

RAVEN | JOHNSON | MASON
LOSOS | DUNCAN

6^e
édition

Biologie

Traduction de Pierre L. Masson
et Charles Van Hove



+ EN LIGNE



Les réponses aux questions
d'évaluation
Les cartes mentales

deboeck **B**
SUPÉRIEUR

Biologie

Chez le même éditeur

BERG L.R., RAVEN P.H., HASSENZAHN D.M., Environnement

CUNDY A.S., SHIN G., Découvrir la biologie, 2^e éd.

DARNELL J., LODISH H., BERK A., KAISER C.A., KRIEGER M., BRETSCHER A., PLOEGH H.,
MARTIN C.K., YAFFE B.M., AMON A., Biologie moléculaire de la cellule, 5^e éd.

FORÊT R., Dico de Bio, 4^e éd.

FORÊT R., Dictionnaire des sciences de la vie

GRIFFITHS A.J.F., WESSLER S., LEWONTIN R.C., CARROLL S., Introduction à l'analyse génétique, 6^e éd.

KARP G., ISAWA J., MARSHALL W., Biologie cellulaire et moléculaire, 4^e éd.

MARSHAK S., Terre portrait d'une planète, 2^e éd.

MILLER, Zoologie

MOTULSKY H.J., Biostatistique, 3^e éd.

PRESCOTT L.M., WILLEY J.M., SHERWOOD L.M., WOOLVERTON C.J., Microbiologie, 6^e éd.

RAVEN P.H., EVERT R.F., EICHHORN S.E., Biologie végétale, 3^e éd.

RICKLEFS R.E., RELYEA R., Écologie. L'économie de la nature

SHERWOOD L., KLANDORF H., YANCEY P., Physiologie animale

SHERWOOD L., Physiologie humaine, 3^e éd.

THOMAS F., LEFEVRE T., RAYMOND M., Biologie évolutive, 2^e éd.

Sixième édition

Raven | Johnson | Mason | Losos | Duncan

Biologie

Traduction de la 13^e édition américaine par Pierre L. Masson et Charles Van Hove

deboeck **B**
SUPÉRIEUR

Ouvrage original

Raven, Johnson, Mason, Losos, Duncan, *Biology*, 13th edition published by McGraw Hill LLC

Original edition copyright © 2023 by McGraw Hill LLC. All rights reserved.

French edition copyright © 2023 by De Boeck Supérieur. All rights reserved.

Pour toute information sur notre fonds et les nouveautés dans votre domaine de spécialisation,
consultez notre site web : www.deboecksuperieur.com

Pour la traduction française

© De Boeck Supérieur s.a., 2023

Rue du Bosquet 7, B – 1348 Louvain-la-Neuve

Pour la traduction et l'adaptation française

6^e édition 2023

Tous droits réservés pour tous pays.

Il est interdit, sauf accord préalable et écrit de l'éditeur, de reproduire (notamment par photocopie) partiellement ou totalement le présent ouvrage, de le stocker dans une banque de données ou de le communiquer au public, sous quelque forme et de quelque manière que ce soit.

Dépôt légal :

Bibliothèque nationale, Paris : mai 2023

Bibliothèque royale de Belgique, Bruxelles : 2023/13647/058

ISBN : 978-2-8073-4821-9

Sommaire

Recherche de l'excellence xiii

Préparation des étudiants pour l'avenir xvii

Partie I La base moléculaire de la vie 1

- 1 La biologie, une science 1
- 2 Nature des molécules et propriétés de l'eau 18
- 3 Les matériaux de construction de la matière vivante 35

Partie II Biologie cellulaire 62

- 4 Structure de la cellule 62
- 5 Les membranes 92
- 6 Énergie et métabolisme 112
- 7 Capture d'énergie par les cellules 127
- 8 Photosynthèse 153
- 9 Communication cellulaire 175
- 10 Comment se divisent les cellules 194

Partie III Biologie génétique et moléculaire 216

- 11 Reproduction sexuée et méiose 216
- 12 L'hérédité 230
- 13 Les chromosomes, les cartes génétiques et les relations entre méiose et hérédité 248
- 14 L'ADN : matériel génétique 268
- 15 Les gènes et leur fonctionnement 290
- 16 Contrôle de l'expression génique 318
- 17 La biotechnologie 341
- 18 La génomique 368
- 19 Mécanismes cellulaires du développement 390

Partie IV Évolution 416

- 20 Génétique des populations 416
- 21 Données probantes en faveur de l'évolution 443
- 22 L'origine des espèces 463
- 23 Systématique, phylogénie et biologie comparative 484
- 24 L'évolution des génomes 505

Partie V Diversité de la vie terrestre 524

- 25 Origine et diversité de la vie 524
- 26 Les virus 539
- 27 Les procaryotes 560

- 28 Les protistes 586
- 29 Les plantes aspermes 610
- 30 Les spermatophytes 625
- 31 Les champignons 643
- 32 La diversité animale et l'évolution des plans corporels 666
- 33 Protostomiens 688
- 34 Deutérostomiens 721

Partie VI Morphologie et physiologie des plantes 762

- 35 Morphologie des plantes 762
- 36 Transport dans les plantes 788
- 37 Nutrition des plantes et sol 807
- 38 Réponses défensives des plantes 825
- 39 Les systèmes sensoriels des plantes 838
- 40 La reproduction des plantes 866

Partie VII Morphologie et physiologie des animaux 899

- 41 Le corps animal et les principes de régulation 899
- 42 Le système nerveux 923
- 43 Les systèmes sensoriels 953
- 44 Le système endocrinien 979
- 45 Le système musculosquelettique 1003
- 46 Le système digestif 1023
- 47 Le système respiratoire 1044
- 48 Le système circulatoire 1063
- 49 Régulation osmotique et système urinaire 1085
- 50 Le système immunitaire 1103
- 51 Le système reproducteur 1133
- 52 Le développement animal 1155

Partie VIII Écologie et comportement 1188

- 53 Biologie comportementale 1185
- 54 Écologie des individus et des populations 1215
- 55 Écologie des communautés 1241
- 56 Dynamique des écosystèmes 1264
- 57 La biosphère et l'impact humain 1288
- 58 Biologie de la conservation 1317

Glossaire G-1

Crédits photographiques C-1

Index I-1

Annexe en ligne

À propos des auteurs



©Kenneth Mason

Kenneth Mason est associé au département de biologie de l'Université de l'Iowa, où il a été membre du corps professoral pendant huit ans. Au cours de sa carrière académique, comme enseignant et chercheur, il est passé par l'Université du Kansas, où il a planifié et installé le laboratoire de génétique et a enseigné et publié sur la génétique de la pigmentation des amphibiens. À l'Université Purdue, il a développé avec succès des cours d'introduction à la biologie et collaboré, avec d'autres Facultés, à un cours novateur de biologie, chimie et physique avec l'aide de la National Science Foundation. A l'Université d'Iowa, dont son épouse était présidente, il a enseigné l'introduction à la biologie et la génétique humaine. Il est membre des sociétés honorifiques Phi Sigma, Alpha Lambda Delta et, après élection par les étudiants en pharmacie de Purdue, de la société honorifique Freshman Phi Eta Sigma.



©Jonathan Losos

Jonathan Losos est professeur de la William H. Danforth Distinguished University au département de biologie de l'Université de Washington et directeur du Living Earth Collaborative, en partenariat entre l'Université, le zoo de Saint Louis et le jardin botanique du Missouri. Losos a concentré ses recherches sur la radiation adaptative et la diversification évolutive chez les lézards. Il est membre de l'Académie Nationale des Sciences et de l'Académie américaine des Arts et des Sciences, et bénéficiaire de diverses distinctions, comme les prix Theodosius Dobzhanski et David Star Jordan, le prix de naturaliste Edward Osborne Wilson et la médaille Daniel Giraud Elliot. Il a également obtenu des bourses des fondations John Guggenheim et David et Lucie Packard. Jonathan Losos a publié plus de 250 articles scientifiques et deux livres : *Lizards in an Evolutionary Tree : Ecology and Adaptive Radiation of Anoles* (University of California Press, 2009), and *Improbable Destinies : Fate, Chance, and the Future of Evolution* (Penguin-Random House, 2017).



©Lesley Howard

Todd Duncan est professeur associé à l'Université du Colorado Denver. Il enseigne actuellement l'introduction à la biologie au premier semestre, qui se focalise sur les systèmes moléculaires et cellulaires ; il enseigne aussi des cours de virologie et de biologie du cancer. Todd Duncan dirige les laboratoires du premier semestre d'introduction à la biologie dans lequel jusque 800 étudiants réalisent l'analyse métagénomique du microbiote gastrointestinal du labrador retriever de race. Antérieurement, il a enseigné la microbiologie, la virologie, la biologie du cancer, la microbiologie médicale et la biologie cellulaire. Un baccalauréat en biologie cellulaire axé sur la biologie moléculaire et cellulaire des plantes, à l'Université d'East Anglia en Angleterre, l'a mené à un doctorat sur le contrôle du cycle cellulaire et à un postdoctorat sur les mécanismes moléculaires et biochimiques des dégâts de l'alkylation de l'ADN in vitro et chez *Drosophila melanogaster*. Actuellement, Todd Duncan s'intéresse aux facteurs affectant la persévérance et le succès d'étudiants de première année de divers groupes.

Table des matières

Recherche de l'excellence xiii

Préparation des étudiants pour l'avenir xvii



Partie

La base moléculaire

de la vie

1 La biologie, une science 1

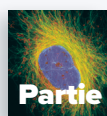
- 1.1 La science de la vie 2
- 1.2 La nature de la science 4
- 1.3 Darwin et l'évolution : un exemple de recherche scientifique 8
- 1.4 Concepts de base en biologie 12

2 Nature des molécules et propriétés de l'eau 18

- 2.1 Nature des atomes 19
- 2.2 Éléments présents dans les systèmes vivants 23
- 2.3 La nature des liaisons chimiques 24
- 2.4 L'eau, un composé vital 26
- 2.5 Propriétés de l'eau 29
- 2.6 Acides et bases 30

3 Les matériaux de construction de la matière vivante 35

- 3.1 Le carbone, charpente des biomolécules 36
- 3.2 Les glucides, matériaux de structure et molécules de stockage d'énergie 40
- 3.3 Les acides nucléiques, molécules de l'information 43
- 3.4 Les protéines, molécules aux structures et fonctions variées 46
- 3.5 Les lipides, molécules hydrophobes 56



Partie

Biologie cellulaire

4 Structure de la cellule 62

- 4.1 La théorie cellulaire 63
- 4.2 Les cellules procaryotes 66

- 4.3 Les cellules eucaryotes 68
- 4.4 Le système membranaire interne 72
- 4.5 Les mitochondries et les chloroplastes, centrales énergétiques des cellules 76
- 4.6 Le cytosquelette 78
- 4.7 Les structures extracellulaires et déplacements des cellules 82
- 4.8 Les interactions cellulaires 85

5 Les membranes 92

- 5.1 La structure des membranes 93
- 5.2 Les phospholipides, base des membranes 96
- 5.3 Les protéines, composants aux fonctions multiples 98
- 5.4 Transport passif à travers les membranes 100
- 5.5 Transport actif à travers la membrane 104
- 5.6 Transport en vrac par endocytose et exocytose 106

6 Énergie et métabolisme 112

- 6.1 Le flux d'énergie dans les systèmes vivants 113
- 6.2 Les lois de la thermodynamique et l'énergie libre 114
- 6.3 L'ATP, unité d'échange d'énergie de la cellule 117
- 6.4 Les enzymes, catalyseurs biologiques 118
- 6.5 Le métabolisme, description chimique du fonctionnement cellulaire 122

7 Capture d'énergie par les cellules 127

- 7.1 Aperçu général de la respiration 128
- 7.2 Glycolyse : la scission du glucose 132
- 7.3 L'oxydation du pyruvate produit de l'acétyl-CoA 135
- 7.4 Le cycle de l'acide citrique ou cycle de Krebs 136
- 7.5 Chaîne de transport d'électrons et chimiosmose 139
- 7.6 Rendement énergétique de la respiration aérobie 142
- 7.7 Régulation de la respiration aérobie 143
- 7.8 L'oxydation sans O₂ 144
- 7.9 Le catabolisme des protéines et des lipides 146
- 7.10 L'évolution du métabolisme 148

