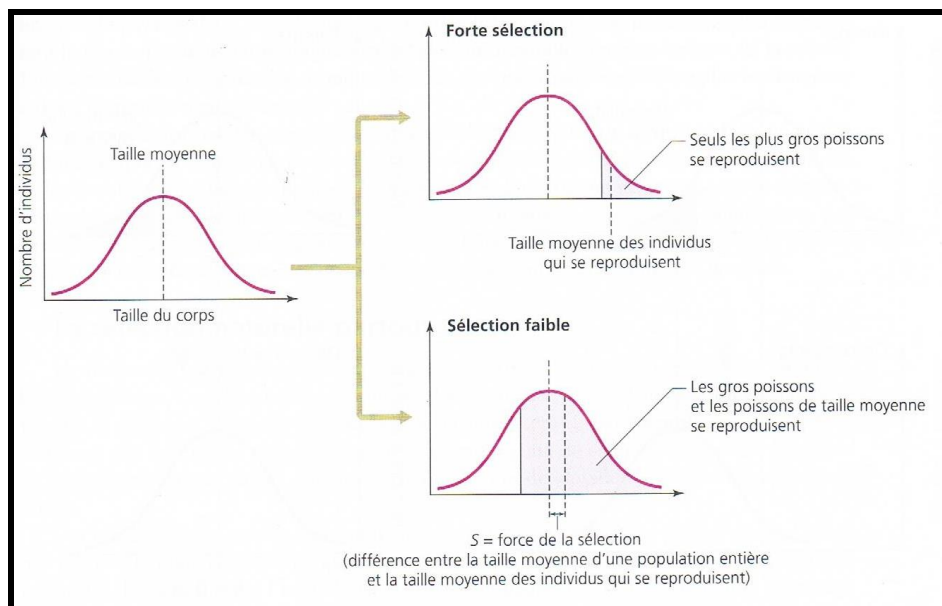


Figure 18

L'effet que la sélection a sur une population dépend de la variabilité de cette population. La variation globale d'un caractère a deux origines : la variabilité des facteurs génétiques et la variabilité des facteurs environnementaux. La fraction génétique de la variabilité s'appelle héritabilité du trait.

Si la taille d'un corps est le résultat des seuls facteurs environnementaux, la température de l'eau, par exemple, ou bien encore la quantité de nourriture qu'une larve de poisson peut trouver, l'héritabilité de la taille est égale à zéro (figure 19). Tous les gros poissons qui vont se reproduire donneront naissance à une génération de nouveaux poissons qui a la même variabilité. A l'autre extrême, quand l'héritabilité est égale à un, la taille moyenne des poissons augmentera.

Les interrelations entre ces facteurs peuvent se résumer en une brève équation très élégante : la réponse d'une population est le produit de l'héritabilité d'un trait par la force de la sélection. Si la sélection est forte, une population peut répondre au moyen d'un changement rapide, même s'il s'agit d'un trait peu héritable. Une sélection faible peut conduire à des changements évolutionnistes significatifs si l'héritabilité du trait est forte.

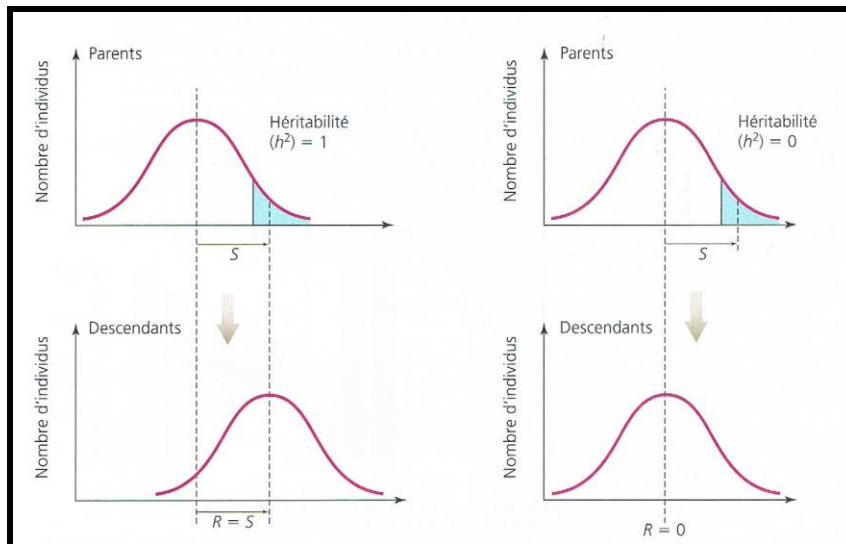


Figure 19

Un trait comme la taille du corps n'est pas la seule chose qui évolue lorsqu'une population fait l'objet d'une sélection naturelle. Les individus au plus fort potentiel reproductif sont ceux possédant des allèles qui confèrent la *fitness* la plus élevée. A chaque génération, ces allèles deviennent plus communs dans la population. Le résultat en sera une augmentation moyenne de la *fitness*. Au fur et à mesure que ces allèles sont de plus en plus communs, ceux qui diminuent la *fitness* deviennent plus rares. Il y a, autrement dit, moins de variabilité dans la population. Moins de variabilité génétique signifie diminution de l'héritabilité du trait, et moins d'héritabilité signifie que les changements évolutionnistes deviennent plus petits à chaque génération.

L'un des moyens de penser les relations entre variation génétique et sélection naturelle consiste à imaginer qu'une population voyage en traversant des montagnes et des vallées. Le paysage est ici un graphique avec deux traits sur les axes des x et des y respectivement (figure 20). La hauteur du paysage (l'axe z) est la *fitness* qui résulte de la combinaison de ces traits. En augmentant la *fitness* moyenne d'une population, la sélection naturelle la pousse en haut de la colline. Lorsque la variabilité génétique d'une population se rétrécit, sa *fitness* s'élève plus lentement et s'arrête éventuellement sur un pic.

Les populations réelles, comme les cultures d'*E.coli*, grimpent sur ces collines adaptatives, mais, en fin de compte, ces paysages de *fitness* ne sont qu'une métaphore utile. Comme toutes les métaphores, elle a ses limites. La variation génétique peut se réapprovisionner au moyen de nouvelles mutations ou de

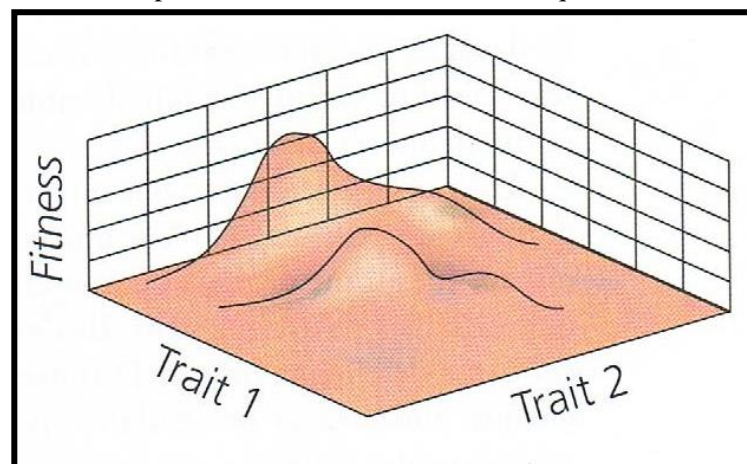


Figure 20

croisements avec d'autres populations, par exemple. Si l'environnement change, la *fitness* des différents traits se modifie également. Au lieu d'être une terre fixe et plane, le paysage de la *fitness* ressemble plus à une mer houleuse.

5.10 Boire du lait : une empreinte de la sélection naturelle

Si votre ancêtre est originaire de l'Europe de l'Ouest, vous avez des chances de pouvoir digérer le lait, mais si vous êtes Chinois, vous avez peu de chances de pouvoir le faire. Ces différences sont le fruit d'une sélection naturelle survenue chez les hommes il y a plusieurs milliers d'années.

Les humains sont des mammifères et l'une des caractéristiques des mammifères vivants est de produire du lait. Les jeunes mammifères boivent le lait de leur mère et le digèrent en produisant une enzyme appelé « lactase ». La lactase agit comme une paire de ciseaux, découpant en petits morceaux les molécules d'un sucre du lait appelée « lactose ». Les composants du lactose peuvent ainsi être absorbés et passer dans la circulation. Typiquement, dès que les mères ont sevré leurs petits, les mammifères arrêtent de produire de la lactase. Ils ne perdent pas leur énergie à fabriquer une enzyme qui ne leur sert plus à rien.

Environ 70% des êtres humains fonctionnent de cette manière. Ils peuvent donc digérer le lait quand ils sont jeunes, mais c'est plus difficile quand ils sont devenus adultes. Quand ils boivent du lait, le lactose s'accumule dans l'intestin où il nourrit les bactéries. Les déchets libérés par les bactéries provoquent l'indigestion et donnent des gaz.

Chez 30% des personnes, cependant, l'intestin continue à fabriquer de la lactase à l'âge adulte. Elles peuvent consommer du lait et d'autres produits laitiers sans aucun trouble.

Les scientifiques ont recherché pendant des années les allèles qui rendent les personnes tolérantes ou intolérantes au lactose. Ils ont trouvé plusieurs allèles d'un segment d'ADN appelé *LCT* qui contient le gène que les humains utilisent pour produire la lactase. Ces allèles montrent une forte association avec la capacité de digérer le lactose à l'âge adulte.

Comment ces 30% de personnes finissent-elles avec ces allèles de la tolérance au lactose ?

Comme nous l'avons vu, les deux explications possibles sont soit la dérive génétique au hasard soit la sélection naturelle. Pour faire la distinction entre ces deux possibilités, les chercheurs de l'Institut national de la santé en Finlande ont utilisé une technique particulière de recombinaison de gènes. Chaque fois que les parents ont transmis leurs gènes à leurs enfants, leurs chromosomes ont troqué de gros fragments d'ADN. Si un nouvel allèle apparaît par mutation, il sera transmis en même temps qu'un peu de l'ADN qui l'entoure, mais, avec le temps, comme les chromosomes sont découpés puis échangés encore et encore, ces allèles restent de moins en moins liés à leurs premiers voisins.

La sélection naturelle dissémine les allèles beaucoup plus rapidement que la dérive génétique, donnant aux recombinaisons moins de temps pour séparer un allèle des régions voisines de l'ADN. Un allèle qui subit une sélection naturelle rapide deviendra très commun et sera lié aux mêmes allèles de voisinage chez beaucoup de personnes (*figure 21*). C'est exactement le même modèle que les chercheurs finlandais ont trouvé chez les sujets porteurs des allèles *LCT* qui confèrent la tolérance au lactose. Les larges fragments d'ADN qui entourent les gènes *LCT* étaient partagés par toutes les personnes qui sont tolérantes au lactose.

