La notion d'évolution

- FICHE1 L'évolution, théorie unificatrice de la biologie
- FICHE 2 Hérédité et évolution
- FICHE 3 D Génétique et forces évolutives
- FICHE 4 Histoire évolutive du vivant, quelques repères

Les principes de la classification phylogénétique

- FICHE 5 La classification phylogénétique du vivant
- FICHE 6 Principaux groupes actuels

Les caractères dérivés propres à chacun des grands groupes

- FICHE 7 DEucaryotes, Bicontes et Unicontes
- FICHE 8 Les Chloroplastidés
- FICHE 9 Les Embryophytes
- FICHE 10 Les Fougères (sensu lato)
- FICHE 11 Les Pinales
- FICHE 12 Les Angiospermes
- FICHE 13 Les Eumycètes
- FICHE 14 Les Métazoaires
- FICHE 15 Les Eumétazoaires
- FICHE 16 Les Bilatéraliens
- FICHE 17 Les Mollusques
- FICHE 18 Les Euarthropodes
- FICHE 19 Les Chordés
- FICHE 20 Les Sarcoptérygiens

L'ÉVOLUTION, THÉORIE UNIFICATRICE DE LA BIOLOGIE

Les sciences se construisent dans le cadre de systèmes d'hypothèses explicatives, ou théories scientifiques. Une théorie scientifique est un système d'hypothèses qui, d'une part, permet d'expliquer au mieux les données scientifiques disponibles à ce jour et, d'autre part, a résisté à toutes les tentatives d'infirmation. La théorie de l'évolution établit que le monde vivant actuel forme un ensemble unique parce que toutes les espèces vivantes sont le fruit d'une très longue histoire commune.

Darwin, la relation de descendance et la sélection

Le cadre de la théorie de l'évolution, énoncé par Charles Darwin (1809-1882), établit que toutes les espèces actuelles sont apparentées à des degrés divers : elles partagent des ancêtres communs, plus ou moins lointains, dont elles sont issues par un mécanisme de descendance avec modification.

Pour Darwin, la modification des espèces s'opère via la sélection naturelle qui pratique un tri, a posteriori, parmi les variants qui existent au sein de toute espèce naturelle. La découverte des mécanismes génétiques de transmission des caractères confirma, après la mort de Darwin, que la sélection agit effectivement sur des mutants préexistants.

La sélection de l'espèce au sein des populations

En termes génétiques, la sélection du plus apte au sein d'une population se traduit par la **fixation** d'allèles portant une mutation favorable à la reproduction dans un milieu donné et à l'élimination d'allèles portant des mutations défavorables à la reproduction dans ce même milieu. Ainsi, un mutant « favorisé par les conditions du milieu ambiant » donne une descendance plus nombreuse qui forme, au cours des générations, l'essentiel de la nouvelle population. À l'inverse, un mutant qui donne une descendance moins nombreuse sera peu à peu éliminé de la population.

Prenons les exemples de l'application d'un antibiotique sur une population de Bactéries, ou de celle d'un insecticide sur une population de Moustiques :

- avant traitement, chaque population comporte des mutants, dont certains se trouvent être résistants aux antibiotiques pour les Bactéries, ou à l'insecticide pour les Moustiques ;
- l'application de l'agent sélectif provoque la mort de la quasi-totalité des individus de la population traitée à l'exception des rares mutants résistants qui préexistaient dans cette population ;
- leurs descendants, héritant de la résistance, vont rapidement peupler le milieu et remplacer la population originale.

L'adaptation correspond donc au remplacement d'une population génétiquement diverse par une population d'individus ayant hérité des allèles favorables.

Importance du hasard : la théorie neutraliste de l'évolution

Le développement des techniques de séquençage dans la seconde moitié du xx^e siècle a permis de montrer que la **diversité génétique** (ou polymorphisme) des populations naturelles est beaucoup plus importante qu'attendue si elle n'était seulement due qu'à la sélection naturelle.

Cela a conduit à proposer une théorie neutraliste de l'évolution qui englobe et enrichit la théorie de Darwin. Les mutations avantageuses sont en réalité très rares. La grande majorité des nouvelles mutations sont neutres ou faiblement délétères et ne se fixent que par dérive génétique. Ainsi, la diffusion d'une nouvelle mutation peut être modélisée par une loi binomiale (schéma de Bernoulli, fig. 1) dans laquelle celle-ci a deux états possibles : échec ou réussite.

Selon cette loi, la variation de la fréquence d'un allèle (notée Vp), suit l'équation :

$Vp = p \cdot q/2n$ avec (p + q = 1) et n le nombre de mutations.

Cette équation présente deux états stables : p = 0 et q = 1 (échec), ou p = 1 et q = 0 (succès).

Dans les populations naturelles, tous les individus ne participent pas à la reproduction. L'effectif efficace de la population, noté Ne, est l'effectif d'une population idéale dont la variation du polymorphisme est équivalente à celle de la population naturelle.

Dans le cas d'une population diploïde à deux sexes séparés (m et f), l'effectif efficace $Ne = 4 \cdot Nm \cdot Nf/(Nm + Nf)$. La probabilité de fixation d'un nouvel allèle A est égale à sa fréquence initiale dans la population, soit $1/2 \cdot Ne$. Celle-ci est inférieure à sa probabilité de disparition : $1 - (1/2 \cdot Ne)$.