8 Photosynthèse 153

- 8.1 Aperçu général de la photosynthèse 154
- 8.2 Découverte du mécanisme de la photosynthèse 155
- 8.3 Les pigments 157
- 8.4 L'organisation des photosystèmes 160
- 8.5 Les réactions claires 162
- 8.6 La fixation du carbone : le cycle de Calvin 166
- 8.7 La photorespiration 169

9 Communication cellulaire 175

- 9.1 Aperçu des communications cellulaires 176
- 9.2 Types de récepteurs 179
- 9.3 Récepteurs intracellulaires 180
- 9.4 Transduction de signal par récepteurs kinases 182
- 9.5 Transduction de signal par récepteur couplé à une protéine G 186

10 Comment se divisent les cellules 194

- 10.1 Division des cellules bactériennes 195
- 10.2 Les chromosomes eucaryotes 197
- 10.3 Aperçu du cycle cellulaire des eucaryotes 200
- 10.4 L'interphase : préparation de la mitose 201
- 10.5 La phase M : ségrégation des chromosomes et division du contenu de la cellule 202
- 10.6 Contrôle du cycle cellulaire 206
- 10.7 Génétique du cancer 211



Partie III Biologie génétique et moléculaire

11 Reproduction sexuée et méiose 216

- 11.1 La méiose est indispensable à la reproduction sexuée 217
- 11.2 Caractéristiques de la méiose 218
- 11.3 Mécanisme de la méiose 219
- 11.4 En résumé : méiose et mitose 224

12 L'hérédité 230

- 12.1 Le mystère de l'hérédité 231
- 12.2 Les croisements monohybrides : le principe de ségrégation 233
- 12.3 Les croisements dihybrides : le principe de la ségrégation indépendante 236
- 12.4 Les probabilités : prédiction des résultats des croisements 240
- 12.5 Le croisement test : mise en évidence de génotypes inconnus 238
- 12.6 Au-delà de Mendel 239

13 Les chromosomes, les cartes génétiques et les relations entre méiose et hérédité 248

- 13.1 Liaison au sexe et théorie chromosomique de l'hérédité 249
- 13.2 Exceptions à l'hérédité mendélienne 251
- 13.3 Cartographie génétique 253
- 13.4 Génétique humaine 256
- 13.5 Cartographie génétique humaine et études d'association 262

14 L'ADN : matériel génétique 268

- 14.1 Nature du matériel génétique 269
- 14.2 Structure de l'ADN 271
- 14.3 Caractéristiques générales de la réplication de l'ADN 275
- 14.4 La réplication chez les procaryotes 278
- 14.5 La réplication chez les eucaryotes 283
- 14.6 Réparation de l'ADN 285

15 Les gènes et leur fonctionnement 290

- 15.1 Nature des gènes 291
- 15.2 Code génétique 294
- 15.3 Transcription chez les procaryotes 297
- 15.4 Transcription chez les eucaryotes 299
- 15.5 Épissage du pré-ARNm eucaryotique 301
- 15.6 La structure de l'ARNt et des ribosomes 303
- 15.7 Le processus de traduction 306
- 15.8 Expression génique en résumé 310
- 15.9 Mutations : des gènes modifiés 311

16 Contrôle de l'expression génique 318

- 16.1 Contrôle de l'expression génique 319
- 16.2 Les protéines de régulation 320
- 16.3 Régulation procaryote 322
- 16.4 Régulation eucaryote 326
- 16.5 Structure de la chromatine et expression génique 329
- 16.6 Contrôle post-transcriptionnel des eucaryotes 331
- 16.7 Dégradation des protéines 335

17 La biotechnologie 341

- 17.1 L'ADN recombinant 342
- 17.2 Amplification de l'ADN par la réaction en chaîne de la polymérase 346
- 17.3 Création, correction et analyse de la variation génétique 349
- 17.4 Construction et utilisation d'organismes transgéniques 351
- 17.5 Applications environnementales 355
- 17.6 Applications médicales 357
- 17.7 Applications à l'agriculture 361

18 La génomique 368

- 18.1 Cartographie génomique 369
- 18.2 Séquençage des génomes 372
- 18.3 Projets génomiques 375
- 18.4 Annotation des génomes et banques de données 377
- 18.5 Génomique comparative et fonctionnelle 380
- 18.6 Applications de la génomique 385

19 Mécanismes cellulaires du développement 390

- 19.1 Mécanismes cellulaires du développement 391
- 19.2 Division cellulaire 391

- 19.3 Différenciation cellulaire 393
- 19.4 Reprogrammation nucléaire 398
- 19.5 Formation du plan de l'organisme 402
- 19.6 Évolution du plan de l'organisme 407
- 19.7 Morphogenèse 410



Partie IV Évolution

20 Génétique des populations 416

- 20.1 Variation génétique et évolution 417
- 20.2 Changements dans la fréquence des allèles 418
- 20.3 Cinq facteurs de changement évolutif 420
- 20.4 Quantifier la sélection naturelle 425
- 20.5 Stratégies de reproduction 426
- 20.6 Rôle de la sélection naturelle dans le maintien de la diversité 430
- 20.7 Sélection agissant sur des caractères qui dépendent de gènes multiples 432
- 20.8 Études expérimentales de la sélection naturelle 434
- 20.9 Interactions entre forces évolutives 436
- 20.10 Limites de la sélection 437

21 Données probantes en faveur de l'évolution 443

- 21.1 Le bec des pinsons de Darwin (géospizes) : une illustration de la sélection naturelle 444
- 21.2 La phalène du bouleau et le mélanisme industriel : la sélection naturelle à l'œuvre 446
- 21.3 La sélection artificielle : un changement d'origine humaine 448
- 21.4 Données fournies par les fossiles en faveur de l'évolution 450
- 21.5 Données anatomiques en faveur de l'évolution 454
- 21.6 Évolution convergente et données biogéographiques 456
- 21.7 Critiques adressées au darwinisme 458

22 L'origine des espèces 463

- 22.1 La nature des espèces et le concept biologique d'espèce 464
- 22.2 Sélection naturelle et isolement reproductif 468
- 22.3 Le rôle de la dérive génétique et de la sélection naturelle dans la spéciation 470
- 22.4 La géographie de la spéciation 471
- 22.5 Radiation adaptative et diversité biologique 473
- 22.6 Le rythme de l'évolution 478
- 22.7 Spéciation et extinction au fil du temps 479

23 Systématique, phylogénie et biologie comparative 484

- 23.1 Systématique 485
- 23.2 Cladistique 486

- 23.3 Systématique et classification 490
- 23.4 Phylogénétique et biologie comparative 493
- 23.5 Phylogénétique et évolution des maladies 499

24 L'évolution des génomes 505

- 24.1 Génomique comparative 506
- 24.2 Taille des génomes 509
- 24.3 Évolution à l'intérieur des génomes 513
- 24.4 Fonction et modes d'expression des gènes 516
- 24.5 Applications de la génomique comparative 517



Partie V Diversité de la vie terrestre

25 Origine et diversité de la vie 524

- 25.1 Les temps anciens 526
- 25.2 Origine de la vie 526
- 25.3 Preuve d'une vie primitive 529
- 25.4 Modifications de la Terre 531
- 25.5 Modifications constantes de la vie sur Terre 532

26 Les virus 539

- 26.1 Nature des virus 540
- 26.2 Diversité des virus 544
- 26.3 Les bactériophages : des virus bactériens 546
- 26.4 Les maladies virales de l'homme 547
- 26.5 Prions et viroïdes : particules infectieuses plus petites que les virus 555

27 Les procaryotes 560

- 27.1 Diversité des procaryotes 561
- 27.2 Structure des cellules de procaryotes 565
- 27.3 Génétique des procaryotes 569
- 27.4 Diversité métabolique des procaryotes 574
- 27.5 Écologie microbienne 576
- 27.6 Maladies bactériennes chez les humains 578

28 Les protistes 586

- 28.1 Origines des eucaryotes et endosymbiose 587
- 28.2 Généralités sur les protistes 589
- 28.3 Caractéristiques des excavates 591
- 28.4 Caractéristiques du groupe SAR : straménopiles 594
- 28.5 Caractéristiques du groupe SAR : alvéolés 596
- 28.6 Caractéristiques du groupe SAR : rhizariens 600
- 28.7 Caractéristiques des archéoplastidiés 601
- 28.8 Caractéristiques des amibozoaires 604
- 28.9 Caractéristiques des opisthocontes 606

29 Les plantes aspermes 610

- 29.1 Origine des plantes terrestres 611
- 29.2 Les bryophytes : prédominance du gamétophyte 613
- 29.3 Les trachéophytes : prédominance du sporophyte 615
- 29.4 Les lycophytes : branche latérale de la lignée principale des plantes vasculaires 618
- 29.5 Les monilophytes : fougères et plantes apparentées 619

30 Les spermatophytes 625

- 30.1 Évolution des spermatophytes 626
- 30.2 Les gymnospermes : plantes à « graines nues » 626
- 30.3 Les angiospermes : les plantes à fleurs 630
- 30.4 Les graines 636
- 30.5 Les fruits 637

31 Les champignons 643

- 31.1 Classification des champignons 644
- 31.2 Forme, nutrition et reproduction des champignons 645
- 31.3 Écologie des champignons 648
- 31.4 Champignons parasites et pathogènes 652
- 31.5 Les basidiomycètes : champignons produisant des basides 654
- 31.6 Les ascomycètes : champignons produisant des asques 656
- 31.7 Les glomérormycètes : symbiontes asexués des plantes 658
- 31.8 Les zygomycètes : champignons produisant des zygotes 658
- 31.9 Les chytridiomycètes et apparentés : des champignons produisant des zoospores 660
- 31.10 Les microsporidies : parasites unicellulaires 661

32 La diversité animale et l'évolution des plans corporels 666

- 32.1 Quelques caractéristiques générales des animaux 667
- 32.2 Évolution du plan d'organisation des animaux 668
- 32.3 Phylogénie animale 672
- 32.4 Parazoaires : des animaux dépourvus de tissus spécialisés 676
- 32.5 Eumétazoaires : des animaux pourvus de vrais tissus 679
- 32.6 Bilatériens 684

33 Protostomiens 688

- 33.1 Clades des protostomiens 689
- 33.2 Vers plats (plathelminthes) 690
- 33.3 Rotifères (Rotifera) 693
- 33.4 Mollusques (Mollusca) 694
- 33.5 Annélides (Annelida) 700
- 33.6 Vers rubanés (Nemertea) 703
- 33.7 Bryozoaires (Bryozoa) et brachiopodes (Brachiopoda) 704
- 33.8 Vers ronds (Nematoda) 706
- 33.9 Arthropodes (Arthropoda) 708

34 Deutérostomiens 721

- 34.1 Échinodermes 722
- 34.2 Chordés 724
- 34.3 Chordés non vertébrés 726
- 34.4 Chordés vertébrés 727
- 34.5 Poissons 729
- 34.6 Amphibiens 734
- 34.7 Reptiles 738
- 34.8 Oiseaux 743
- 34.9 Mammifères 747
- 34.10 Évolution des primates 752



VI Morphologie

et physiologie des plantes

35 Morphologie des plantes 762

- 35.1 Organisation générale de la plante : vue d'ensemble 763
- 35.2 Les tissus de la plante 766
- 35.3 Les racines, structure d'ancrage et d'absorption 772
- 35.4 Les tiges, supports des organes aériens 776
- 35.5 Les feuilles, sièges de la photosynthèse 781

36 Transport dans les plantes 788

- 36.1 Les mécanismes du transport 789
- 36.2 Absorption d'eau et de minéraux 792
- 36.3 Le transport par le xylème 795
- 36.4 L'intensité de la transpiration 797
- 36.5 Les réponses au stress hydrique 799
- 36.6 Le transport par le phloème 801

37 Nutrition des plantes et sol 807

- 37.1 Le sol, substrat dont dépend la plante 808
- 37.2 Les nutriments des plantes 811
- 37.3 Stratégies nutritionnelles particulières 813
- 37.4 Équilibre carbone-azote et changement global 816
- 37.5 Phytoremédiation 819