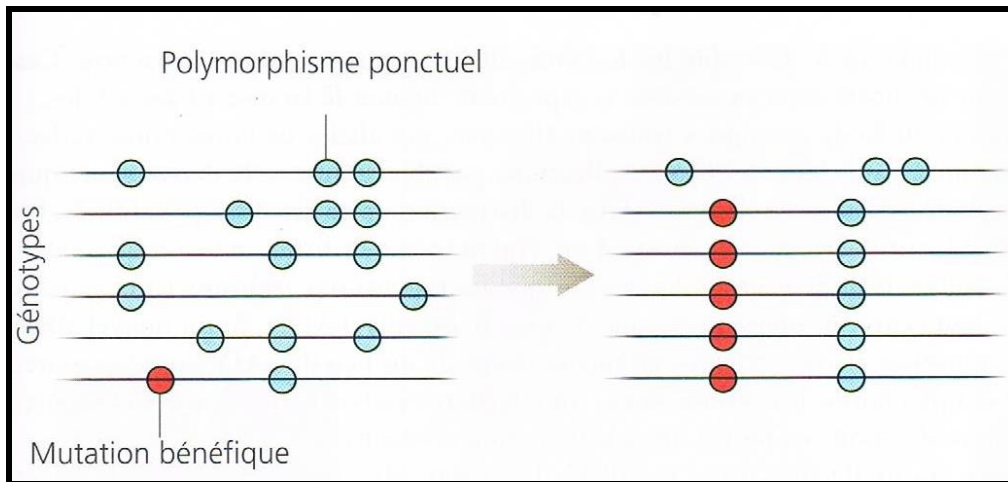


Figure 21

Une autre clé importante vient de la culture des peuples dans lesquels ces allèles sont trouvés, c'est-à-dire des peuples qui vivent dans des endroits comme le Nord de l'Europe, l'Est africain et l'Arabie saoudite. Ces régions sont le foyer de cultures basées sur des troupeaux de bétail depuis moins de 10 000 ans et chez lesquelles les vaches et les chameaux jouent un rôle crucial dans l'alimentation.

L'hypothèse la mieux étayée concernant la tolérance au lactose est que des mutations sont apparues chez ces gardiens de troupeaux qui ont empêché que *LCT* soit inactivé comme dans le passé. Dans leurs cultures pastorales, la capacité de digérer le lait est un bénéfice important, parce que le lait est abondant. Les personnes qui peuvent obtenir des protéines et d'autres nutriments à partir du lait ont plus de chances de survivre et de transmettre la copie de leur mutation sur *LCT* à leurs descendants. Dans d'autres cultures, des mutations semblables apparaissent de temps à autre, mais elles n'offrent aucun avantage parce que le lait ne constitue pas une part importante de leur alimentation.

5.11 La géographie de la *fitness*

Lorsqu'un allèle se disperse dans une population, il se répand aussi à travers l'espace. Si une girafe porteuse d'un allèle bénéfique fait une petite promenade à travers le Serengeti (Tanzanie) et rejoint un nouveau troupeau, l'allèle pourra devenir commun dans le nouveau troupeau. Une autre girafe pourra alors le transporter à nouveau dans un autre troupeau. La vitesse à laquelle les allèles se déplacent entre les populations, un processus connu comme flux génique, est contrôlée par plusieurs variables. La quantité de flux génique dépend de la distance parcourue par chaque organisme, par exemple, et de la distance parcourue par ses gamètes. Un arbre évidemment ne bougera pas ses racines pour aller faire une balade, mais son pollen peut dériver très loin, ses graines peuvent se coller aux pattes des oiseaux et traverser des océans entiers.

Beaucoup de gènes qui évoluent d'une population à l'autre sont neutres. Ils n'augmentent ni ne diminuent la *fitness* des organismes, et peu importe où vivent ces organismes. Mais le flux génique peut porter aussi bien sur des allèles bénéfiques que sur des allèles délétères. Une fois implanté dans une nouvelle population, un allèle qui, précédemment, élevait la *fitness* peut maintenant l'abaisser. De cette manière, de nouvelles copies d'allèles peuvent devenir plus abondantes dans une population et devenir plus rares dans une autre.

Ce mouvement complexe des gènes rend compte de plusieurs observations faites dans la nature. Prenons, par exemple, le *scarlet kingsnake* (*Lampropeltis triangulum elapsoides*) qui est un serpent vivant dans l'Est des Etats-Unis. Dans le Sud-Est comme en Floride et en Géorgie, *Lampropeltis* est tricolore, fait d'anneaux rouges, jaunes et noirs, mais dans le Nord, dans le Tennessee, le Kentucky et la Virginie, *Lampropeltis* est plus uniformément rouge.

En 2008, Georges Harper et David Pfennig, deux biologistes de l'université de Caroline du Nord, découvrirent pourquoi la même espèce de serpent était si dissemblable dans des endroits différents

(figure 22), Les *scarlet kingsnakes* du Sud-Est vivent à proximité de serpents corail de l'Est, *Micrurus fulvius*, dont la piqûre est mortelle. Ces serpents corail comme de nombreux serpents venimeux ont développé des motifs de pelage éclatants. Les prédateurs, tels les animaux carnivores, les reconnaissent et les laissent tranquilles. Le résultat est que les prédateurs évitent aussi les *Lampropeltis* qui leur ressemblent mais ne sont pas venimeux eux-mêmes.

L'espèce *Lampropeltis* est beaucoup plus variée que celle des serpents corail. Dans le Nord, où les *Lampropeltis* ne vivent pas à côté des serpents corail, leur aspect est différent de celui des serpents corail. La variation entre les populations du Nord et du Sud des *Lampropeltis* n'est pas le résultat d'un isolement génétique. En collectant l'ADN des différents types de *Lampropeltis*, Harper et Pfening ont mis en évidence un flux génétique à travers les différents types de serpents. Les *Lampropeltis* du Sud ont migré vers d'autres populations, apportant ainsi les allèles qui leur permettent de mimer les serpents corail.

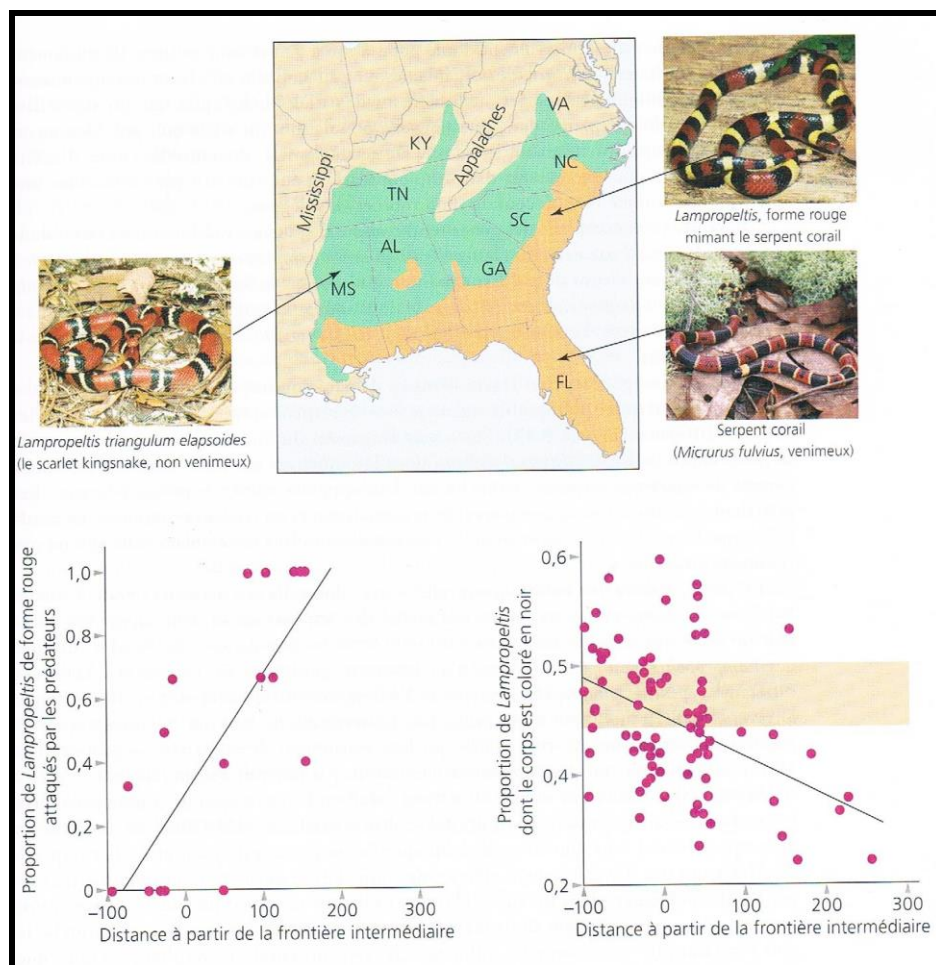


Figure 22

Mais pourquoi donc tous les *Lampropeltis* ne sont –ils pas devenus des imitateurs ?

Parce qu'il se trouve que mimer un serpent corail est le seul moyen de se protéger contre les prédateurs qui vivent sur le territoire des serpents corail. Les prédateurs hors territoire des serpents corail sont plus disposés à attaquer les serpents qui ressemblent aux serpents corail. Ce qui sert d'avertissement efficace dans un endroit devient un moyen d'attirer l'attention des prédateurs dans un autre. Harper et Pfening ont mis en évidence un flux génétique à travers les différents types de serpents.

Les *Lampropeltis* les plus éloignés proviennent des zones de chevauchement et que la sélection naturelle la plus forte travaille donc contre les imitateurs des serpents corail. Le résultat c'est donc que plus l'on s'éloigne de la zone de chevauchement, moins les *Lampropeltis* ressemblent aux serpents corail.

5.12 Les limites de la sélection

La sélection naturelle n'accorde pas toute adaptation dont chaque espèce peut avoir besoin pour survivre à un ensemble de conditions particulières. Elle n'atteint jamais la perfection lorsqu'elle accroît la *fitness*. La sélection stabilisante favorise en effet, par exemple, la persistance de l'anémie falciforme dans les populations humaines. Grâce à la pléiotropie, les gènes peuvent avoir plusieurs propriétés, certaines bénéfiques, d'autres nocives.

Comprendre les contraintes de la sélection naturelle est important, pas seulement pour comprendre comment travaillent la nature, mais aussi pour prédire comment fonctionnent les différentes innovations des biotechnologies. Pendant ces vingt dernières années, beaucoup de paysans ont commencé à cultiver des plantes génétiquement modifiées capables de se défendre contre les insectes. Ces plantes sont porteuses d'un gène bactérien qui fabrique une toxine létale pour les insectes. Le gène est appelé *Bt*, nom qui provient de l'espèce d'où il provient, *Bacillus thuringiensis*.

Quand *Bt* est appliqué au coton et à d'autres cultures, certains biologistes ont averti que les insectes pourraient évoluer eux-mêmes et devenir résistants à la toxine. C'est une leçon que les chercheurs avaient apprise avec le temps durant le dernier siècle puisque beaucoup d'insectes sont devenus résistants aux pesticides. Comprendre l'évolution avait ainsi en même temps fourni une stratégie pour atténuer le développement de la résistance.

Dans un champ planté avec des cultures traitées par *Bt*, les insectes capables de résister à la toxine étaient en mesure de prospérer, mais les mutations responsables de cette résistance avaient un coût. Dans un champ planté avec des graines ordinaires, les insectes résistants seraient entrés en compétition avec d'autres insectes qui n'auraient pas investi dans la détoxification de *Bt*. Dans les deux champs, l'évolution se produit dans deux directions opposées et si les deux champs sont proches l'un de l'autre, les insectes peuvent s'accoupler et mélanger leurs gènes. Les insectes résistants s'accouplent avec leurs voisins vulnérables et produisent une descendance moins résistante.

Les chercheurs avisèrent les paysans exploitant ce type de culture génétiquement modifiée de planter également des graines non génétiquement modifiées. Les champs de culture traditionnelle serviraient de « refuge » dans lesquels les insectes sensibles à *Bt* pourraient être en compétition avec les insectes résistants. Les insectes sensibles pourraient alors disperser leurs gènes dans les champs environnants et atténuer la résistance à *Bt*.