En d'autres termes, toute nouvelle mutation connaît une période de dérive génétique, dont la durée dépend de la taille de la population, puis est le plus souvent éliminée ou, plus rarement, se fixe dans la population (fig. 1).

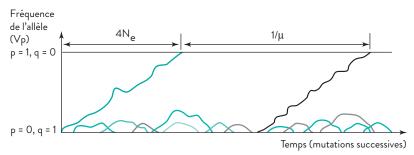


Figure 1 – Modélisation de la variation de la fréquence d'allèles neutres suivant une loi binomiale. Chaque courbe représente un allèle.

Ainsi, le nombre moyen de générations nécessaires à ce qu'un allèle nouvellement apparu envahisse une population est tel que : $t \cdot (1/2 \cdot Ne) = 2Ne$, soit t = 4Ne; il dépend donc uniquement de la taille de la population.

En revanche, le **taux de substitution**, c'est-à-dire le nombre moyen de générations pour qu'un nouvel allèle apparaisse à un locus et remplace l'ancien allèle dans la population, est indépendant de la taille de la population. En effet, le nombre de mutations dans une population est égal au nombre d'allèles présents dans cette population (2Ne) que multiplie le taux de mutations (μ). Au niveau d'un locus donné, le taux de substitution, est égal à la probabilité de fixation du nouvel allèle que multiplie le nombre de mutations, soit : $1/2 \cdot \text{Ne} \cdot (2\text{Ne}) \cdot \mu = \mu$.

Le nombre moyen de générations pour qu'un nouvel allèle remplace l'ancien est donc de $1/\mu$.

L'évolution aujourd'hui

L'évolution est vue actuellement comme le résultat de l'interaction de deux processus : l'apparition continuelle de variants (ou mutants) « au hasard » et le tri de ces variants a posteriori.

Le moteur de l'évolution

Des populations isolées génétiquement accumulent des différences du fait de l'apparition continuelle, et au hasard, de mutants.

En effet, les génomes des espèces vivantes ne sont pas fixes ; il apparaît continuellement de **nouvelles mutations** sous l'effet d'erreurs de réplication de l'ADN, d'éléments génétiques mobiles (transposons, virus, etc.), de mutagènes chimiques ou physiques, etc.

Un double crible a posteriori

Au cours des générations successives, les mutants apparus au hasard subissent un double crible a posteriori :

- un crible aléatoire : la dérive génétique, sous l'effet de phénomènes qui éliminent ou conservent des individus « au hasard » (variations d'effectifs, fractionnement des habitats, changements brutaux de climat, éruptions volcaniques, inondations, etc.);
- un crible déterministe : la sélection naturelle élimine les individus porteurs de mutations délétères et favorise les porteurs de mutations adaptées aux conditions du milieu ;
- la balance sélection/dérive. La prépondérance de la sélection ou de la dérive dans le tri des variants dépend de la taille des populations et de l'impact du milieu sur les individus.

Schématiquement, la sélection naturelle est le moteur prépondérant de l'évolution des « grandes » populations, tandis que les « petites » populations sont essentiellement soumises à la dérive génétique.

La génétique, base de l'hérédité

La redécouverte au début du xx° siècle des travaux de Gregor Mendel (1822-1884), suivi de l'essor de la génétique, a mis en évidence les « lois de la transmission des caractères héréditaires ». Celles-ci ont permis de comprendre comment est établie la relation de descendance des individus, et de conforter la théorie de l'évolution en offrant une explication de la transmission des caractères héréditaires qui manquait à la théorie de Darwin.

Les lois de Mendel

Les « lois de Mendel » peuvent se résumer de la manière suivante :

- loi 1 : uniformité des hybrides de première génération (F1) (fig. 2). Le croisement de deux individus « de souche pure », c'est-à-dire ne formant chacun qu'un seul type de gamètes, produit 100 % d'individus identiques au parent portant l'allèle dominant (ici, lisse) ;
- loi 2 : pureté des gamètes (fig. 2). Les facteurs héréditaires se séparent dans les gamètes. L'auto-croisement des individus de F1 (F2) produit 1/4 d'individus identiques au parent portant l'allèle récessif (ici, ridé), 1/4 d'individus identiques au parent portant l'allèle dominant (ici, lisse), et 1/2 d'individus identiques au parent portant l'allèle dominant. Les deux premiers donneront une descendance homogène alors que le dernier groupe donnera une descendance hétérogène car les parents produisent deux types de gamètes ;

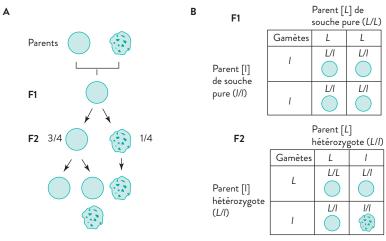


Figure 2 – Première et deuxième lois de Mendel A : Croisement de pois jaunes lisses et ridés ; B : Résultat du croisement des facteurs héréditaires

• loi 3 : des caractères héréditaires non liés, c'est-à-dire très éloignés sur le même chromosome ou localisés sur des chromosomes différents, sont indépendamment disjoints en F2 (croisement de deux individus de F1, fig. 3).