38 Réponses défensives des plantes 825

- 38.1 Protections physiques 826
- 38.2 Protections chimiques 828
- 38.3 Animaux protecteurs de plantes 831
- 38.4 Réponses systémiques aux prédateurs 832

39 Les systèmes sensoriels des plantes 838

- 39.1 Les réponses à la lumière 839
- 39.2 Les réponses à la gravité 843
- 39.3 Les réponses aux stimulus mécaniques 845

- 39.4 Les réponses à l'eau et à la température 847
- 39.5 Les hormones et les systèmes sensoriels 849

40 La reproduction des plantes 866

- 40.1 Développement reproducteur 867
- 40.2 Formation des fleurs 869
- 40.3 Structure et évolution des fleurs 874
- 40.4 Pollinisation et fécondation 877
- 40.5 Le développement embryonnaire 882
- 40.6 La germination 888
- 40.7 Reproduction asexuée 891
- 40.8 Longévité des plantes 893



Partie VII Morphologie

et physiologie des animaux

41 Le corps animal et les principes de régulation 899

- 41.1 Organisation du corps des animaux 900
- 41.2 Tissu épithélial 901
- 41.3 Tissu conjonctif 904
- 41.4 Tissu musculaire 907
- 41.5 Tissu nerveux 908
- 41.6 Vue d'ensemble des systèmes d'organes des vertébrés 909
- 41.7 Homéostasie 912
- 41.8 Régulation de la température corporelle 914

42 Système nerveux 923

- 42.1 Organisation du système nerveux 924
- 42.2 Le mécanisme de transmission de l'impulsion nerveuse 927
- 42.3 Synapses : où les neurones communiquent avec d'autres cellules 932
- 42.4 Le système nerveux central : cerveau et moelle spinale 938
- 42.5 Le système nerveux périphérique : nerfs spinaux et crâniens 945

43 Systèmes sensoriels 953

- 43.1 Vue d'ensemble des récepteurs sensoriels 954
- 43.2 Toucher, pression et position du corps 955
- 43.3 Audition, vibrations et équilibre 957
- 43.4 Goût, odorat et pH 963
- 43.5 Température, douleur, courants électriques et champs magnétiques 965
- 43.6 Vision 967
- 43.7 Évolution et développement des yeux 973

44 Le système endocrinien 979

- 44.1 Régulation des processus physiologiques par des agents chimiques 980
- 44.2 Vue d'ensemble des actions hormonales 985
- 44.3 L'hypophyse et l'hypothalamus : centres de contrôle de l'organisme 988
- 44.4 Les principales glandes endocrines périphériques 993
- 44.5 Les autres hormones et leurs effets 997

45 Système musculosquelettique 1003

- 45.1 Types de système squelettique 1004
- 45.2 L'os vu de plus près 1006
- 45.3 Articulations 1009
- 45.4 Contraction musculaire 1010
- 45.5 Évolution du squelette des vertébrés et modes de locomotion animale 1017

46 Le système digestif 1023

- 46.1 Types de système digestif 1024
- 46.2 La bouche et les dents : capture et transformation en vrac des aliments 1026
- 46.3 L'œsophage et l'estomac : le début de la digestion 1027
- 46.4 Les intestins : digestion, absorption, élimination 1029
- 46.5 Fonction des organes accessoires 1032
- 46.6 Régulation neurale et hormonale du tractus digestif 1034
- 46.7 Énergie de la nourriture, dépenses énergétiques et nutriments essentiels 1035
- 46.8 Diversité des systèmes digestifs des vertébrés 1039

47 Système respiratoire 1044

- 47.1 Les échanges gazeux à travers les surfaces respiratoires 1045
- 47.2 Branchies, respiration cutanée et système trachéen 1046
- 47.3 Poumons 1049
- 47.4 Structures, mécanismes et contrôle de la ventilation chez les mammifères 1052
- 47.5 Transport gazeux dans les fluides corporels 1056

48 Système circulatoire 1063

- 48.1 Systèmes circulatoires des invertébrés 1064
- 48.2 Composants du sang des vertébrés 1065
- 48.3 Systèmes circulatoires des vertébrés 1068
- 48.4 Cycle cardiaque, conduction électrique, ECG et débit cardiaque 1071
- 48.5 Pression sanguine et vaisseaux sanguins 1075

49 Régulation osmotique et système urinaire 1085

- 49.1 Osmolarité et équilibre osmotique 1086
- 49.2 Déchets azotés : ammoniac, urée et acide urique 1087

- 49.3 Organes osmorégulateurs 1088
- 49.4 Évolution du rein des vertébrés 1090
- 49.5 Rein mammalien 1093
- 49.6 Contrôle hormonal des fonctions osmorégulatrices 1197

50 Le système immunitaire 1103

- 50.1 Immunité innée 1104
- 50.2 Immunité adaptative 1109
- 50.3 Immunité cellulaire 1114
- 50.4 Immunité humorale et production des anticorps 1117
- 50.5 Auto-immunité et hypersensibilité 1123
- 50.6 Utilisation des anticorps à des fins thérapeutiques et diagnostiques 1125
- 50.7 Des pathogènes qui échappent au système immunitaire 1127

51 Système reproducteur 1133

- 51.1 Stratégies de reproduction chez les animaux 1134
- 51.2 Fécondation et développement chez les vertébrés 1136
- 51.3 Structure et fonction du système reproducteur de l'homme 1140
- 51.4 Structure et fonction du système reproducteur de la femme 1144
- 51.5 Contraception et traitements de l'infertilité 1148

52 Développement animal 1155

- 52.1 Fécondation 1156
- 52.2 Clivage et formation de la blastula 1160
- 52.3 Gastrulation 1162
- 52.4 Organogenèse 1166
- 52.5 Formation des axes et structures chez les vertébrés 1171
- 52.6 Développement humain 1178



Partie VIII Écologie

et comportement

53 Biologie comportementale 1185

- 53.1 Histoire naturelle du comportement 1186
- 53.2 Cellules nerveuses, neuromédiateurs, hormones et comportement 1187
- 53.3 Génétique du comportement 1188
- 53.4 Apprentissage 1190
- 53.5 Développement du comportement 1191
- 53.6 Cognition animale 1194
- 53.7 Orientation et comportement migratoire 1195
- 53.8 Communication animale 1197
- 53.9 Comportement et évolution 1200
- 53.10 Écologie du comportement 1201
- 53.11 Stratégies de la reproduction 1204
- 53.12 Altruisme 1206

- 53.13 Évolution de la vie en groupe et des sociétés animales 1210

54 Écologie des individus et des populations 1215

- 54.1 Les défis environnementaux 1216
- 54.2 Les populations : groupes d'individus d'une même espèce vivant au même endroit 1218
- 54.3 Démographie et dynamique des populations 1222
- 54.4 Cycle vital et coût de la reproduction 1224
- 54.5 Les limites environnementales à la croissance des populations 1227
- 54.6 Facteurs de régulation des populations 1229
- 54.7 Croissance des populations humaines 1232
- 54.8 Pandémies et santé humaine 1236

55 Écologie des communautés 1241

- 55.1 Les communautés biologiques : des espèces vivant ensemble 1242
- 55.2 La notion de niche écologique 1243
- 55.3 Les rapports entre prédateurs et proies 1248
- 55.4 Les nombreux types d'interactions entre les espèces 1252
- 55.5 Succession écologique, perturbation et richesse spécifique 1258

56 Dynamique des écosystèmes 1264

- 56.1 Les cycles biogéochimiques 1265
- 56.2 Le flux d'énergie dans les écosystèmes 1271
- 56.3 Interactions entre les niveaux trophiques 1276
- 56.4 Biodiversité et stabilité des écosystèmes 1280
- 56.5 Biogéographie insulaire 1283

57 La biosphère et l'impact humain 1288

- 57.1 Influence du Soleil, du vent et de l'eau sur les écosystèmes 1289
- 57.2 Les biomes terrestres 1293
- 57.3 Les habitats d'eau douce 1296
- 57.4 Les habitats marins 1299
- 57.5 Impacts humains sur la biosphère : pollution et épuisement des ressources 1303
- 57.6 Impacts humains sur la biosphère : le changement climatique 1309

58 Biologie de la conservation 1317

- 58.1 Généralités sur la crise de la biodiversité 1318
- 58.2 Valeur de la biodiversité 1322
- 58.3 Facteurs responsables des extinctions 1325
- 58.4 Perspective évolutive sur la crise de la biodiversité 1335
- 58.5 Comment préserver les espèces et les écosystèmes menacés 1338

Glossaire G-1

Crédits photographiques C-1

Index I-1

Annexe en ligne

Cette traduction française de la treizième édition de *Biology* de Raven et Johnson poursuit l'élan entrepris lors des éditions précédentes. Cette nouvelle édition présente un texte inégalé, totalement en évolution constante. Nous restons fidèles à nos racines en tant qu'ouvrage majeur de biologie intégrant au mieux l'évolution. On insiste sur la pertinence de l'évolution dans la section sur l'écologie, non seulement dans les quatre chapitres qui y sont consacrés, mais aussi dans les chapitres sur la biologie du comportement et de la conservation. Dans la section sur la morphologie et la physiologie animale, nous mettons l'accent sur l'évolution dans le cadre de la physiologie. Nous avons également déplacé les exemples et les idées du chapitre consacré à l'évolution de développement pour les répartir dans les contextes appropriés au sein de l'ouvrage. L'importance de l'évolution et du développement est ainsi mise en valeur en présentant des exemples régulièrement dans les chapitres plutôt qu'en les concentrant dans un chapitre unique. Dans les chapitres moléculaires introductifs nous avons ajouté des exemples supplémentaires de l'action de l'évolution au niveau moléculaire.

Nous avons aussi renouvelé notre attachement aux idées présentées dans le rapport *Vision and Change* de l'Association Américaine pour l'Avancement des Sciences, qui propose un cadre pour l'enseignement moderne de la biologie dans le premier cycle. Ce rapport, bien que vieux de plus de dix ans, reste pertinent. L'idée peut-être la plus importante développée par *Vision and Change* était le rôle des concepts de base ; ceux-ci font partie intégrante de la manière dont les experts organisent l'information dans leur cerveau. Ceci permet à l'expert d'incorporer une nouvelle information plus facilement qu'un novice, dépourvu d'un cadre conceptuel adéquat.

Nous avons présenté une carte mentale au début de chaque chapitre et un résumé schématique plus détaillé en fin de chapitre. Ceci fournit une représentation visuelle d'une manière dont un expert organise les principaux concepts d'un chapitre, insistant sur les connexions des concepts et leur hiérarchie. L'intention n'est pas de constituer des feuilles de route exhaustives pour chaque chapitre, mais de montrer comment des concepts importants peuvent être organisés et connectés. Cette présentation sera attrayante pour les étudiants à mémoire visuelle et leur permettra de « voir » le chapitre comme un tout. Nous encourageons les étudiants à créer leurs propres cartes visuelles montrant comment les concepts importants d'un chapitre sont interconnectés.

Une conséquence non anticipée du mouvement *Vision and change* était que des éditeurs à la recherche de nouvelles approches commençaient à produire des ouvrages qui devenaient

pratiquement illisibles pour l'étudiant moyen. Cette situation perdure avec de nombreux manuels. Quant à nous, nous n'avons pas abandonné l'idée que la fluidité narrative est importante, même pour un ouvrage scientifique. Si nous incluons de nouveaux éléments destinés à aider la compréhension des étudiants, nous les intégrons dans le texte sans que ces ajouts se fassent aux dépens du style concis, accessible et attrayant qui nous est reconnu. Nous continuons à mettre clairement l'accent sur l'évolution et la recherche scientifique qui a fait du présent ouvrage un manuel de référence pour les étudiants en biologie.

La Faculté souhaite des manuels qui mettent l'accent sur des approches centrées sur l'étudiant et sur les concepts de base en biologie. En équipe, nous nous efforçons constamment d'améliorer le texte en y intégrant les connaissances les plus récentes et les meilleures pratiques, en appliquant les méthodes qui ont fait leurs preuves pour améliorer l'apprentissage.