Plusieurs années après l'introduction des cultures *Bt*, les insectes résistants à *Bt* se sont développés en nombre et, en 2008, les chercheurs ont passé en revue l'augmentation de la résistance. Dans les endroits où se trouvaient de vastes zones refuges, la résistance avait évolué beaucoup plus lentement que dans ceux où les zones refuges étaient plus petites. Les paysans avaient ainsi conduit une expérience géante sur l'évolution et celle-ci avait répondu aux prédictions faites par les biologistes de l'évolution.

6 ADAPTATIONS : DES GÈNES AUX TRAITS

6.1 Les innovations sont possibles aujourd'hui

Il n'y a pas que dans un laboratoire qu'un chercheur peut étudier l'évolution des bactéries. La pollution que nous avons créée dans notre environnement a déclenché certaines évolutions remarquables dans le monde bactérien. Au début du XX^e siècle, les chimistes ont commencé à développer des composés à base de chlore pour tuer divers insectes nuisibles. L'un de ces composés, le pentachlorophénol (ou, pour faire simple le PCP) a été introduit en 1936 pour éliminer un champignon qui était à l'origine de la pourriture sèche du bois. Le PCP peut s'introduire dans les sols et y séjourner pendant des années. Au début, les bactéries du sol ne peuvent pas digérer des composés comme le PCP, elles n'ont pas les protéines nécessaires pour accomplir cette tâche, tout simplement parce que le PCP n'existe pas dans la nature.

Avec le temps, les chercheurs ont pourtant découvert qu'une bactérie du sol appelée *Sphingobium* avait évolué et était devenue capable de digérer du PCP. Elle peut enlever cinq atomes de chlore du PCP et digérer ensuite ce qui reste de carbone, d'hydrogène et d'oxygène. Les bactéries ont besoin d'utiliser cinq différentes protéines pour découper le PCP, chacune de ces protéines produisant une petite réaction comme celle d'enlever un atome de chlore ou de réarranger la molécule modifiée.

Comment donc un ensemble de cinq protéines peut-il évoluer ainsi à partir de rien ?

Afin de trouver la réponse, Shelley Copley et ses collègues de l'Université du Colorado ont comparé les gènes codants les protéines capables de dégrader le PCP avec d'autres gènes. Ils trouvèrent ainsi que les protéines que *Sphingobium* utilisait pour cette dégradation étaient proches de celles que cette bactérie employait déjà pour dégrader d'autres molécules comme les acides aminés. Les recherches de Copley sont à l'origine de l'hypothèse selon laquelle la voie catabolique utilisée par cette bactérie pour dégrader le PCP n'était pas venue de rien mais qu'il s'agissait en fait de vieilles protéines recrutées pour être réassemblées et former de nouvelles voies cataboliques. Il peut être difficile de croire qu'une grosse protéine adaptée à la réalisation d'un seul travail puisse avoir d'autres fonctions. En fait, beaucoup de protéines ont plusieurs fonctions parce que leur structure leur permet d'embrasser plus d'une sorte de molécule. L'une des protéines que *Sphingobium* utilise pour découper le PCP, Pcp-C, en est un excellent exemple puisqu'elle peut non seulement découper le PCP mais également plusieurs acides aminés.

Cela ne signifie pas que la protéine exécute chacune de ces fonctions à la même vitesse. En fait, une protéine aux fonctions multiples exécute très bien une seule fonction, et n'exécute les autres fonctions que mal ou très incomplètement. Reste qu'il vaut mieux exécuter imparfaitement une fonction plutôt que de ne pas l'exécuter du tout, surtout si cette réaction est bénéfique à l'organisme. Une fois le PCP dans le sol par exemple, les bactéries qui peuvent le détruire, même lentement, ont en fait acquis une nouvelle source d'alimentation. La sélection naturelle favorise les mutations qui accélèrent la dégradation, normalement lente, du PCP.

Pcp-C, par exemple, peut encore être capable de dégrader les acides aminés, mais elle le fait beaucoup plus lentement que les protéines spécialisées.

Il y a néanmoins une contrainte à l'évolution de nouvelles fonctions dans les protéines. Un organisme peut tirer bénéfice d'une protéine ayant acquis une nouvelle fonction seulement s'il ne dépend pas encore de l'ancienne fonction de cette protéine. Il y a plusieurs moyens d'éviter cette impasse. Un gène aux fonctions multiples peut, par exemple, être copiés accidentellement, et, à partir de là, les deux gènes vont fabriquer la même protéine. L'un de ces deux gènes est maintenant libre d'évoluer de

façon à ce qu'une réaction lente puisse se faire plus rapidement. L'autre copie du gène peut ainsi continuer à fabriquer les protéines adaptées à la réaction originelle.

Les bactéries ont un autre moyen de contourner ce type d'obstacle, à travers le transfert horizontal de gènes. Elles peuvent acquérir de nouveaux gènes (et de nouvelles copies du gène qu'elles avaient déjà) à partir d'autres bactéries. Ces gènes importants peuvent s'incorporer dans une voie métabolique déjà présente et lui permettre d'accomplir une nouvelle tâche.

6.2 Est-ce que je peux emprunter un gène ?

Le recrutement de gènes et leur duplication sont importants pour l'évolution de nouvelles adaptations non seulement chez les bactéries mais aussi chez les êtres multicellulaires. On peut utiliser les fossiles et l'anatomie des animaux vivants pour détecter l'origine d'adaptations comme les pattes ou les plumes. Ce type de recherche montre que ces nouvelles adaptations n'apparaissent pas par génération spontanée, il s'agit en réalité de modifications portant sur des adaptations préexistantes ayant généralement servi à d'autres usages. Les biologistes de l'évolution peuvent même avoir une meilleure compréhension de la manière dont évoluent les adaptations chez l'animal en examinant les gènes qui les ont bâties (*figure 23*).

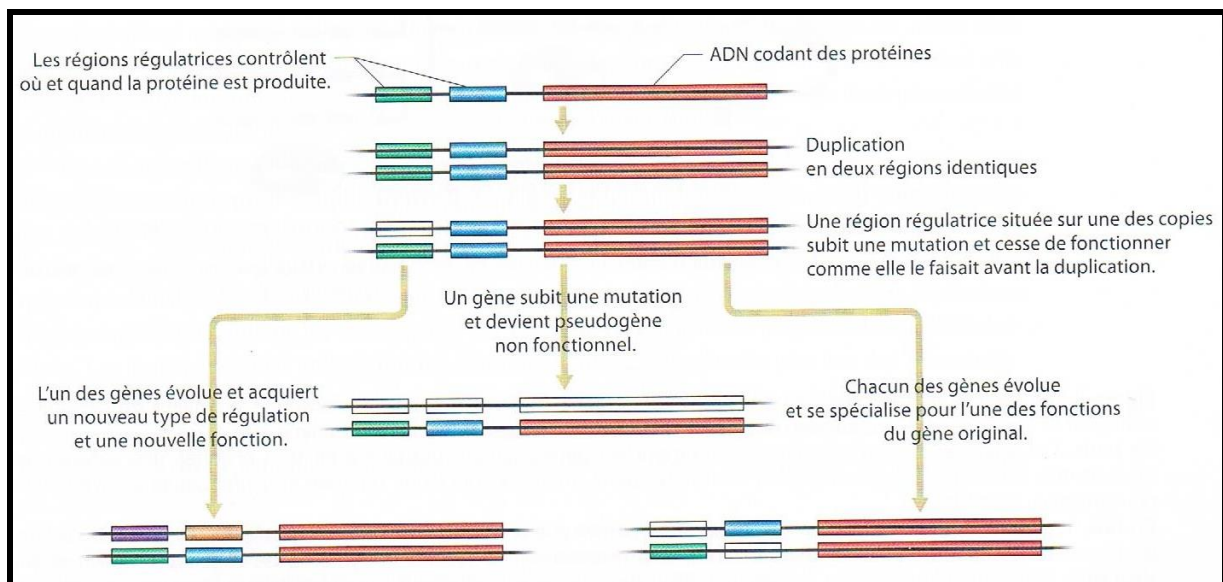


Figure 23 : Quand les gènes se dupliquent, ils peuvent acquérir de nouvelles fonctions par différents mécanismes.

Dès qu'un œuf commence à se diviser et à fabriquer un embryon, les cellules des différentes parties de cet organisme en croissance commencent à effectuer diverses tâches. Certaines fabriquent de l'os, d'autres s'étirent et forment des neurones, d'autres meurent, d'autres encore forment de petits bouquets qui deviendront éventuellement un cœur ou un cerveau. Pourtant toutes ces cellules utilisent le même groupe de gènes pour se construire elles-mêmes. Une importante source de différences entre ces cellules est une protéine appelée « facteurs de transcription ». Les facteurs de transcription se lient spécifiquement à certaines parties des brins d'ADN pour réguler l'expression des gènes du voisinage.

Certains facteurs de transcription peuvent activer l'expression des gènes, d'autres au contraire peuvent l'inhiber. Chez les animaux, plusieurs gènes ne peuvent s'exprimer que si toute une série de facteurs de transcription se sont préalablement liés à l'ADN de leur voisinage, au fur et mesure du développement embryonnaire, les cellules commencent à utiliser des facteurs de transcription pour allumer ou éteindre l'expression de gènes d'une façon précise, séquentielle et déterminée.

Les gènes des facteurs de transcription tout comme les sites auxquels ils se lient peuvent muter et, parfois, ces mutations peuvent ouvrir de nouvelles voies à l'évolution.

7 L'ORIGINE DES ESPÈCES

7.1 Le problème de l'espèce

Le terme **espèce** vient d'un mot latin qui signifie « catégorie » ou « apparence ». De fait, on distingue les catégories de végétaux et d'animaux, les chiens et les chats par exemple, d'après les différences de leur apparence. Linné, le père de la taxinomie moderne, se fondait sur l'aspect physique, ou morphologique des végétaux et des animaux. Aujourd'hui encore, c'est la **définition morphologique de l'espèce** qui guide le plus souvent les classifications.

La définition morphologique rencontre quelques embûches. Ainsi, il est parfois difficile de discerner si un ensemble d'organismes se compose de plusieurs espèces ou d'une espèce unique présentant une grande variation phénotypique. Inversement, deux populations pratiquement impossibles à différencier d'après des critères morphologiques peuvent en réalité constituer des espèces distinctes en vertu d'autres critères.

La **définition biologique de l'espèce** veut qu'une espèce soit une population ou un groupe de populations dont les membres, dans la nature, peuvent produire une progéniture féconde les uns avec les autres et non avec les membres d'autres espèces. Autrement dit, une espèce au sens biologique représente la plus grande unité de population dans laquelle le flux génétique est possible et se trouvant génétiquement isolée des autres populations. Tous les Humains appartiennent à la même espèce au sens biologique. En revanche, les Humains et les chimpanzés demeurent des espèces distinctes même aux endroits où ils cohabitent, car ils ne sont pas interféconds.

Le critère de l'interfécondité ne tient pas pour les organismes qui ont une reproduction totalement asexuée. La seule manière de diviser les organismes asexués en espèces consiste à grouper les clones qui possèdent la même morphologie et les mêmes caractéristiques biochimiques. En outre, la définition biologique de l'espèce ne peut être appliquée aux formes disparues, dont on doit classer les fossiles d'après des critères morphologiques.

7.1.1 L'isolement reproductif

Tout facteur qui empêche deux espèces de produire des hybrides féconds contribue à l'**isolement reproductif**. Aucune barrière n'est totalement infranchissable pour le flux génétique, mais la plupart des espèces sont génétiquement isolées de plusieurs façons. Bien entendu, si deux espèces se trouvent géographiquement séparées, elles ne peuvent se croiser. Cependant, on ne considère pas les barrières géographiques comme des mécanismes d'isolement reproductif, car elles ne sont pas intrinsèques aux organismes. L'isolement reproductif empêche les populations appartenant à des espèces différentes de se croiser, même si leurs aires de distribution se chevauchent.

Une mouche ne peut s'accoupler avec une grenouille ou une fougère.

Mais qu'est-ce qui empêche des espèces très semblables (c'est-à-dire étroitement apparentées) de se croiser ?

Les barrières reproductives qui isolent le patrimoine génétique des espèces sont soit **prézygotiques** soit **postzygotiques**, suivant qu'elles entrent en jeu avant ou après la fécondation des ovules.

7.1.1.1 L'isolement reproductif prézygotique

L'isolement reproductif prézygotique empêche l'accouplement entre les espèces ou entrave la fécondation des ovules si des membres d'espèces différentes s'accouplent. Cet isolement peut être écologique, temporel, éthologique, mécanique, et gamétique.

✓ **Isolement écologique** Deux espèces vivant dans des habitats différents compris dans une même région peuvent ne jamais se rencontrer ou se rencontrer rarement, même si elles ne sont pas à proprement parler isolées géographiquement. Ainsi, au Québec, on trouve les campagnols des champs (*Microtus pennsylvanicus*) dans la même région que les Campagnols des rochers (*Microtus chrotorrhinus*). Toutefois, la première espèce vit surtout dans un milieu humide et herbeux, tandis que la seconde préfère un milieu frais et rocailleux. L'isolement écologique s'observe aussi chez les parasites, qui s'en tiennent généralement à des espèces hôtes particulières. Deux espèces de parasites n'ont aucune chance de se croiser si elles vivent aux dépens d'hôtes différents.

✓ **Isolement temporel** Deux espèces qui se reproduisent à des heures, des semaines ou des saisons différentes ne peuvent mêler leurs gamètes. Les aires de distribution géographique de deux espèces de dorés (poissons carnivores d'eau douce) se chevauchent en grande partie sur le territoire québécois ; mais ces espèces très semblables ne se croisent pas parce que le doré jaune (*Stizostedion vitreum*) se reproduit au mois d'avril et le doré noir (*Stizostedion canadense*), à la fin du mois de mai et au début du mois de juin. Trois espèces d'orchidées du genre *Dendrobium* vivant dans la même forêt tropicale ne s'hybrident pas parce que leur floraison ne dure qu'une journée et que cette journée diffère pour chaque espèce.

✓ **Isolement éthologique** Les principaux mécanismes d'isolement reproductif des animaux étroitement apparentés sont probablement les signaux émis pour attirer les partenaires ainsi que le comportement élaboré propre à chaque espèce. Les mâles des différentes espèces de lucioles se manifestent aux femelles en émettant des séquences lumineuses particulières. Pour attirer les mâles, les femelles n'émettent de signaux qu'en réponse aux séquences caractéristiques de leur propre espèce.

✓ **Isolement mécanique** Si des membres d'espèces étroitement apparentées tentent de s'accoupler, ils en sont empêchés par les incompatibilités de leurs anatomies. Par exemple, des barrières mécaniques contribuent à l'isolement reproductif des végétaux à fleurs pollinisées par des insectes ou certains oiseaux. Souvent, l'anatomie florale est adaptée à un pollinisateur précis qui, fidèlement, ne transporte le pollen qu'entre des végétaux de la même espèce.

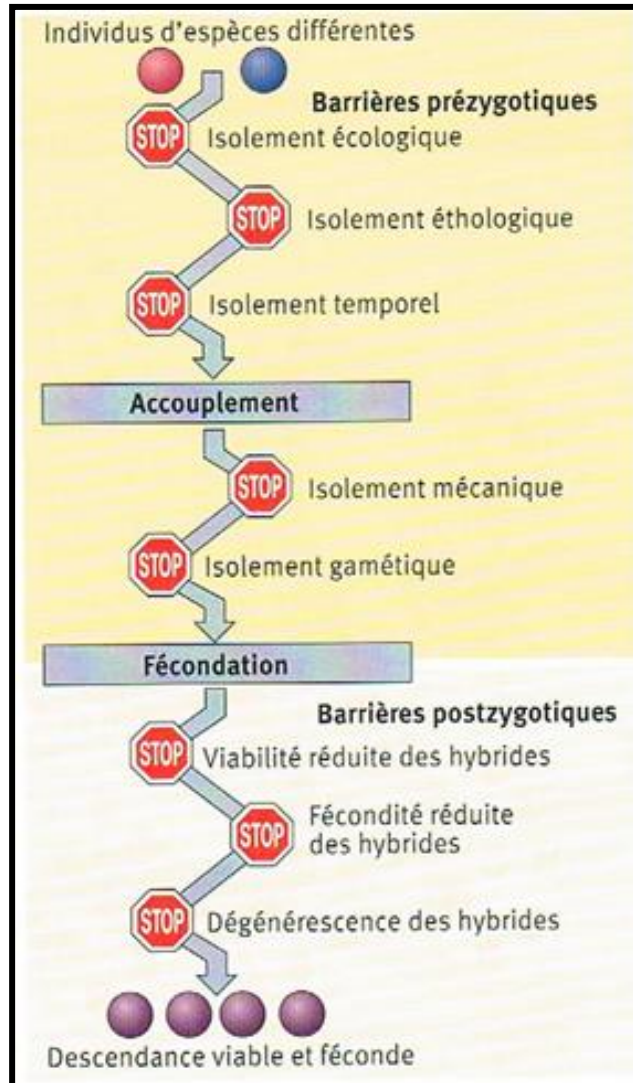


Figure 24 : Résumé des barrières reproductives

✓ **Isolement gamétique** Même si les gamètes d'espèces différentes viennent à se rencontrer, il est rare qu'ils fusionnent et forment un zygote. Chez les animaux dont les ovules se font féconder à l'intérieur du système génital de la femelle (fécondation interne), les spermatozoïdes ne survivent pas dans le système génital des femelles d'une autre espèce. Beaucoup d'animaux aquatiques libèrent leurs gamètes dans l'eau, après quoi les ovules sont fécondés (fécondation externe). Même lorsque deux espèces étroitement apparentées libèrent leurs gamètes en même temps au même endroit, la fécondation interspécifique se produit rarement. On pense que les enveloppes des ovules portent des molécules qui adhèrent uniquement aux molécules complémentaires situées sur les spermatozoïdes de la même espèce. Un mécanisme analogue de reconnaissance moléculaire permet à une fleur de distinguer le pollen de son espèce du pollen d'autres espèces.

7.1.1.2 L'isolement reproductif postzygotique

Si un spermatozoïde féconde un ovule d'une autre espèce, l'**isolement reproductif postzygotique** empêche le zygote hybride de devenir un adulte viable et fécond.

✓ **Non-viabilité des hybrides** Lorsque les barrières prézygotiques sont franchies et qu'un zygote hybride est formé, l'incompatibilité génétique entre les deux espèces peut entraîner la mort de l'embryon. Parmi les espèces de Grenouilles du genre *Rana*, quelques-unes partagent les mêmes habitats et s'hybrident occasionnellement. Cependant, les hybrides atteignent rarement la maturité et, le cas échéant, ils demeurent frêles.

✓ **Stérilité des hybrides** Il arrive que deux espèces se croisent et engendrent des descendants vigoureux. Cependant, l'isolement reproductif de ces espèces subsiste, car les hybrides sont généralement stériles : les gènes ne se transmettent pas d'un patrimoine génétique à l'autre. La méiose ne produit pas de gamètes normaux chez l'hybride si les deux espèces parentales ne possèdent pas le même nombre de chromosomes ou si ceux-ci n'ont pas la même structure. Le cas le plus connu de stérilité des hybrides est celui de la mule, l'hybride robuste issu du croisement d'un âne (mâle) et d'un cheval (jument). L'âne et le cheval demeurent des espèces distinctes parce que, sauf en de très rares cas, les mules ne peuvent se croiser ni avec l'une ni avec l'autre.

✓ **Déchéance des hybrides** Dans certains cas de croisements interspécifiques, les hybrides de la première génération sont viables et féconds. Mais lorsqu'ils s'accouplent entre eux ou se croisent avec l'une des espèces parentales, leur progéniture est frêle ou stérile. Ainsi, différentes espèces de cotonniers produisent des hybrides féconds, mais ceux-ci engendrent des graines non viables ou des plants faibles et difformes.

7.1.2 La biogéographie de la spéciation

Il existe une condition préalable à l'apparition d'une nouvelle espèce : **le patrimoine génétique d'une population doit se trouver séparé de celui des autres populations de la même espèce**. Si cette condition se réalise, la population scissionniste peut suivre une voie évolutive qui lui est propre, car les modifications des fréquences alléliques causées par la sélection, la dérive génétique et les mutations resteront à l'abri de l'apport génétique d'autres populations. Selon le lien géographique existant entre la nouvelle espèce et l'espèce ancestrale, on définit deux modes de spéciation. Premièrement, l'entrave initialement posée au flux génétique peut être constituée par une barrière géographique qui isole physiquement la population. Ce mode de spéciation est appelé **spéciation allopatrique** (du grec *allos* « autre », *patris* « patrie »), et les populations séparées par des barrières géographiques sont dites allopatriques. Deuxièmement, une sous-population peut se trouver en isolement reproductif au sein même de la population mère. On parle alors de **spéciation sympatrique** (du grec *syn* « ensemble »). On qualifie de sympatriques des populations dont les aires de distribution se chevauchent.

7.1.2.1 La spéciation allopatrique

Les phénomènes géologiques peuvent diviser une population en deux sous-ensembles isolés. Une chaîne de montagnes peut émerger et séparer graduellement une population d'organismes qui ne vit qu'à basse altitude ; la progression d'un glacier peut disjoindre peu à peu une population ; un bras de terre comme l'isthme de Panama peut se former et isoler les organismes aquatiques ; enfin, un grand lac peut se fragmenter en plusieurs étendues d'eau dont les populations se retrouvent écartées. Par ailleurs, un groupe peut se détacher de la population mère et former dans son nouvel habitat une petite population géographiquement isolée (effet fondateur).

Il y a environ 50'000 ans, durant une période glaciaire, le territoire qui porte aujourd'hui le nom de Death Valley, en Californie et au Nevada, recevait d'abondantes précipitations et était parcouru par un réseau de lacs et de rivières. L'assèchement s'amorça il y environ 10'000 ans et, 6'000 ans plus tard, le territoire était devenu un désert. De nos jours, il ne reste plus des lacs et des rivières que des points d'eau isolés, situés pour la plupart dans des failles profondes entre des parois rocheuses. La température et la salinité des points d'eau varient considérablement. Plusieurs ont un diamètre de quelques mètres seulement et sont habités par de petits Poissons du genre *Cyprinodon*. Chaque point d'eau habité contient une espèce adaptée à ce milieu et qui ne se trouve nulle part ailleurs dans le monde. Les diverses espèces descendent sans doute d'une même espèce ancestrale dont l'aire de distribution s'est fragmentée quand le territoire a subi l'assèchement ; les petites populations ainsi isolées ont connu une évolution divergente au fur et à mesure de leur adaptation à leur point d'eau respectif.

Conditions favorisant la spéciation allopatrique :

Chaque fois que des populations deviennent allopatriques, la spéciation est possible. Les patrimoines génétiques isolés accumulent, par suite de la microévolution, des différences qui peuvent faire diverger les phénotypes des populations. **Une petite population isolée a plus de chances qu'une grande population de changer suffisamment pour former une nouvelle espèce.**

Les grandes populations de platanes d'Amérique du Nord et de platanes d'Europe sont allopatriques depuis au moins 30 millions d'années, mais les spécimens que l'on croise produisent encore des hybrides féconds. De même, les espèces vivant de part et d'autre de l'isthme de Panama sont semblables. En revanche, les organismes relativement peu nombreux qui ont réussi à atteindre les Galápagos ont donné naissance à des espèces devenues presque totalement endémiques en moins de deux millions d'années.