Nous insistons sur la recherche scientifique et avons accru le composant quantitatif des figures des démarches scientifiques. Le texte reste un des meilleurs en ce domaine, avec une organisation qui met l'accent sur les concepts importants de la biologie, tout en permettant à l'étudiant de se rendre compte de ses progrès dans la connaissance de ces concepts. Après enquête, la combinaison des outils disponibles dans le texte et des ressources en ligne favorise le développement du sens critique des étudiants et leur réussite académique.

Nous poursuivons la révision de *Biology*. Une de ses forces essentielles est l'évaluation sur plusieurs niveaux de la taxonomie de Bloom, qui développe la réflexion critique et l'aptitude à résoudre les problèmes, en plus d'une connaissance factuelle étendue.

La 13^e édition continue à développer le programme artistique esthétiquement superbe qui fait la réputation de *Biology*. Des sujets complexes sont présentés clairement et succinctement, ce qui aide les étudiants à construire leurs modèles mentaux nécessaires à la compréhension de la biologie.

Nous sommes enthousiasmés à propos de cette nouvelle édition de qualité qui constitue un outil d'étude pour une nouvelle génération d'étudiants. Nous avons chacun une longue expérience de l'enseignement de la biologie au premier cycle et avons profité de cette expérience pour produire un document à jour, superbement illustré et pédagogiquement solide. Nous avons consacré des efforts considérables pour fournir des acquis d'apprentissage clairs.

Ken Mason, Jonathan Losos, Tod Duncan

Science de pointe

Changements apportés à la 13^e édition

Nous avons débuté la rédaction de la présente édition au moment où une pandémie sans précédent affectait le monde entier. Outre le bouleversement personnel et professionnel que tous ont subi, nous avons été confrontés au défi de répondre à cette pandémie dans la présente édition. Compte tenu qu'il s'agit en premier lieu d'un phénomène biologique, nous avons estimé important d'inclure une information précise à ce sujet, sans cependant nous laisser envahir par cet événement. Nous avons donc introduit des informations sur la COVID-19, le virus SARS-CoV-2 et la manière dont les scientifiques ont analysé ce nouveau pathogène et y ont répondu. Plutôt que de consacrer une section spécifique au sujet, nous l'avons traité dans différentes parties de l'ouvrage, y incluant des informations sur le virus lui-même, les méthodes de diagnostic, les vaccins, l'évolution, la dynamique de population et l'origine environnementale des maladies épidémiques.

Partie I : Base moléculaire de la vie

Chapitre 1 – Revu pour plus de clarté et de lisibilité. La figure concernant la démarche scientifique a été complètement modifiée.

Chapitre 2 – Révisions mineures, spécialement à propos de l'eau et de la liaison hydrogène.

Chapitre 3 – Révisions mineures principalement concernant les acides nucléiques et les protéines. Plusieurs figures ont été corrigées en raison d'imprécisions ou d'ambiguïtés. La section sur le rôle des lipides trans a été réécrite.

Partie II : Biologie cellulaire

Chapitre 4 – Toute la section sur la structure cellulaire des procaryotes a été réécrite pour tenir compte de nouvelles données, ce qui présente une vue différente, plus moderne, de la structure cellulaire procaryote. Une nouvelle figure, comparant les flagelles des bactéries et des archées, a été ajoutée.

Chapitre 5 – Révisions mineures pour améliorer la clarté et la lisibilité.

Chapitre 6 – Révisions mineures pour améliorer la clarté et la lisibilité. Les données spéculatives sur l'évolution du métabolisme ont été éliminées.

Chapitre 7 – Révisions mineures pour améliorer la clarté et la lisibilité.

Chapitre 8 – Quelques modifications pour améliorer la clarté. La section sur l'histoire expérimentale de la photosynthèse a été réécrite, réduisant le volume de la section tout en fournissant un contexte historique et expérimental pour le reste du chapitre.

Chapitre 9 – Révision pour plus de clarté.

Chapitre 10 – La section sur la structure des chromosomes a été réécrite pour prendre en compte les nouvelles données

sur l'organisation de la chromatine dans le noyau, ce qui complète les mises à jour de la précédente édition et inclut une nouvelle figure décrivant l'organisation des chromosomes dans le noyau.

Partie III : Biologie génétique et moléculaire

Nous avons réorganisé les deux chapitres sur la génétique de la transmission afin d'assurer un enchaînement plus logique des concepts et de mettre l'accent sur la génétique humaine moderne.

Chapitre 11 – Réécrit afin qu'il soit plus clair et plus lisible pour l'étudiant.

Chapitre 12 – Nous avons réécrit entièrement ce chapitre afin qu'il apporte un éclairage plus moderne. L'histoire a été conservée pour fournir un contexte à l'ensemble du chapitre. Le modèle de Mendel est présenté sous une forme plus claire et plus actuelle. Les extensions de Mendel ont été réorganisées et ont également été adaptées à une perspective plus récente. Deux figures ont été renouvelées.

Chapitre 13 – Ce chapitre a été entièrement réécrit afin qu'il forme un ensemble plus cohérent avec le chapitre 12 sur la génétique mendélienne. Il commence par une présentation actualisée de la théorie chromosomique de l'hérédité afin qu'elle complète et prolonge le chapitre 12. Le reste du chapitre offre une vision beaucoup plus moderne de la génétique humaine. Les données qui la concernaient dans l'ancien chapitre 12 ont été déplacées dans ce chapitre, et des ajouts substantiels ont été inclus afin que le rythme rapide des changements en génétique humaine soit respecté.

Chapitre 14 – La description de la structure de l'ADN a été réécrite pour qu'elle clarifie certains concepts difficiles à comprendre par les étudiants.

Chapitre 15 – Les données sur l'épissage alternatif ont été mises à jour. La section sur les mutations a été entièrement réécrite afin que de nouvelles données soient prises en compte et que des informations actuelles sur la variation génétique soient incluses.

Chapitre 16 – Le chapitre a été réécrit pour plus de clarté et d'actualité.

Chapitre 17 – Le chapitre a été révisé pour inclure les nouvelles technologies dont l'utilité a été révélée par la récente pandémie de COVID-19. On y trouve une description des tests de détection des agents pathogènes basés sur la PCR, ainsi que des informations actualisées sur les tests basés sur les anticorps et adaptés à la détection des sujets exposés aux agents pathogènes. Il y a également une section sur les nouvelles technologies vaccinales, y compris les vaccins à ARNm et à sous-unités.

Chapitre 18 – Les sections sur les projets génomiques et l'annotation ont été réécrites pour tenir compte des nouvelles données. Ces sections offrent, dans le cadre d'un texte d'introduction, une vue aussi actuelle que possible de ces domaines de la biologie qui évoluent très rapidement.

Chapitre 19 – Des modifications mineures ont été apportées pour améliorer la clarté et la lisibilité de certains concepts difficiles.

Partie IV : Évolution

Chapitre 20 – La section sur la variation génétique dans les populations a été largement révisée pour refléter les nouvelles informations issues de la recherche génomique à grande échelle. On aborde maintenant la variation génomique chez l'homme de manière très détaillée, en quantifiant l'étendue de la variation existante et la manière dont cette variation est répartie au sein des populations et entre elles.

Chapitre 22 – De nouvelles informations sur les gènes impliqués dans l'évolution du bec des pinsons de Darwin ont été incluses.

Chapitre 23 – La description de l'évolution du virus VIH a été révisée pour que les nouvelles découvertes et tendances soient incluses. Une toute nouvelle section a été ajoutée, détaillant comment l'analyse phylogénétique a permis de suivre l'évolution et la propagation du virus responsable de la COVID-19. Le dessin d'*Archaeopteryx* a été révisé pour correspondre aux nouvelles analyses de fossiles indiquant que ces premiers oiseaux étaient de couleur sombre.

Chapitre 24 – La section sur la génomique comparative a été réécrite afin que l'accent soit mis sur l'évolution du génome des vertébrés. Les données sur l'évolution du génome des primates ont été mises à jour pour refléter les découvertes récentes.

Partie V : Diversité de la vie terrestre

Chapitre 25 – Les données sur les supergroupes ont été actualisées et comportent une nouvelle figure.

Chapitre 26 – Une nouvelle section a été introduite pour fournir aux étudiants une information actuelle sur les coronavirus. Une attention particulière a été accordée au SARS-CoV-2, agent causal de la pandémie de COVID-19. Une nouvelle figure a été ajoutée pour aider à expliquer le cycle d'infection des coronavirus en général. La lisibilité du chapitre a été améliorée.

Chapitre 27 – La lisibilité du chapitre a été revue. Les données épidémiologiques sur les maladies infectieuses ont été actualisées pour tenir compte des changements intervenus depuis l'édition précédente.

Chapitre 28 – Le chapitre a été entièrement restructuré et plusieurs parties ont été réécrites pour refléter les idées actuelles sur la taxonomie des protistes. Des modifications supplémentaires ont été apportées pour améliorer la lisibilité et la compréhension.

Chapitre 31 – La clarté et la lisibilité ont été améliorées.

Chapitre 32 – La description des relations à la base de la phylogénie pour tous les animaux a été révisée pour qu'elle reflète les nouvelles connaissances et le débat sur les relations entre les spongiaires, les cténophores et les autres animaux. Nous avons apporté d'autres modifications pour décrire les changements survenus dans la compréhension des relations phylogénétiques entre les taxons animaux, comme la position

des Chétognathes. Les aspects de la taxonomie et de l'histoire naturelle ont été mis à jour en fonction de nouvelles découvertes.

Chapitre 33 – Ce chapitre a été révisé et réorganisé pour qu'il reflète la nouvelle compréhension des relations entre les taxons des protostomiens.

Chapitre 34 – La description de l'évolution humaine a été révisée à la lumière de découvertes récentes.

Partie VI : Morphologie et physiologie des plantes

Cette partie n'a pas fait l'objet de modifications majeures, mais diverses améliorations de lisibilité, en réponse à des recommandations de réviseurs et d'utilisateurs de l'édition précédente.

Partie VII : Morphologie et physiologie des animaux

Chapitre 41 – De légères modifications ont été apportées pour plus de clarté dans la description de l'homéostasie et de la thermorégulation.

Chapitre 42 – Modifications mineures pour plus de clarté et de précision.

Chapitre 43 – Ce chapitre a été réorganisé pour qu'il reflète mieux la relation entre les différents types de récepteurs. La représentation de l'évolution de l'oreille interne a été revue pour qu'elle illustre la transition des structures auditives reptiliennes à celles des mammifères. L'analyse phylogénétique de l'évolution des gènes impliqués dans la structure des yeux a été adaptée en fonction de récentes découvertes.

Chapitre 44 – Modifications mineures pour plus de clarté et de lisibilité des données sur la fonction des récepteurs.

Chapitre 45 – L'illustration de l'évolution convergente de la structure du squelette des oiseaux, des chauves-souris et des ptérosaures a été révisée.

Chapitre 47 – La description des branchies externes et de la respiration chez les salamandres a été révisée pour refléter la variation des structures trouvées dans cet ordre.

Chapitre 50 – Nous avons réécrit une grande partie du chapitre afin d'améliorer la clarté et la fluidité des idées et de souligner les liens entre l'immunité innée et l'immunité adaptative. Une nouvelle section sur la vaccination a été ajoutée pour compléter la nouvelle section du chapitre 17 sur la technologie vaccinale.

Chapitre 51 – La description de la variation des systèmes de reproduction chez les animaux a été révisée en ce qui concerne la parthénogenèse et le mode de reproduction.

Chapitre 52 – Révisé pour l'amélioration de la clarté et de la lisibilité de concepts difficiles.

Partie VIII : Écologie et comportement

Chapitre 53 – Les descriptions de la génétique du comportement, de la migration et d’autres sujets ont été révisées pour qu’elles intègrent les nouvelles découvertes dans ces domaines.

Chapitre 54 – Une nouvelle section, sur la pandémie et la santé humaine, a été ajoutée pour couvrir le sujet dans son ensemble mais elle détaille de manière extensive la biologie de population de la pandémie du COVID-19. Les tendances de la population humaine et d’autres données récentes ont été actualisées.