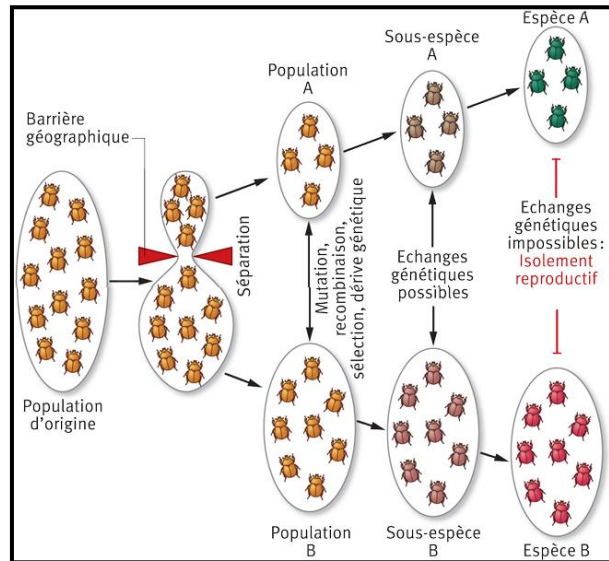


Figure 25 : Schéma représentant la spéciation allopatrique

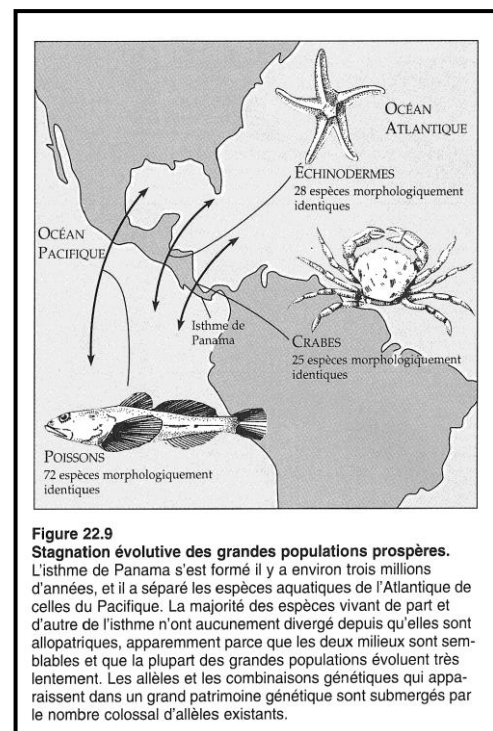


Figure 22.9 Stagnation évolutive des grandes populations prospères. L'isthme de Panama s'est formé il y a environ trois millions d'années, et il a séparé les espèces aquatiques de l'Atlantique de celles du Pacifique. La majorité des espèces vivant de part et d'autre de l'isthme n'ont aucunement divergé depuis qu'elles sont allopatriques, apparemment parce que les deux milieux sont semblables et que la plupart des grandes populations évoluent très lentement. Les allèles et les combinaisons génétiques qui apparaissent dans un grand patrimoine génétique sont submergés par le nombre colossal d'allèles existants.

Figure 26

En fait, la plupart des biologistes de l'évolution estiment qu'une petite population peut accumuler suffisamment de changements génétiques pour former une nouvelle espèce (au sens morphologique) en quelques centaines ou quelques milliers de générations ; cela équivaut à une période variant entre moins d'un millénaire et quelques dizaines de milliers d'années, suivant la durée des générations.

Radiation adaptative dans les archipels. La spéciation allopatrique s'est produite en rafales dans les archipels où des organismes égarés ou passivement détachés des populations mères ont fondé des populations qui ont évolué dans l'isolement. Les nombreuses espèces endémiques des Galápagos descendent d'individus venus du continent sud-américain par la voie des eaux ou des airs. Considérons par exemple les Pinsons de Darwin. Il se peut qu'une petite population du Pinson ancestral se soit implantée sur une île et que cet isolat périphérique ait formé une nouvelle espèce. Plus tard, quelques individus de cette espèce insulaire ont pu atteindre des îles voisines, où l'isolement géographique a permis d'autres épisodes de spéciation. De plus, il se peut que l'espèce nouvellement constituée soit retournée dans l'île d'où sa population fondatrice avait émigré ; là, elle a pu coexister avec l'espèce mère ou encore former une nouvelle espèce. Les invasions répétées par des isolats périphériques d'espèces d'îles voisines ont abouti à la longue à la cohabitation de plusieurs espèces sur chaque île. Treize espèces de Pinsons sont apparues dans l'archipel des Galápagos, et toutes descendent sûrement d'une même espèce ancestrale. Chaque île est aujourd'hui habitée par de nombreuses espèces, jusqu'à 10 dans certains cas. À l'opposé, l'île Cocos, située à 700 km au nord des Galápagos, n'abrite qu'une seule espèce de Pinsons, issue d'une espèce ancestrale qui a réussi à atteindre cette terre lointaine. Cocos est si isolée que les organismes n'ont pu y faire les visites qui ont entraîné la spéciation allopatrique aux Galápagos. L'émergence de nombreuses espèces à partir d'un ancêtre commun qui se répand dans de nouveaux milieux est appelée **radiation adaptative**. Chez les Pinsons de Darwin, la radiation adaptative se concrétise dans la spécialisation des becs pour différents types de nourriture.

Les îles Hawaï constituent peut-être la plus grande des vitrines de l'évolution. Ces îles volcaniques sont situées à environ 3500 Km du continent le plus proche. Du nord-ouest au sud-est de l'archipel, les îles sont de plus en plus récentes ; la plus jeune et la plus grande, Hawaï, date de moins d'un million d'années et on y trouve encore des volcans actifs. À l'origine dénudées, toutes ces îles ont subi progressivement la colonisation par des espèces issues d'individus que les vents et les courants océaniques ont amenés d'îles ou de continents lointains ou, encore, d'îles préexistantes de l'archipel. La diversité physique des îles, où l'altitude et la pluviosité varient considérablement, s'avère propice à la divergence évolutive par voie de sélection naturelle. Les invasions répétées et la spéciation allopatrique ont déclenché une radiation adaptative explosive ; sur les milliers d'espèces végétales et animales qui peuplent aujourd'hui les îles, la plupart ne se trouvent nulle part ailleurs dans le monde. À l'opposé, il n'existe pas d'espèces endémiques dans les Keys de la Floride. Apparemment, ces îles se situent si près du continent que les populations fondatrices ne restent pas claustrées assez longtemps pour que s'établissent des mécanismes d'isolement intrinsèques qui soustrairaient leur patrimoine génétique à l'afflux constant d'immigrants venus du continent.

7.1.2.2 La spéciation sympatrique

La spéciation sympatrique se définit comme l'émergence de nouvelles espèces à l'intérieur de l'aire de distribution de populations mères ; dans ce cas, l'isolement reproductif ne résulte pas de l'isolement géographique. La spéciation sympatrique survient en une seule génération si un changement génétique établit un mécanisme d'isolement entre les mutants et la population mère.

Beaucoup d'espèces végétales émergent à la suite d'accidents de la division cellulaire qui produisent un assortiment supplémentaire de chromosomes, la polyploidie.

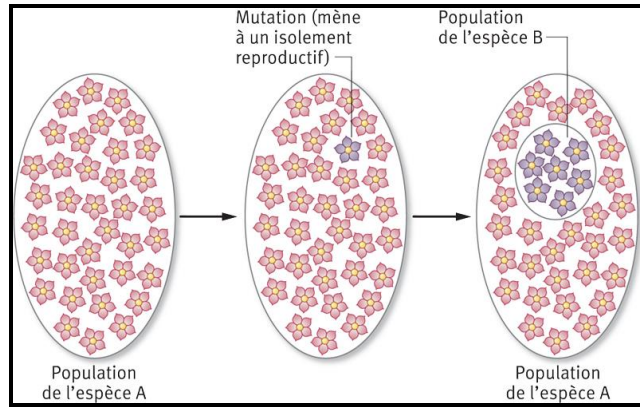


Figure 27 : Schéma représentant la spéciation sympatrique

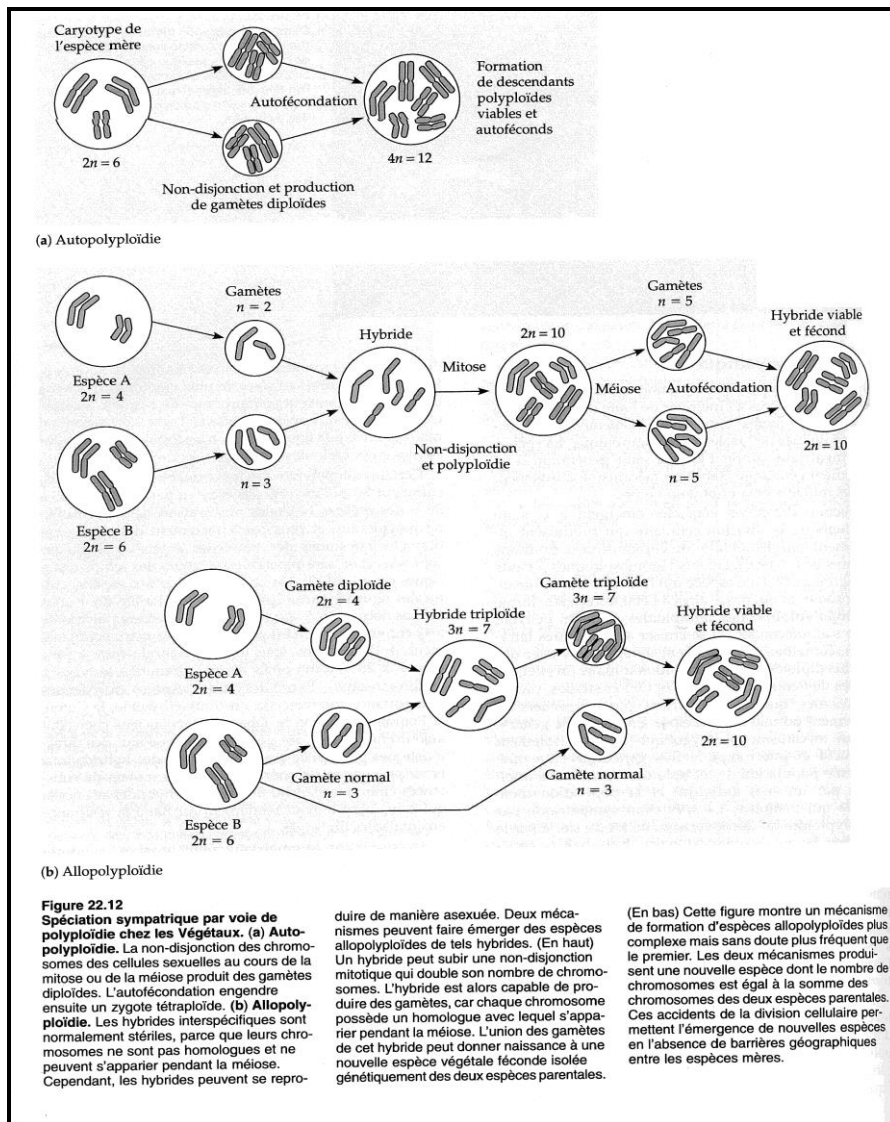


Figure 28 : La spéciation sympatrique

Une espèce qui double son nombre de chromosomes et qui passe ainsi à l'état tétraploïde forme un **autopolyploïde**. Les tétraploïdes ($4n$) mutants peuvent ensuite s'autoféconder ou se croiser avec d'autres tétraploïdes. Toutefois, ils ne peuvent se reproduire avec des individus diploïdes ($2n$) de la

population initiale. En effet, les hybrides deviendraient triploïdes ($3n$) et stériles, car les chromosomes qui ne s'apparient pas empêchent le déroulement normal de la méiose.