Chapitre 57 – La section sur la déforestation a été fortement actualisée et une section sur l’effet des feux de forêt massifs ajoutée. La discussion sur les maladies zoonotiques s’est élargie, en particulier sur la COVID-19. Une discussion sur les microplastiques dans l’environnement a été ajoutée. La section sur El Nino a été revue. Toutes les données sur l’impact des humains sur la biosphère ont été actualisées.

Chapitre 58 – Les figures sur la rapidité à laquelle les espèces sont menacées ont été mises à jour et une section sur les nouvelles informations concernant le déclin des insectes a été ajoutée. Les données sur la relation entre croissance de la population humaine et déclin de la biodiversité ont été actualisées, de même que des informations sur la vitesse de colonisation des espèces invasives. Les informations sur les études de cas présentés dans le chapitre ont été mises à jour pour refléter la situation actuelle.

Note des auteurs

Une révision de cette ampleur repose sur les talents et les efforts de nombreux collaborateurs œuvrant en coulisse ; nous avons grandement bénéficié de leur assistance.

Beth Bulger a été le réviseur de la présente édition. Elle a consacré de multiples heures et a toujours cherché à améliorer la clarté et la consistance du texte. Elle a contribué de façon significative à la qualité du produit final.

Nous avons été heureux de travailler de nouveau avec MPS pour actualiser le programme artistique et optimiser la mise en page. Notre collaboration étroite a donné un texte pédagogiquement efficace et plus beau que tout autre manuel de biologie disponible sur le marché.

Nous bénéficions du soutien constant d’une excellente équipe de McGraw Hill Education. Ian Twonsend, gestionnaire de portefeuille pour Biology, fut un responsable stable durant ce temps de changement. La développeuse de produits senior Liz Sievers nous a soutenu de tant de manières qu’il nous serait impossible de les répertorier. Kelly Hart, responsable de projet et David Hash, concepteur, ont veillé à ce que notre texte soit à temps et élégamment présenté. Kelly Brown, directeur commercial senior, et nombre d’autres personnes qui se trouvent derrière la scène ont contribué au succès de ce texte. Il s’agit entre autres de Sarah Hosh et Elizabeth Drumm qui ont largement contribué au développement des cartes de mémoire et aux résumés schématisés ; il s’agit aussi de l’équipe numérique à qui nous devons beaucoup pour leurs efforts consentis à continuer à améliorer nos outils d’évaluation. L’équipe numérique pour cette édition comportent Faye Nourolahi, Austin Dreyer, Cynthia H. Dadmun, Timothy Hadlock, Elizabeth Drumm et Lauri Carey.

En cours de rédaction nous avons été soutenus par nos épouses et nos familles, qui nous ont vus moins souvent que souhaité en raison des pressions exercées en vue de terminer cette révision. Elles se sont adaptées aux nombreuses heures que ce livre nous a éloignés d’elles et, plus encore que nous, elles attendaient la fin du travail.

Finalement, ceux à qui nous devons le plus sont les générations d’étudiants qui ont utilisé les éditions successives de l’ouvrage. Ils nous ont appris au moins autant que nous leurs avons appris ; leurs questions et suggestions continuent à améliorer le texte et les illustrations qui l’accompagnent.

Nous devons enfin remercier les enseignants répartis dans le pays qui partagent constamment avec nous leurs connaissances et leur expérience par les retours d’information et les symposiums. Ces retours d’information ont façonné la présente édition. Toutes ces personnes ont consacré du temps pour partager leurs idées en vue de nous aider à produire une meilleure édition de *Biology* pour la nouvelle génération d’étudiants en biologie ; nous les en remercions chaleureusement.

Réviseurs de la treizième édition

Beth Cliffl *Triton College*
David Cox *Lincoln Land Community College*
Sarah Cuccinello *University of Tampa*
Stella Doyungan *Texas A&M University-Corpus Christi*
Sherry L. Harrel *Eastern Kentucky University*
Christopher Ivey *California State University, Chico*
Lori Kayes *Oregon State University*

Nathan Lanning *California State University, Los Angeles*
Karen Neal *Reynolds Community College*
Bruce Stallsmith *University of Alabama*
Shalini Upadhyaya *Reynolds Community College*
Tom Warren *Snead State Community College*
Jennifer Whitt *Texas A&M University-Corpus Christi*

Préparation des étudiants pour l'avenir

Développer l'esprit critique à l'aide de...

Figures de démarches scientifiques

Des illustrations clés dans chaque chapitre éclairent la manière dont les frontières de nos connaissances sont reculées par une combinaison d'hypothèses et d'expériences. Ces figures débutent par une hypothèse, montrent ensuite comment celle-ci mène à établir des prédictions, teste ces prédictions par des expériences et montre enfin quelles conclusions peuvent être tirées et où celles-ci mènent. Les figures de « *Démarches scientifiques* » fournissent un cadre cohérent pour guider l'étudiant dans la logique de la recherche scientifique. Chaque figure conclut par des questions ouvertes destinées à stimuler la recherche scientifique.

Analyses de données

Il ne suffit pas que l'étudiant apprenne des concepts et mémorise des faits scientifiques, encore faut-il qu'il analyse les données et applique ses connaissances. Les questions d'analyse de données insérées dans le texte invitent l'étudiant à analyser des données et à interpréter des résultats d'expériences.

Questions

Des questions sont posées qui invitent l'étudiant à y réfléchir et à discuter en profondeur ce qu'il lit.

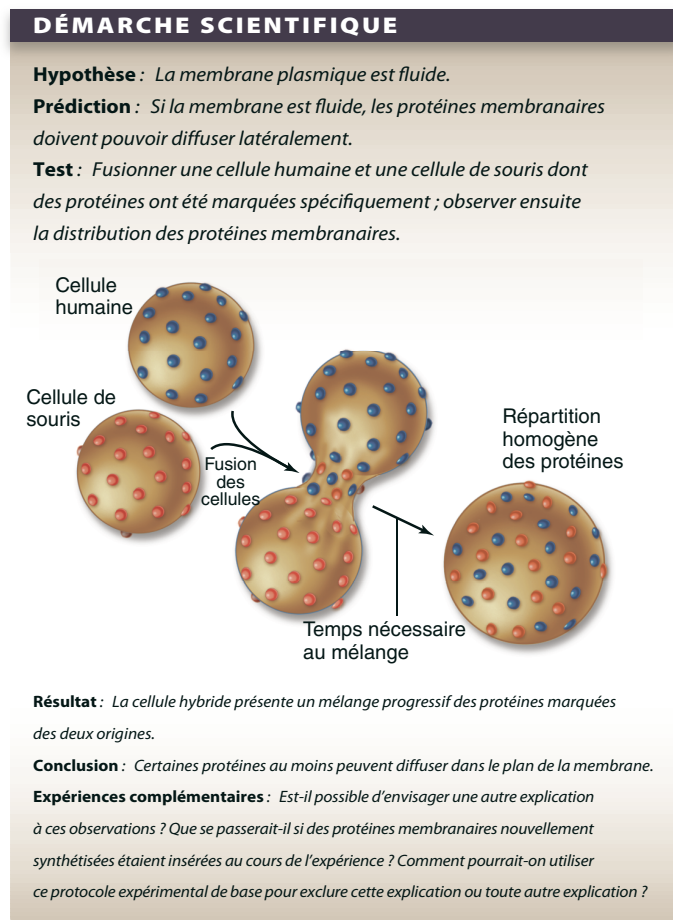


Figure 5.5 Test de fluidité des membranes.

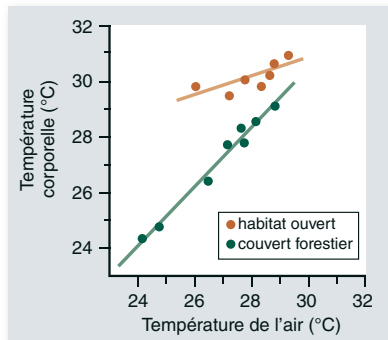


Figure 54.3 Adaptation du comportement. Dans les habitats ouverts, le lézard de Porto Rico *Anolis cristatellus* garde une température relativement constante en recherchant les plages éclairées pour s'y étendre ; il conserve ainsi une température assez élevée même si l'air est frais. En revanche, dans les forêts ombragées, ce comportement n'est pas possible et la température corporelle du lézard s'adapte à celle du milieu.



Question Quand ils en ont l'occasion, les lézards régulent leur température corporelle pour qu'elle reste optimale pour le fonctionnement physiologique. Les lézards des habitats ouverts auraient-il un comportement différent de ceux qui vivent à l'ombre de la forêt ?



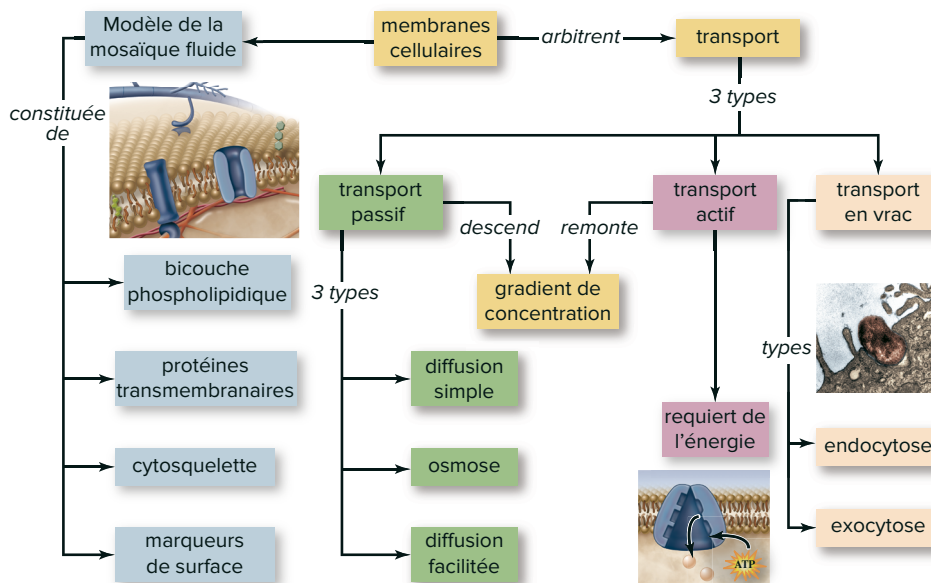
Analyse de données La pente du trait peut-il nous apprendre quelque chose à propos du comportement du lézard ?

Cartes visuelles

La 6^e édition française de *Biologie* comporte deux nouvelles fonctionnalités destinées à aider les étudiants à construire un cadre conceptuel dans lequel ils peuvent introduire de nouvelles connaissances. Chaque chapitre comporte une carte mentale au début et un résumé schématique plus détaillé à la fin. Ces fonctionnalités complémentaires sont destinées à aider les étudiants à placer les sujets du chapitre dans un cadre conceptuel plutôt que dans une liste linéaire. Lorsque les sujets sont placés dans le contexte d'une carte, les étudiants voient les relations et les connexions entre eux, qui ne seraient pas apparentes dans un résumé standard ou dans les formats de révision de chapitre.

Carte mentale

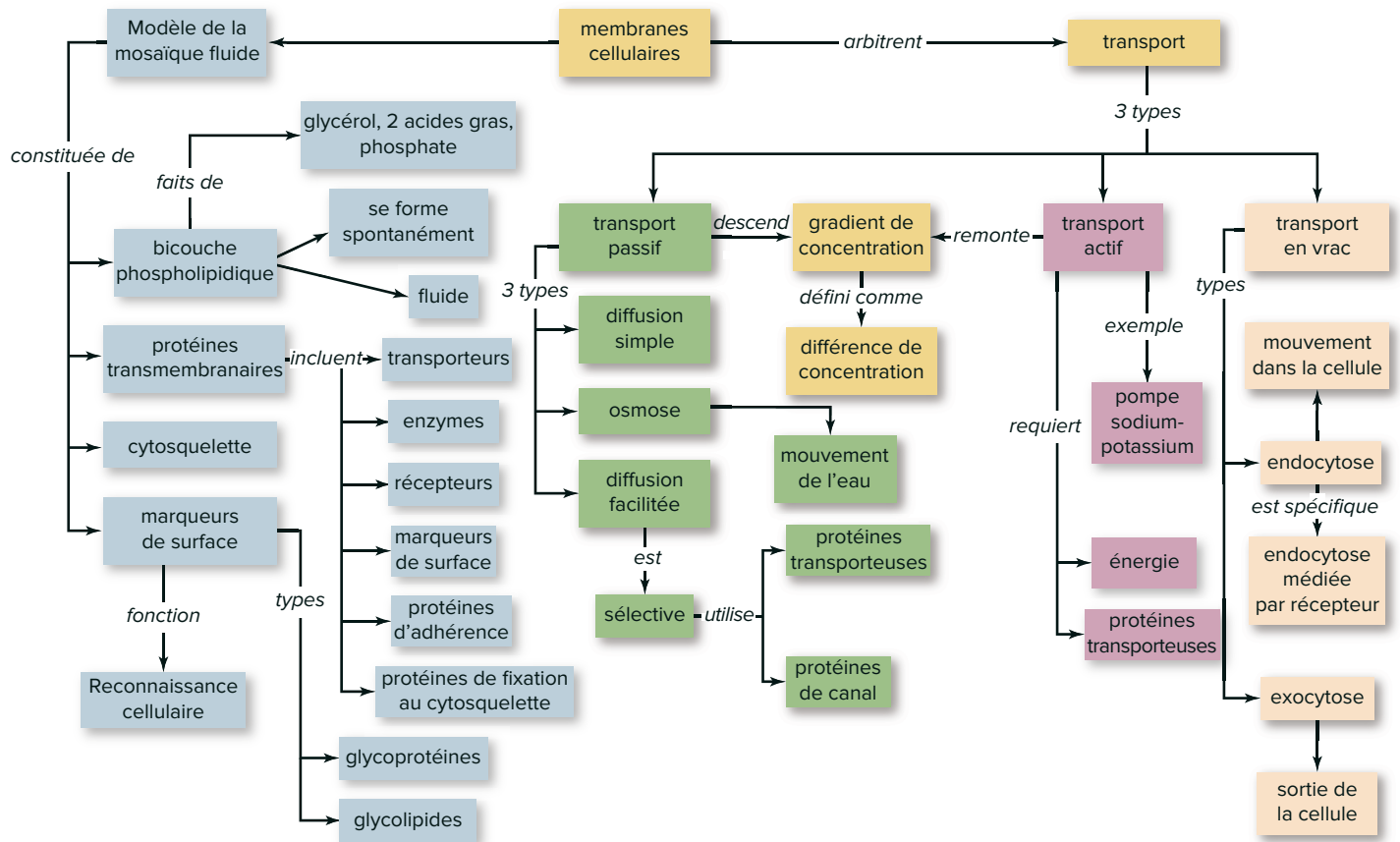
Chaque chapitre comporte une liste des contenus vus avec en supplément une carte mentale indiquant les sujets en relation les uns avec les autres. Les cartes mentales diffèrent des « cartes conceptuelles » en raison de l'aspect hiérarchique car elles présentent un cadre conceptuel pour le chapitre. En regardant la carte mentale avant de lire le chapitre, les étudiants se familiarisent avec la terminologie de base et avec les relations entre les divers sujets. Des images sont intégrées aux cartes mentales pour faire la connexion avec les figures de chaque chapitre.



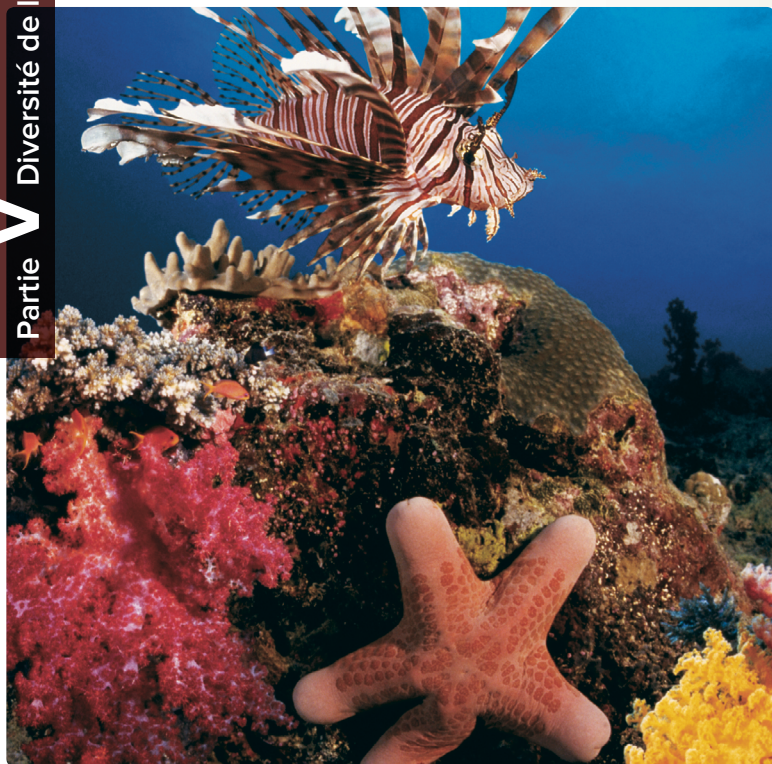
Résumé schématique

Extension de la carte mentale, le résumé schématique est présenté en fin de chapitre après le résumé plus traditionnel. Comme la carte mentale, il présente les sujets traités dans le chapitre en relation les uns avec les autres et complète la carte mentale en

introduisant des détails sur les sujets clés. Le résumé schématique ne contient pas toute la matière du chapitre et n'indique pas toutes les connexions entre sujets, mais il présente un schéma conceptuel. Les étudiants sont encouragés à s'appuyer sur ce schéma pour introduire des informations additionnelles du chapitre.



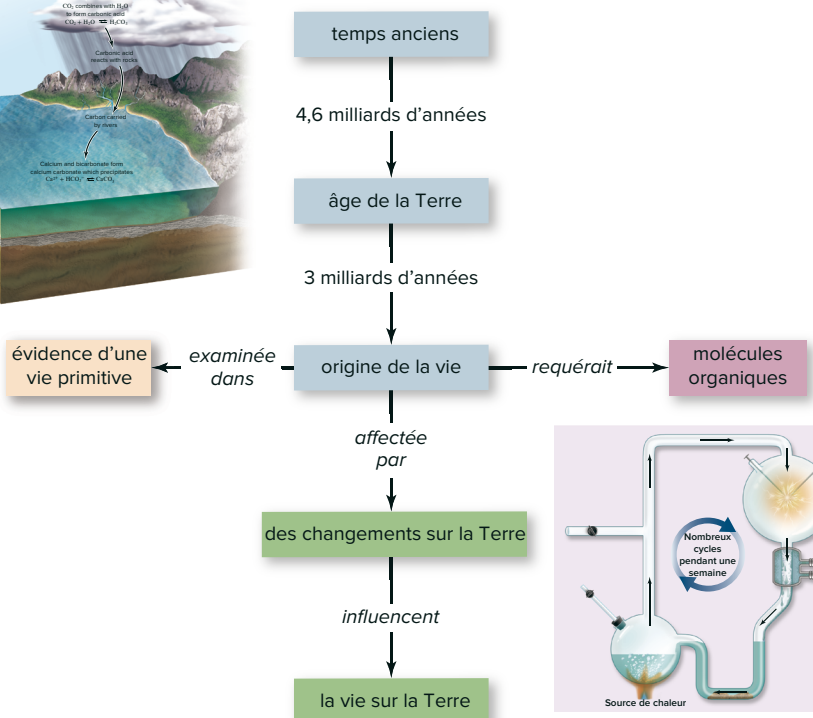
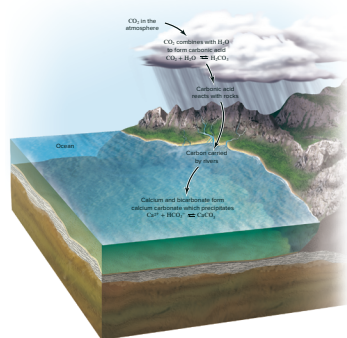
Toutes les cartes mentales sont téléchargeables sur notre site web : <https://www.deboecksuperieur.com/site/348219>



Aperçu du chapitre

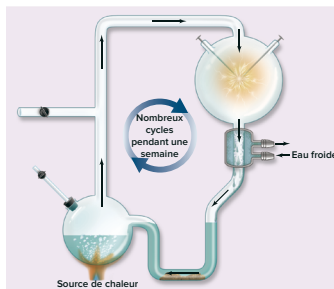
- 25.1 Les temps anciens
- 25.2 Origine de la vie
- 25.3 Preuves d'une vie primitive
- 25.4 Modifications de la Terre
- 25.5 Modifications constantes de la vie sur Terre

Carte mentale



Introduction

Les différentes formes de vie ont la même origine et partagent beaucoup de choses en commun : elles sont formées d'une ou plusieurs cellules, elles ont un métabolisme, elles utilisent l'ATP pour les transferts d'énergie et elles codent l'information héréditaire dans l'ADN. Mais, d'autre part, la diversité des organismes vivants est extrême, allant des bactéries et des amibes aux baleines bleues et aux séquoias. Les récifs coralliens, dont on voit ici un exemple, sont des microcosmes de diversité, ils comprennent de nombreuses formes de vie et abritent des organismes extrêmement divers. L'origine et l'histoire de la vie sur Terre sont étroitement liées aux modifications incessantes de la géologie, du climat et de l'atmosphère terrestres. Pour comprendre la diversité actuelle de la vie, il faut se poser des questions sur l'histoire de la Terre à l'échelle des temps géologiques et sur les conséquences de la vie elle-même sur les systèmes terrestres.



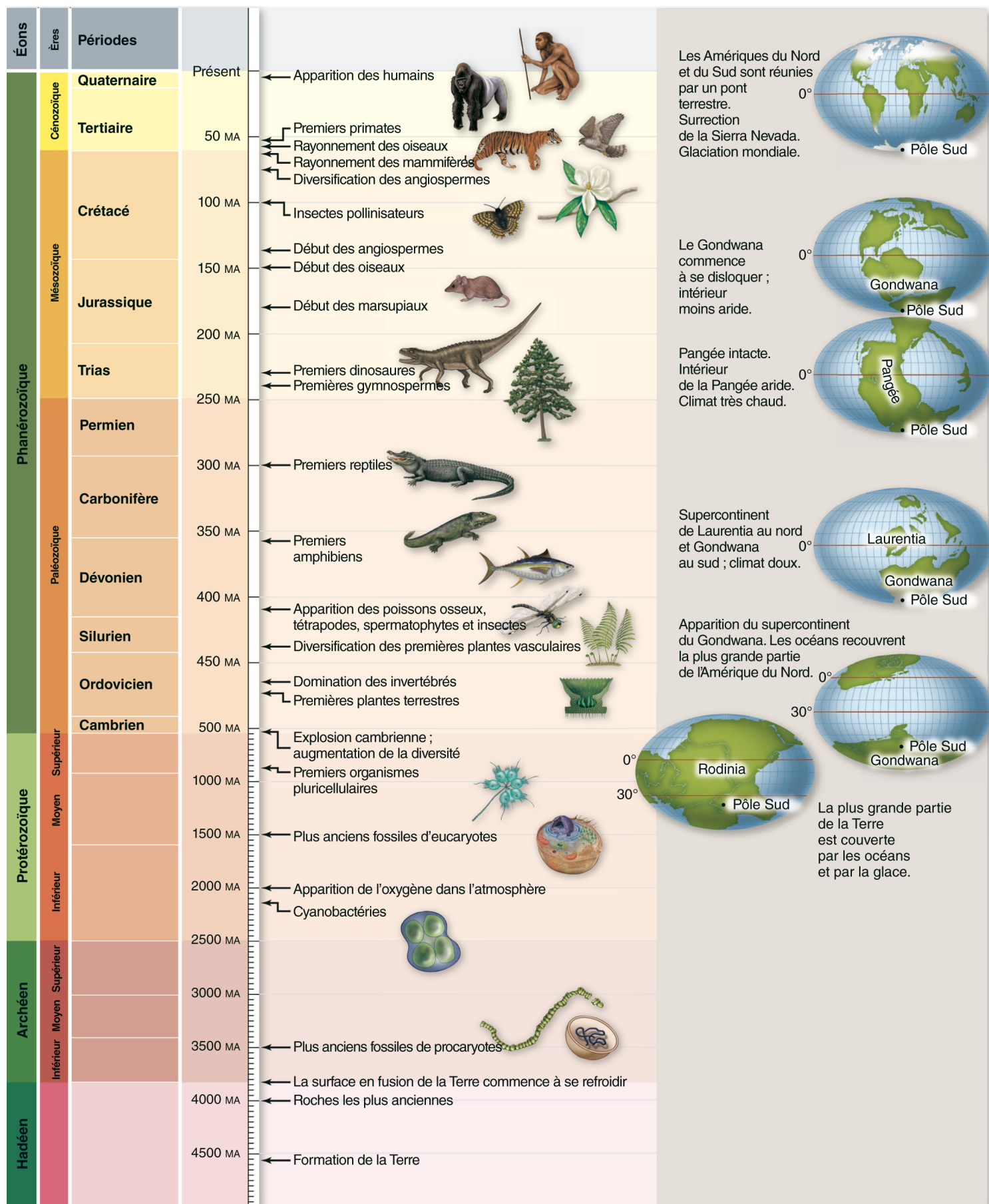


Figure 25.1 Échelle géologique et évolution de la vie sur la Terre.