En une seule génération, un **mécanisme postzygotique** établit l'isolement reproductif et interrompt le flux génétique entre une minuscule population de tétraploïdes (formée éventuellement par un seul individu) et la population mère diploïde qui l'entoure. La spéciation sympatrique par autopolyploïdie fut découverte au début du siècle par le généticien Hugo de Vries, alors qu'il étudiait la génétique de l'onagre à grandes fleurs, *Oenothera grandiflora*, espèce diploïde à 14 chromosomes. Un jour, de Vries remarqua qu'un variant exceptionnel était apparu parmi les onagres, et l'examen au microscope révéla qu'il s'agissait d'un tétraploïde à 28 chromosomes. De Vries s'aperçut que cet individu ne pouvait se croiser avec les onagres diploïdes, et il nomma la nouvelle espèce *Oenothera gigas*.

Les espèces **allopolyloïdes** sont encore plus courantes que les espèces autopolyploïdes, et elles sont formées d'hybrides polyploïdes issus de deux espèces. Un allopolyloïde apparaît lorsque deux espèces se croisent et combinent leurs chromosomes. Les hybrides interspécifiques sont généralement stériles, car les chromosomes des deux jeux haploïdes ne peuvent s'apparier. Toutefois, les hybrides se révèlent souvent plus vigoureux que leurs parents, et ils peuvent se reproduire de manière asexuée (ce que font beaucoup de végétaux). Certains allopolyloïdes, remarquablement vigoureux, cumulent les points forts des espèces parentales. De 25 à 50 % des espèces végétales proviennent de la spéciation de polyploïdes, et plus particulièrement d'allopolyloïdes. Un bon nombre de nos espèces culturales figurent parmi les polyploïdes. Le blé dont nous faisons notre pain, *Triticum aestivum*, est un allopolyloïde à 42 chromosomes ; il est probablement apparu spontanément, il y a 8000 ans, sous forme d'hybride entre un blé cultivé à 28 chromosomes et une graminée sauvage à 14 chromosomes. Parmi les autres espèces polyploïdes d'importance commerciale, on trouve l'avoine, le coton, la pomme de terre et le tabac.

Les généticiens cherchent aujourd'hui à créer des polyploïdes qui possèdent des caractéristiques particulières en procédant à des hybridations et en provoquant la non-disjonction au moyen de substances chimiques. Ainsi, il existe des hybrides artificiels qui combinent le haut rendement du blé à la résistance aux maladies du seigle, comme le triticales. Sa culture s'est développée depuis les années 1960. Il est cultivé surtout comme céréale fourragère. Le premier croisement du blé tendre et du seigle remonte à 1876 : l'Écossais A.S Wilson réalisa les premiers hybrides qui ne purent être utilisés plus loin car ils étaient stériles. La première variété fertile de triticales a été produite pour la première fois en 1888 par l'Allemand Wilhelm Rimpau. Le triticales est une céréale secondaire, mais dont les surfaces cultivées augmentent régulièrement. Il est cultivé surtout en Russie, aux États-Unis, mais aussi en Australie et au Brésil. En France, ses zones de culture principales sont la Bretagne et Massif central.

La spéciation sympatrique peut aussi se produire dans le règne animal, bien qu'elle ne repose pas comme chez les végétaux sur le doublement du nombre de chromosomes. Des animaux peuvent entrer en isolement à l'intérieur de l'aire de distribution géographique d'une population mère si des facteurs génétiques les amènent à exploiter des ressources inutilisées par celle-ci. Le lac Victoria, en Afrique, a moins de 1 million d'années ; pourtant, il abrite près de 200 espèces étroitement apparentées de poissons appartenant à la famille des cichlidés. La subdivision de populations en groupes spécialisés pour différentes ressources du lac a probablement contribué à la radiation adaptative des poissons.

8 L'ÉVOLUTION DE L'HOMME

8.1 Généralités

Depuis que la théorie de Darwin a été acceptée par la communauté scientifique, l'évolution de l'homme fait l'objet d'intenses recherches, tant sur le terrain (recherche de fossiles, de trace de civilisation) qu'en laboratoire (analyses génétiques). Si beaucoup y cherchent encore la trace de l'action d'une divinité, le paléontologue Stephen Jay Gould a résumé notre présence sur terre à un accident de la nature, et cela pour quatre raisons :

1. Si notre lignée n'avait pas fait partie des rares survivants de l'extinction massive des animaux pluricellulaires au Cambrien (il y a quelque 530 millions d'années), il n'y aurait pas de vertébrés sur la Terre actuelle.
2. Si un petit groupe de poissons à nageoires n'avait pas acquis des arêtes ossifiées et une solide arête centrale capable de supporter sa masse sur terre (il y a quelques 350 millions d'années), les vertébrés n'auraient peut-être jamais quitté les eaux.
3. Si une volumineuse météorite n'avait pas percuté la Terre il y a 65 millions d'années, les dinosaures seraient toujours le phylum dominant et les mammifères seraient minoritaires.
4. S'il y a deux ou trois millions d'années, une petite lignée de Primates ne s'était pas redressée pour marcher dans la savane africaine, nos ancêtres auraient évolué vers une espèce de singe qui ressemblerait aux chimpanzés ou aux gorilles actuels.

L'évolution de l'homme est donc plutôt le fruit de plusieurs heureux accidents.

À l'origine, les scientifiques ont imaginé une spéciation de type « anagenèse », et cette image reste encore gravée dans l'inconscient populaire.

Dans l'imaginaire populaire, il est fréquent de présenter l'évolution en démarrant d'un singe qui, progressivement, se redresse. Au fur et à mesure qu'il adopte une posture humaine, il perd des poils, redresse la tête et marche sur ses jambes. Une humanisation du chimpanzé, en quelques sorte ! Les scientifiques ont donc passé des années à chercher le « chaînon manquant », soit un fossile qui relierait le singe à l'homme. Cette course au chaînon manquant a mené à l'une des plus célèbres fraudes de la paléontologie, lorsque Charles Dawson et Arthur Smith ont proclamé avoir découvert un fossile intermédiaire, baptisé Homme de Piltdown, en 1912. Des analyses menées en 1953 ont démontré qu'il s'agissait en réalité d'un crâne humain associé à une mâchoire d'orang-outan.

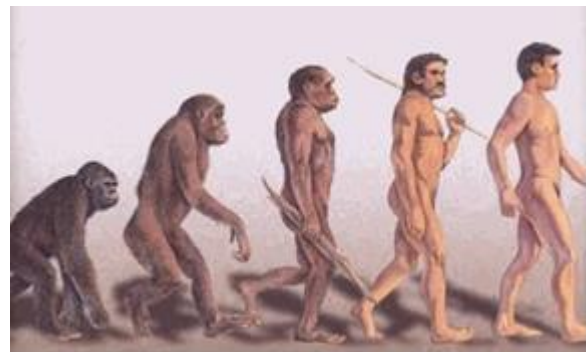


Figure 29 : l'évolution humaine dans sa vue « traditionnelle »

Aujourd'hui, nous savons que cette vision linéaire de l'évolution est fautive : la spéciation humaine s'est déroulée par la cladogenèse, comme une évolution buissonnante avec des branches mortes, des embranchements inconnus et des ancêtres perdus.

Nous savons désormais que l'homme ne « descend » pas des grands singes : ils sont nos cousins. Nous possédons un ancêtre commun avec les chimpanzés, mais nous n'en descendons pas en ligne directe.

8.1.1 La place de l'homme dans le vivant

Dans la classification des êtres vivants, l'Homme appartient à la classe des mammifères, plus précisément à l'ordre des primates, comme les singes, dont on peut voir la classification dans les figures 30 et 31.

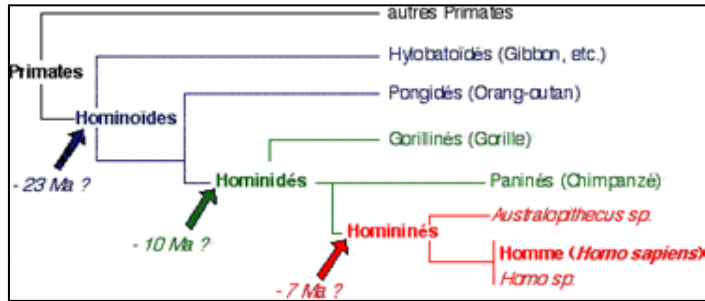


Figure 30 : arbre phylogénétique des primates

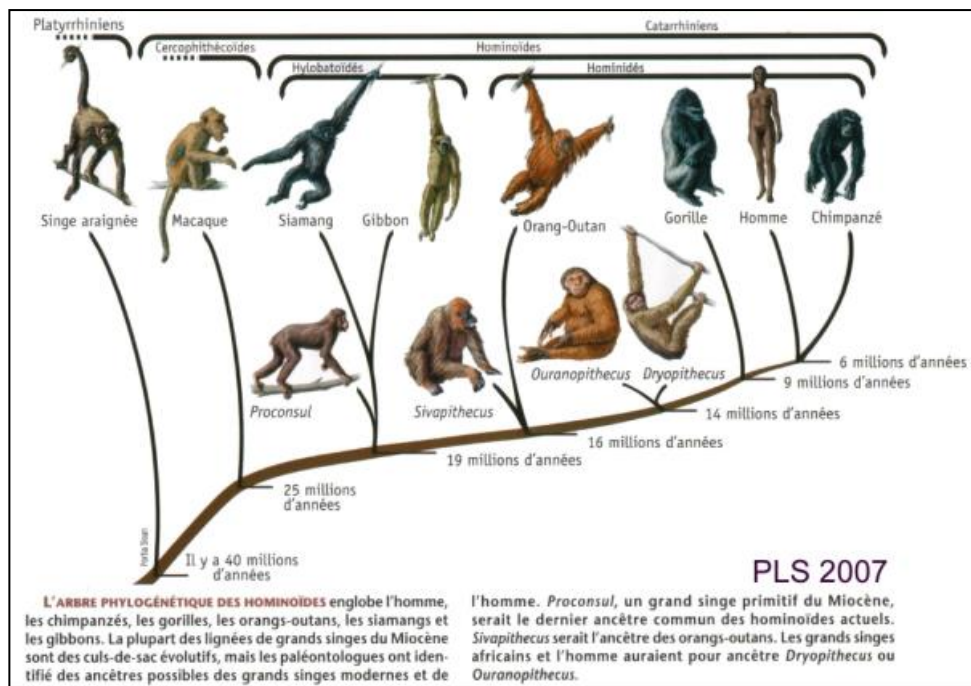


Figure 31 : arbre phylogénétique des hominoïdes

Pour appartenir à l'ordre des primates, un animal doit avoir les caractéristiques suivantes :

<ul style="list-style-type: none"> • membres de structure primitive à 5 doigts • mains partiellement préhensiles • pieds préhensiles (sauf homme) • pouce opposable • ongles plats (au lieu de griffes) • réduction du museau et de l'olfaction • face réduite • orbites de grande taille • orbites convergentes (vers l'avant) 	<ul style="list-style-type: none"> • cerveau relativement important et néocortex développé • masse cérébrale relativement élevée chez les nouveau-nés et les fœtus • gestation relativement longue • verticalisation du corps • dominance des membres postérieurs (centre de gravité près de la ceinture pelvienne) • denture complète (3 types de dents), modérément réduite • testicules dans un scrotum, dès la naissance • urètre et vagin complètement séparés chez les femelles • faible nombre de mamelles en position pectorale et non ventrale
--	--

8.2 L'hominisation

Pour Teilhard de Chardin (théologien, philosophe et paléontologue du début du XXe siècle), « l'hominisation est l'ensemble des processus évolutifs par lesquels les Hommes ont acquis les caractères qui les distinguent des autres primates ».

La première étape de l'hominisation a été la bipédie, entamée il y a environ 8 millions d'année. À cette époque vivent à l'est du continent africain de grands singes hominoïdes, dans une région géologiquement instable du fait de la pression des plaques tectoniques. Une faille immense, la Rift Valley (toujours visible dans l'actuelle Tanzanie et alentours), se forme par effondrement, séparant en deux la population de ces grands singes. À l'est de cette faille, la sécheresse s'installe et va transformer la forêt en savane. Les grands singes, habitués à une nourriture abondante dans un environnement boisé, se retrouvent assez soudainement dans un milieu où il faut faire parfois plusieurs kilomètres pour trouver à manger, dans une savane d'herbes hautes. C'est ainsi que la bipédie s'est imposée comme le moyen de locomotion le plus avantageux parmi ces singes.

À l'ouest, il n'y a pas eu de changements climatiques, la végétation est restée luxuriante et la nourriture abondante. Les grands singes présents de ce côté-là du Rift n'ont pas évolué en faveur de la bipédie, et sont les ancêtres des autres hominidés actuels (gorilles et chimpanzés).

Les explications ci-dessus appartiennent à l'une des hypothèses les plus anciennes et les plus en vogue sur l'apparition de l'homme, mais la découverte de fossiles d'australopithèque, bien plus au nord, a remis en cause cette hypothèse. Le fait est que nous ne savons pas exactement où ni comment sont apparus les premiers ancêtres de notre lignée !

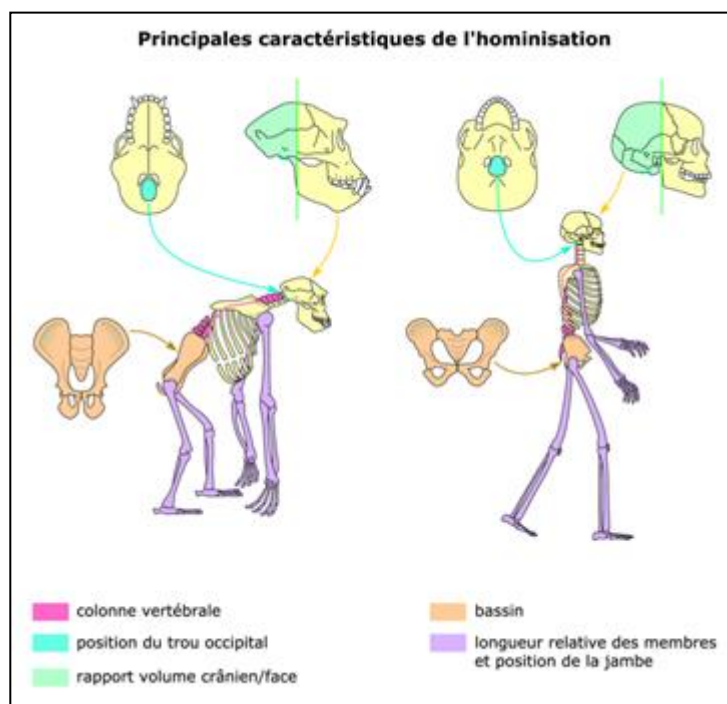


Figure 32 : l'hominisation du point de vue morphologique

L'apparition de la bipédie s'est traduite par plusieurs changements morphologiques : le trou occipital (lieu d'insertion de la colonne vertébrale dans le crâne) s'est déplacé vers le bas et le milieu, la colonne vertébrale s'est redressée, le bassin s'est raccourci et élargi et les jambes se sont allongées.

Depuis cette première innovation, d'autres traits sont apparus et ont distingué la lignée humaine de leurs cousins les grands singes :

- **Le développement du cerveau** : les premiers fossiles de la lignée humaine (les australopithèques) avaient une boîte crânienne d'environ 300-400 cm³. Chez l'homme actuel, ce volume est de l'ordre de 1'400 cm³ environ. D'après les découvertes, il semblerait même que l'homme de Néanderthal, notre dernier cousin, avait un volume crânien encore supérieur au nôtre (1'600 cm³). Du point de vue morphologique, si l'on compare le cerveau humain au cerveau du chimpanzé, c'est le cortex préfrontal qui s'est le plus développé dans la lignée humaine. Or, cette région du cerveau est associée principalement à la pensée abstraite.
- **L'apparition du langage** : notre langage verbal (utilisation de vocables précis associés en mots puis en phrase à l'aide d'une grammaire complexe) nous distingue nettement de nos cousins les singes. Ce langage nécessite non seulement un appareil vocal précis (larynx, cordes vocales développées, résonateurs crâniens), mais également des aires cérébrales appropriées. Dans le cerveau humain, deux zones spécifiques sont dédiées au langage : l'aire de Wernicke (dans le lobe temporal gauche, près du cortex auditif) et l'aire de Broca (lobe frontal gauche). L'aire de Wernicke est dédiée principalement à la compréhension du langage oral et écrit, tandis que l'aire de Broca est dédiée à la production de ce langage. Chez le singe, on retrouve une aire très similaire à l'aire de Wernicke, mais pas à l'aire de Broca. Cela pourrait signifier que les singes sont capables de comprendre un langage complexe, mais ne peuvent pas énoncer leurs idées de la même manière que nous (ils ne possèdent d'ailleurs pas l'appareil vocal approprié).
- **La conception de l'outil** : plusieurs espèces animales (singes, oiseaux, etc.) utilisent des outils, mais seul l'humain en fabrique de manière systématique et élaborée. Au fur et à mesure de l'hominisation, les outils sont devenus plus petits et plus coupants, plus diversifiés dans leur forme et leurs matériaux, et leur production s'est affinée. Dans une même ligne, on peut citer le développement de l'agriculture, de l'écriture et des technologies.
- **La maîtrise du feu** : elle semble être apparue avec *Homo erectus* il y a environ 1,2 millions d'années. Elle permet à la fois la cuisson des aliments (ce qui a contribué, par l'élimination de nombreux pathogènes, à augmenter drastiquement l'espérance de vie des individus), le chauffage des habitations (et donc la colonisation de milieux plus froids), l'éclairage, la défense contre les prédateurs mais également le regroupement social autour d'un foyer (ce qui a vraisemblablement contribué à l'évolution du langage et de la culture, notamment musicale).
- **Les sépultures et rites funéraires** : les premières sépultures trouvées datent de l'homme de Néanderthal, et témoignent de l'existence d'une pensée abstraite (croyance en une survie de l'âme après la mort du corps physique). Depuis, on a découvert chez d'autres animaux des expressions de deuil (éléphants, cétacés, babouins, grands singes, etc.)
- **L'art** : l'expression artistique d'une pensée symbolique semble être apparue avec notre espèce, *Homo sapiens*, il y a environ 35'000 ans.



Figure 33 : les peintures de Lascaux, parmi les plus anciennes connues

8.3 Les grandes lignées de l'humanité

Comme nous le montre la figure 34, les lignées humaines ont été nombreuses, et il est presque certain que d'autres restent encore à découvrir. Comme nous le voyons également, cette évolution ne s'est pas faite de manière linéaire, mais plutôt buissonnante, avec plusieurs lignées contemporaines. Actuellement, il n'en existe plus qu'une seule, *Homo sapiens sapiens*.

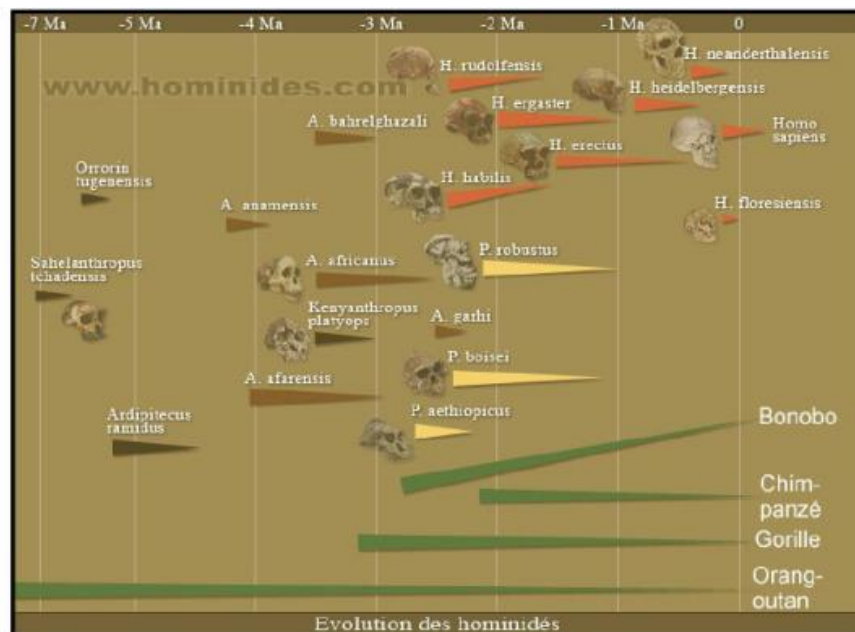


Figure 34 : évolution des hominidés selon l'hypothèse actuelle (2020)

Les premiers représentants de la lignée humaine sont les **australopithèques**. Ils n'appartiennent pas encore au genre *Homo*, et ne sont présents qu'en Afrique. Selon les dernières trouvailles, ils seraient apparus il y a environ 8 millions d'années, et se seraient éteints il y a 1 million d'années (ils auraient donc coexisté avec les premiers individus du genre *Homo*).

Leur crâne est similaire à celui des grands singes, mais leurs mâchoires montrent déjà des raccourcissements. Leurs doigts incurvés sont caractéristiques d'une vie partiellement arboricole. Ils mesuraient entre 1 mètre et 1.30 mètre.

De nombreuses lignées différentes du genre *Australopithecus* ont été retrouvées. Sur la base des différents fossiles trouvés, on distingue plusieurs espèces d'australopithèques, mais aucune n'a survécu à l'arrivée du genre *Homo*.

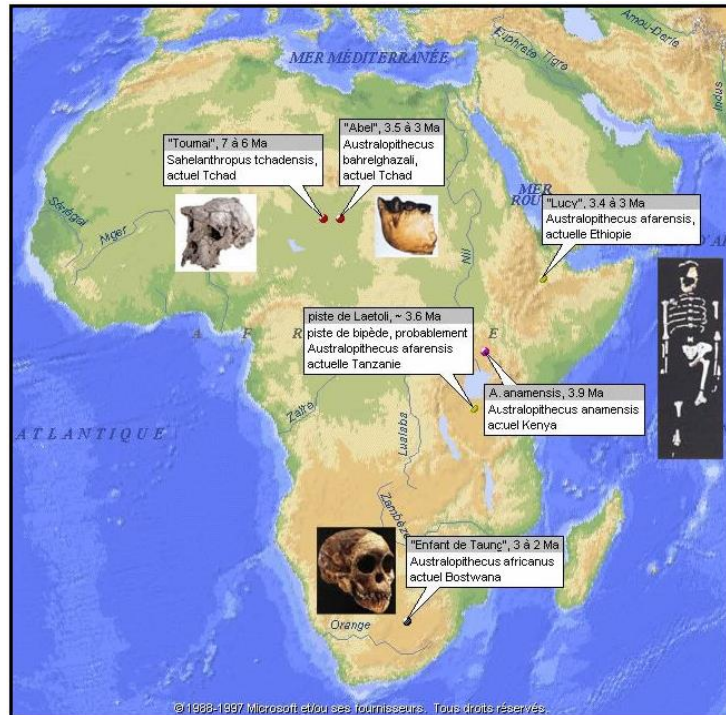


Figure 35 : les fossiles principaux d'australopithèques. Depuis, de très nombreux autres fossiles ont été trouvés dans les mêmes régions.