25.1 Les temps anciens

Objectifs

1. *Décrire l'histoire de la Terre.*
2. *Comprendre les relations entre les événements géologiques et l'évolution de la vie.*

La Terre s'est modifiée au cours des temps géologiques

Beaucoup de problèmes fondamentaux concernant l'histoire de la Terre sont géologiques. Pour étudier l'origine et la diversification de la vie sur des milliards d'années, il est important de s'intéresser aux époques géologiques anciennes. Les temps géologiques se divisent en quatre éons qui s'étendent sur 4,6 milliards d'années (figure 25.1). Les éons se divisent en ères, et celles-ci en périodes.

Depuis l'apparition de la Terre, les modifications sont telles qu'il n'existe pas de roches datant des premiers 500 à 700 millions d'années (l'éon hadéen) et ayant précédé les premiers fossiles. On ne peut préciser à quoi ressemblait la Terre primitive, mais les données géologiques sont compatibles avec l'hypothèse selon laquelle une météorite a frappé la Terre il y a presque 4,6 milliards d'années avec une force telle que des débris provenant de l'impact sont à l'origine de la Lune. Le manteau rocheux de la Terre a littéralement fondu, tandis que la température de l'atmosphère dépassait 2 000 °C.

Pendant l'hadéen, la Terre a aussi été frappée par des astéroïdes qui ont pu vaporiser des océans entiers. C'était un environnement extrêmement dynamique, évoluant entre une Terre brûlante et parfois glacée, peu compatible avec la vie.

Les taux de CO₂ se sont modifiés et ont affecté la température

L'atmosphère primitive contenait probablement beaucoup de CO₂ et l'eau s'est lentement transformée en vapeur à partir de la roche en fusion. La terre s'est refroidie pendant 2 millions d'années. Au cours de ce refroidissement, des nuages formés de silicates se sont condensés dans l'atmosphère, sont tombés sous forme de pluie et ont formé un océan chaud sous une atmosphère de CO₂. Le taux de CO₂ a chuté, la terre s'est refroidie et l'océan a gelé pendant un certain temps.

La diminution du CO₂ a permis un abaissement de la température en réduisant la quantité d'énergie de radiation absorbée par l'atmosphère. Quelle est la cause du changement de la concentration du CO₂ dans l'atmosphère ? Les taux de CO₂ s'équilibraient dans l'océan et dans l'atmosphère. Les éruptions volcaniques ajoutaient du CO₂ dans l'atmosphère et dans l'océan, tandis que la désagrégation des roches abaissait le taux de CO₂.

Cette désagrégation était plus rapide sous un climat chaud et humide qu'en conditions froides et sèches. La désagrégation est une transformation des roches siliceuses en sol. La combinaison du CO₂ atmosphérique à l'eau (H₂O), entraîne une pluie d'acide carbonique (H₂CO₃). L'acide carbonique réagit avec la roche et libère des ions bicarbonate (HCO₃⁻) et Ca²⁺. Les solutés sont passés dans les cours d'eau et l'océan pour former du carbonate de calcium (CaCO₃) qui a précipité et a séquestré le CO₂ dans l'océan (figure 25.2).

Les continents se sont déplacés au cours des périodes géologiques

La croûte terrestre a formé des dalles de roche, des plaques, sous les continents comme sous les océans. Ces énormes plaques glissent

chaque année de quelques centimètres : on parle de tectonique des plaques. Le terme *tectonique* provient du terme grec signifiant construire : les déplacements des plaques ont construit et sont encore à l'origine des caractéristiques géologiques de la Terre. La plupart des tremblements de terre importants et des volcans se situent en bordure des plaques en mouvement.

Le déplacement des plaques est lent mais, avec le temps, ses conséquences sont frappantes. Plusieurs fois, au cours de l'histoire terrestre, tous les continents ont été réunis en un seul supercontinent (voir figure 25.1). Deux supercontinents, Rodinie (tous les continents) et Gondwana (comprenant tous les continents actuels de l'hémisphère austral) ont existé à des époques différentes et ont occupé l'hémisphère Sud. Le Gondwana a fait partie du supercontinent Pangée, complété il y a 225 millions d'années et qui a commencé à se disloquer de 25 à 50 millions d'années plus tard. Les géologues connaissent bien la tectonique des plaques, au moins pour les derniers 200 millions d'années, après la dislocation de la Pangée.

La vie est apparue pendant l'archéen

À une certaine époque, la vie est apparue. On connaît des fossiles de l'éon archéen, qui a succédé à l'hadéen. Le protérozoïque (première vie) est apparu deux milliards d'années après la naissance de la Terre. Il était caractérisé par la formation du supercontinent Rodinie, qui s'est disloqué il y a 650 millions d'années en plusieurs continents avant le début du phanérozoïque (vie visible). L'hadéen, l'archéen et le protérozoïque forment ensemble le précambrien. Avec le début de l'ère paléozoïque du phanérozoïque, occupé d'abord par la période cambrienne, les organismes pluricellulaires se sont remarquablement diversifiés. À partir du phanérozoïque, les géologues et les biologistes commencent à s'intéresser aux périodes et à des durées de temps plus courtes.

L'éon phanérozoïque ne représente que 12 % de l'histoire terrestre, mais on y trouve la plus grande partie de l'histoire biologique de la diversification de la vie (voir figure 25.1). L'existence des oiseaux et des mammifères correspond à 12 % de la vie de la Terre, et les humains à 0,2 %.

Questions de synthèse 25.1

L'histoire de la Terre couvre 4,6 milliards d'années, mais on possède peu de données géologiques concernant ce qui s'est passé pendant l'éon hadéen avant l'apparition de la vie. À l'origine, la Terre était inhospitalière pour la vie, mais, avec le changement des conditions, la vie est apparue il y a plus de 3 milliards d'années. Les espèces pluricellulaires ne sont apparues que pendant le dernier milliard d'années.

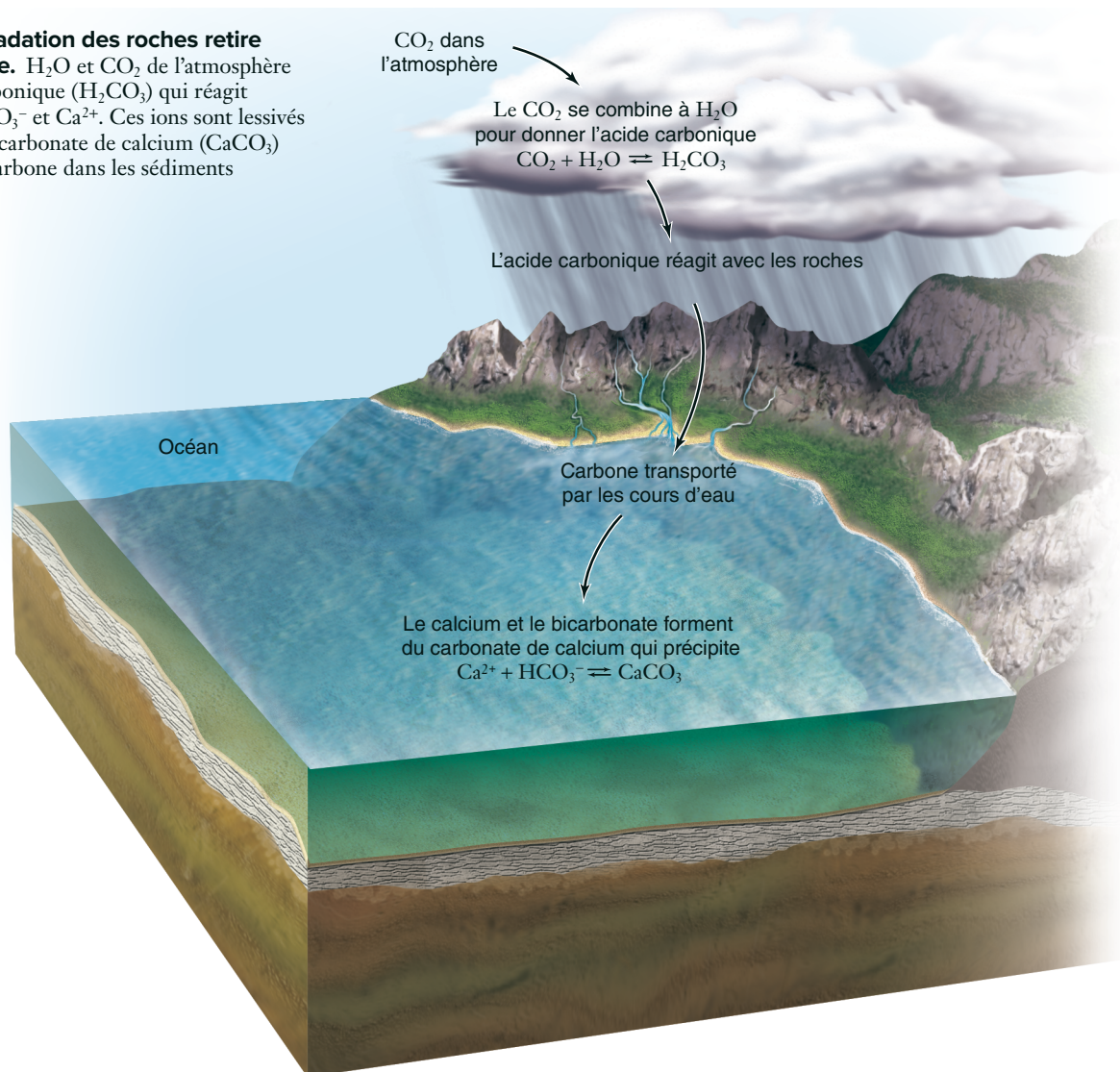
- Si vous aviez la possibilité d'étudier la diversité des fossiles, quel éon choisiriez-vous ? Expliquez votre choix.

25.2 Origine de la vie

Objectifs

1. *Montrer les différences entre l'atmosphère d'aujourd'hui et celle qui est supposée avoir existé à la fin de l'éon hadéen.*
2. *Décrire les étapes clés nécessaires à l'apparition de la vie.*

Figure 25.2 La dégradation des roches retire du CO₂ de l'atmosphère. H₂O et CO₂ de l'atmosphère se combinent en acide carbonique (H₂CO₃) qui réagit avec la roche et libère HCO₃⁻ et Ca²⁺. Ces ions sont lessivés vers l'océan et forment du carbonate de calcium (CaCO₃) qui précipite et stocke le carbone dans les sédiments océaniques.