Les premières traces des représentants de notre genre ont été trouvées en Tanzanie (site d'Olduvai), puis d'autres au Kenya ou encore en Afrique du Sud. Elles datent d'environ -2,5 millions d'années. Leur propriétaire, qui mesurait entre 1,15 et 1,40 mètres a été baptisé **Homo habilis**. Leur capacité crânienne est nettement supérieure à celle des australopithèques (600-750 cm³). C'est avec cette espèce là que s'est développée l'utilisation d'outils.

Plus tard (-2 millions d'années) arrivent les traces d'**Homo ergaster**, le premier bipède permanent. Sa capacité crânienne s'est encore développée (850 cm³) et sa taille varie entre 1,5 et 1,7 m. Il est le premier à migrer hors de l'Afrique, et envahit l'Europe et l'Asie pour y donner des sous-espèces connues sous le nom d'**Homo erectus** (-1,6 million d'années) Les importantes migrations aller et retour compliquent dès ce stade l'établissement des filiations. **Homo erectus** a une posture verticale parfaite, utilise des outils évolués et maîtrise le feu. Il aménage également des habitats et des techniques de chasse très variables en fonction des nombreuses régions qu'il a colonisées.

Durant la période glaciaire, il semblerait que les glaciers européens aient isolés certaines populations d'**Homo erectus**, qui, totalement coupés de tout flux génétique, ont alors évolué en **Homo sapiens neanderthalensis**, ou Homme de Néanderthal. Trouvé pour la première fois en Allemagne, on a également trouvé ses traces partout en Europe, mais aussi en Asie et en Afrique. Les premières traces de ses peuplements remontent à 300'000 ans. Néanderthal avait un front droit, un crâne de 1'200 à 1'600 cm³ et une taille entre 1,55 et 1,65 m. Il a su s'adapter à toutes sortes de climats, même les plus rigoureux, et vivait dans des grottes ou des cabanes. Il fabriquait jusqu'à 60 types d'outils et d'armes différents. L'homme de Néanderthal enterrait ses morts, et il semble qu'il pratiquait aussi des rites magiques ou religieux.

L'espèce disparaît il y a environ 35'000 ans, après avoir cohabité quelques millénaires avec **Homo sapiens sapiens**, l'homme actuel. De récentes études suggèrent que nous tenons environ 4% de notre génome de l'homme de Néanderthal, signe que les deux espèces ont cohabité étroitement et se sont reproduits de manière régulière. **Homo sapiens sapiens** est apparu il y a environ 100'000 ans en Afrique, et est arrivé il y a 40'000 ans en Europe. Parfois surnommé Homme de Cro-Magnon, il se distinguait de Néanderthal par un front plus haut, des arcades sourcilières sans bourrelet, un menton développé, une grande taille (1,65-1,75 m.) et un grand volume cérébral (1'400 cm³). Il chassait pour

se nourrir, mais également pour se faire des vêtements et des tentes. Il est le premier à créer des objets d'art (statues, dessins, gravures, bijoux...).

Il y a environ 6'000 à 8'000 ans, l'Homme se sédentarise, et l'agriculture apparaît simultanément dans plusieurs points du globe : blé et orge en Méditerranée, mil en Afrique, riz en Thaïlande et maïs en Amérique centrale.

De nombreuses autres lignées humaines ont existé et restent encore à découvrir. Il n'est pas impossible que les hypothèses actuelles soient modifiées par de nouvelles découvertes, car les nombreux déplacements des espèces du genre *Homo* rendent très difficile l'identification des origines de chaque lignée.

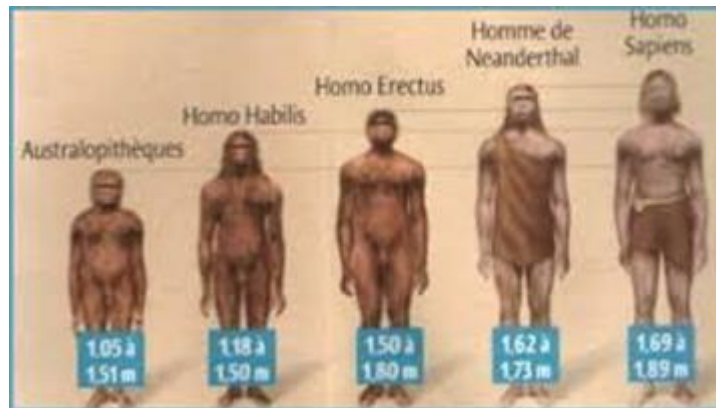


Figure 36 : comparaison des différentes lignées humaines

<h3>Quelques caractéristiques des hominidés</h3>			
<p>AUSTRALOPITHÉQUES ●</p> <p>Quatre espèces :</p> <p>Australopithecus afarensis (ou Pré-australopithecus)</p> <ul style="list-style-type: none"> • Connus depuis : 5 MA • Le plus récent : 2,7 MA • Taille : 1,10 à 1,30 m • Volume encéphalique : 300 à 400 cm³ • Signe particulier : bipède • Localisation : Afrique <p>Australopithecus africanus</p> <ul style="list-style-type: none"> • Connus depuis : 3 MA • Le plus récent : 2,2 MA • Taille : 1,30 m (25 à 30 kg) • Volume encéphalique : 400 à 600 cm³ • Signe particulier : bipède • Localisation : Afrique <p>Autres espèces :</p> <ul style="list-style-type: none"> - A. boisei - A. robustus 	<p>HOMO HABILIS ● (l'homme habile)</p> <ul style="list-style-type: none"> • Connus depuis : 2 MA • Le plus récent : 1,5 MA • Taille : 1,20 m • Volume encéphalique : 600 à 770 cm³ • Caractéristiques : premiers outils (galets aménagés) • Localisation : Afrique de l'Est 	<p>HOMO ERECTUS ● (l'homme droit)</p> <ul style="list-style-type: none"> • Connus depuis : 1,6 MA • Le plus récent : 150 000 ans • Taille : 1,60 à 1,70 m • Volume encéphalique : 800 à 1 200 cm³ • Caractéristiques : outils de type biface; maîtrise progressive du feu • Localisation : Afrique, puis Europe et Asie (Chine) 	<p>HOMO SAPIENS ● NEANDERTHALENSIS (l'homme de Néanderthal)</p> <ul style="list-style-type: none"> • Connus depuis : 110 000 ans • Le plus récent : 35 000 ans • Taille : 1,50 à 1,70 m • Volume encéphalique : 1 600 cm³ • Caractéristiques : outils plus diversifiés; rites funéraires • Localisation : Eurasie
			<p>HOMO SAPIENS ● SAPIENS (l'homme sage sage)</p> <ul style="list-style-type: none"> • Connus depuis : 100 000 ans • Le plus récent : actuel • Taille : 1,70 m • Volume encéphalique : 1 400 cm³ • Caractéristiques : diversification des outils et des matériaux; apparition de l'art • Localisation : monde entier

Figure 37 : résumé des caractéristiques des principales lignées humaines.

Si on a longtemps cru à une origine très localisée avant une migration de masse, il apparaît désormais que l'homme est « sorti » de nombreuses reprises d'Afrique, avant d'y retourner puis de repartir. Les quelques analyses génétiques disponibles (malgré la difficulté évidente de trouver de l'ADN conservé) soulignent combien la vue « traditionnelle » de l'évolution humaine est erronée.

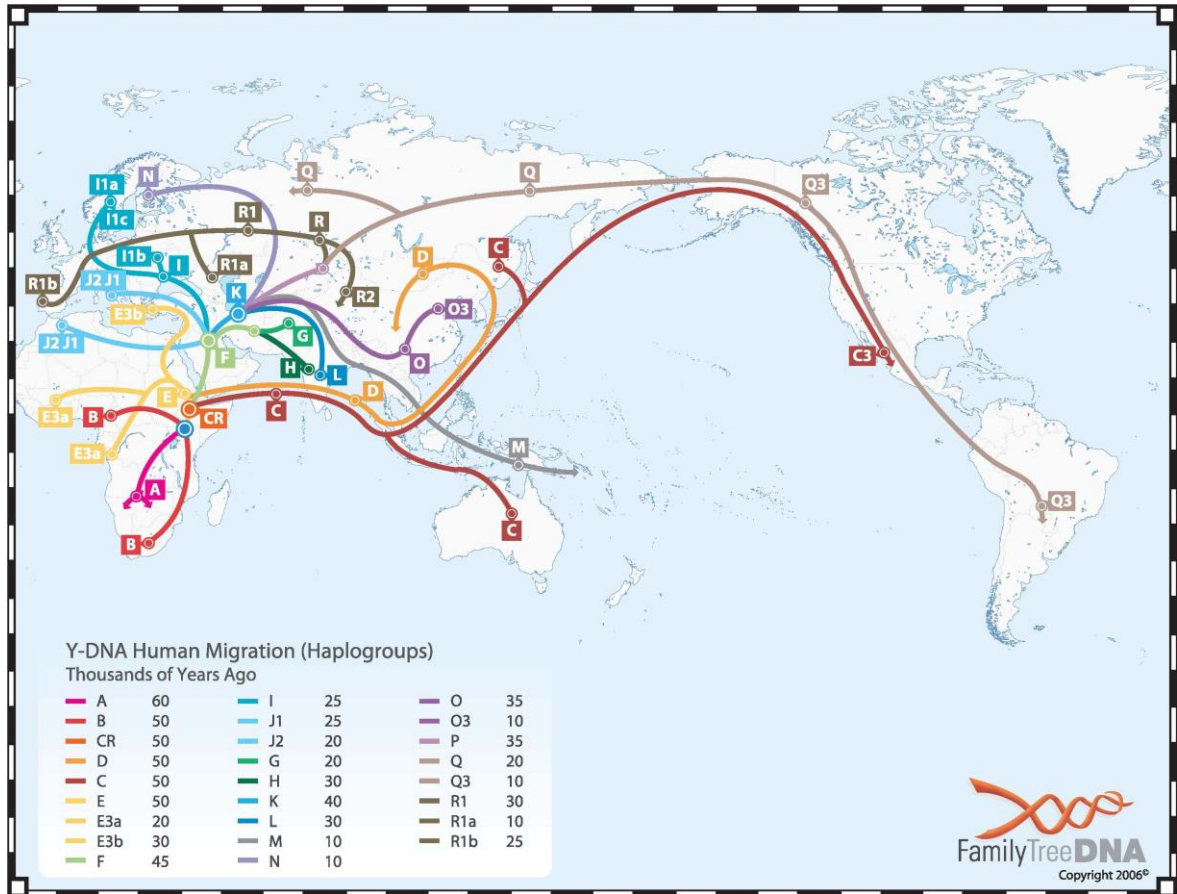


Figure 38 : migrations principales de la lignée humaine basées sur l'analyse du chromosome Y.