Nous ne savons pas vraiment comment la vie a débuté sur Terre. N'étant pas capables de recréer aujourd'hui ce processus, nous devons envisager diverses voies d'exploration scientifique pour assembler le puzzle de l'origine de la vie, en partant de la géologie de la Terre primitive. À l'époque hadéenne, il y a environ 4,6 milliards d'années, la Terre était une masse chaude de roches en fusion. Quand elle s'est refroidie, la plus grande partie de la vapeur d'eau présente dans son atmosphère s'est condensée en eau liquide qui s'est accumulée en surface dans des océans chimiquement riches. Selon un scénario, la vie est apparue dans cette soupe diluée, chaude et malodorante d'ammoniaque, formaldéhyde, acide formique, cyanure, méthane, sulfure d'hydrogène et hydrocarbures organiques. Que ce soit sur les côtes, dans les sources hydrothermales des fonds marins ou ailleurs, les chercheurs s'accordent à dire que la vie est apparue spontanément dans ces eaux primitives. Le déroulement de ce processus reste une énigme, mais nous ne pouvons échapper à une certaine curiosité à propos des premières étapes qui ont finalement conduit à l'origine de tous les êtres vivants sur la Terre, nous-mêmes inclus. Comment les organismes ont-ils évolué à partir des molécules complexes qui s'agitaient dans les océans primitifs ?

Bien avant l'apparition de cellules possédant les propriétés de la vie, des molécules organiques (à base de carbone) se sont formées à partir de molécules inorganiques. L'apparition des protéines, des acides nucléiques, des glucides et des lipides était essentielle, mais insuffisante pour la vie. L'évolution des cellules impliquait l'association des molécules organiques primitives en une unité fonctionnelle interdépendante.

Plusieurs origines sont possibles pour les premières molécules organiques

Les molécules organiques peuvent avoir une origine extraterrestre

Les molécules organiques sont la base de tous les organismes vivants. On ne sait pas comment se sont formées les premières molécules organiques, certaines pourraient avoir une origine extraterrestre. On sait que des centaines de milliers de météorites et de comètes ont atteint la Terre primitive et des découvertes récentes font penser que certaines au moins ont pu transporter de la matière organique. Par exemple, l'analyse chimique de la météorite du lac Tagish, météorite rocheuse à base de carbone tombée en Colombie-Britannique en 2000, a montré que près de 3 % de son poids était de nature organique. Les composés organiques solubles de la météorite comprenaient des acides carboxyliques et sulfoniques, ainsi que des traces d'acides aminés. La glycine est l'acide aminé le plus abondant dans cette météorite et le rapport entre les isotopes de son carbone est différent de celui des roches terrestres, ce qui confirme l'origine extraterrestre de certaines molécules organiques.

Des molécules organiques ont pu apparaître sur la Terre primitive

Les géochimistes ne s'accordent pas sur la composition exacte de l'atmosphère primitive. Une idée populaire est qu'elle contenait

principalement du dioxyde de carbone (CO_2) et de l'azote gazeux (N_2), avec des quantités significatives de vapeur d'eau (H_2O). Il est possible que cette atmosphère contenait aussi de l'hydrogène gazeux (H_2) et des molécules formées d'atomes d'hydrogène liés à d'autres éléments légers (soufre, azote et carbone) sous la forme de sulfure d'hydrogène (H_2S), ammoniac (NH_3) et méthane (CH_4). Une telle atmosphère est considérée comme une *atmosphère réductrice* à cause de la présence d'une grande quantité d'atomes d'hydrogène et de leurs électrons. Une atmosphère réductrice n'aurait pas demandé autant d'énergie qu'actuellement pour effectuer certaines réactions chimiques ; l'apparition de molécules riches en carbone permettant l'évolution de la vie aurait donc été plus facile.

Si on assume cette hypothèse d'une atmosphère réductrice, quelles molécules organiques des processus naturels auraient-ils pu produire ? Une première tentative destinée à répondre à cette question a été effectuée en 1953 par les chimistes américains Stanley L. Miller et Harold Urey. Dans ce qui allait devenir une expérience classique, ils tentèrent de reproduire les conditions des océans de la Terre primitive dans une atmosphère réductrice. Même si leur hypothèse s'est révélée incorrecte, cette expérience est très importante parce qu'elle inaugurerait le tout nouveau domaine de la chimie prébiotique.

Miller et Urey créèrent une atmosphère réductrice riche en hydrogène et dépourvue d'oxygène au-dessus de l'eau liquide. Ils maintinrent l'ensemble à une température légèrement inférieure à 100°C et simulèrent des éclairs d'orage sous forme de décharges électriques (figure 25.3).

Au bout d'une semaine, ces chercheurs constatèrent que 15 % du carbone présent à l'origine sous forme de méthane (CH_4) avaient été transformés en d'autres composés carbonés simples, parmi lesquels du formaldéhyde (CH_2O) et du cyanure d'hydrogène (HCN). Ces composés se combinaient ensuite en molécules simples comme l'acide formique (HCOOH) et l'urée (NH_2CONH_2), ainsi qu'en molécules plus complexes, en particulier les acides aminés glycine et alanine.

Dans des expériences similaires réalisées ultérieurement par d'autres chercheurs, plus de 30 composés carbonés différents furent identifiés, parmi lesquelles les acides aminés glycine et alanine, mais aussi l'acide glutamique, valine, proline et l'acide aspartique. D'autres molécules d'importance biologique se sont aussi formées dans ces expériences. Par exemple, le cyanure d'hydrogène contribuait à la synthèse

d'une molécule cyclisée complexe, l'adénine – une des bases de l'ADN et de l'ARN. Plusieurs molécules essentielles pour la vie pouvaient donc s'être formées dans l'atmosphère réductrice de la terre primitive.

Des jalons importants dans l'évolution du métabolisme sont identifiables

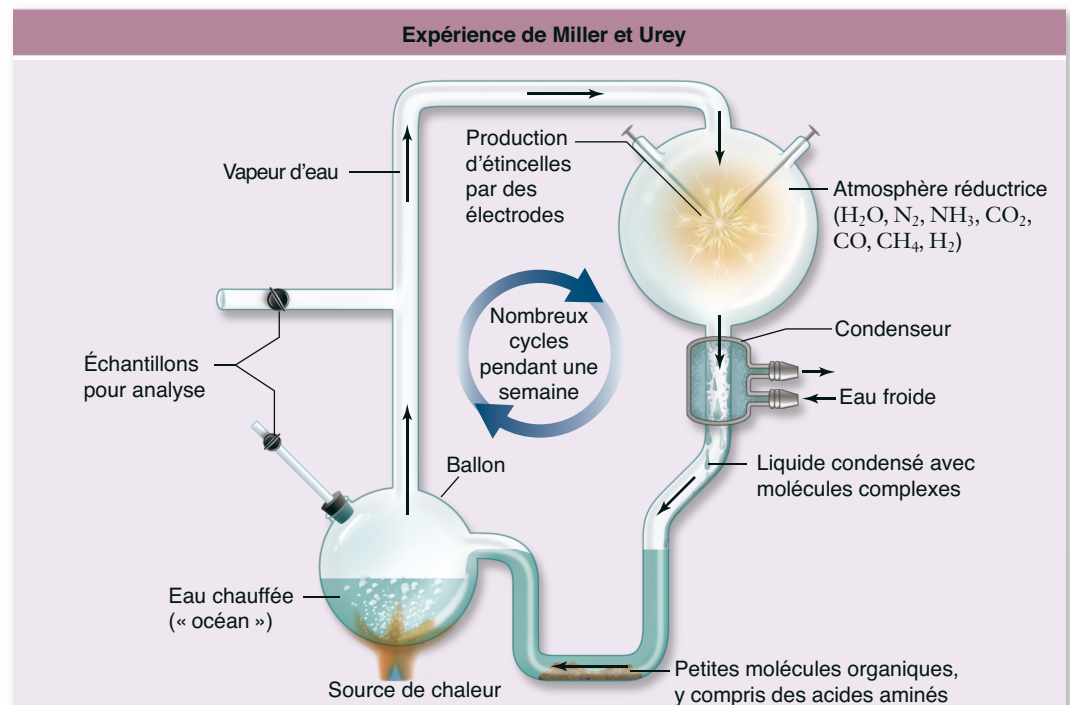
Il existe deux scénarios de base concernant les débuts de l'évolution du métabolisme central : une origine autotrophe et une origine hétérotrophe. Dans le scénario autotrophe, de l'énergie en provenance de l'oxydation de composés inorganiques était utilisée pour mener une version réductrice du cycle de l'acide citrique (voir chapitre 7). Le scénario hétérotrophe s'appuie sur l'expérience de Miller-Urey, qui fournit la source d'une soupe primordiale dans laquelle la vie s'est développée. Il n'est pas possible de prendre position sur ces deux modèles, et une combinaison des deux est aussi envisageable.

Il est peut-être plus instructif de considérer les événements majeurs de l'évolution des systèmes vivants sur la Terre ; ils incluent la photosynthèse oxygénique, la fixation du carbone et la fixation de l'azote. Ces événements métaboliques seraient accompagnés de l'évolution du stockage de l'information et des systèmes d'expression impliquant acides nucléiques et protéines.

Si l'origine de la photosynthèse est difficile à établir, l'apparition de la photosynthèse oxygénique peut être estimée sur base de la présence de dioxygène dans l'atmosphère. Tout l'oxygène moléculaire présent aujourd'hui résulte de l'oxydation photosynthétique de l'eau. Comme détaillé à la section 25.4, il y eut deux impulsions importantes de dioxygène dans l'atmosphère : l'une au cours de l'archéen supérieur, l'autre lors du protérozoïque supérieur, ce qui implique que la photosynthèse oxygénique se développa largement durant l'archéen supérieur.

La fixation d'azote est importante, étant donné que l'azote réduit est essentiel pour la vie ; il est aujourd'hui un nutriment limitant dans la majorité des écosystèmes terrestres. L'azote peut être « fixé », ou rendu disponible sous une forme accessible biologiquement, par l'action des volcans et par les éclairs dans l'atmosphère. Ces phénomènes ne produisent cependant pas de l'azote fixé en quantité suffisante pour assurer les besoins de l'ensemble des organismes. La fixation biologique de l'azote lève cette limitation. L'enzyme actuelle requise

Figure 25.3 L'expérience de Miller et Urey. L'appareil comportait deux ballons reliés par un tube. La chambre supérieure contenait un mélange de gaz supposé imiter l'atmosphère terrestre primitive. Un jeu d'électrodes simulait la foudre déchargeait des étincelles au sein de ce mélange gazeux. Les gaz étaient ensuite refroidis en passant par un condenseur, entraînant la formation de gouttes d'eau qui entraient dans le second ballon chauffé, simulant l'océan. Toute molécule complexe éventuellement produite dans le premier ballon se retrouvait dissoute dans les gouttes d'eau et amenée dans « l'océan » dont on prélevait des échantillons pour analyse.



pour réaliser cette opération est la nitrogénase, qu'on ne trouve que chez certains procaryotes. L'analyse génomique situe l'origine de la nitrogénase à environ 1,5 à 2,2 milliards d'années. Récemment cependant, l'analyse des rapports isotopiques a indiqué une origine plus ancienne, dans l'archéen supérieur (2,7 à 2,5 milliards d'années).

En ce qui concerne le stockage et l'expression de l'information, un modèle populaire suggère qu'un monde basé sur l'ARN a précédé celui basé sur l'ADN. Cette hypothèse provient de ce que l'ARN a la capacité de catalyser des réactions chimiques (voir chapitre 6) et de stocker de l'information génétique. Selon ce scénario, le premier acide nucléique à avoir permis l'auto-réplication, étape essentielle de l'évolution, fut l'ARN et non l'ADN. Ce n'est que plus tard que l'ADN, plus stable que l'ARN, aurait pris en charge la fonction de stockage de l'information. Les protéines quant à elles, dotées d'une plus grande diversité moléculaire, se chargeaient des fonctions enzymatiques.

Bien que de nombreux éléments de preuve soutiennent l'hypothèse d'un monde primitif basé sur l'ARN, il y a certains problèmes, tels que la source possible du ribose. On a montré cependant qu'il est possible de synthétiser des nucléotides d'ARN en absence de ribose pur dans des conditions prébiotiques plausibles. Un autre défi concerne la formation de longues chaînes de nucléotides. Une explication fait appel à l'intervention de surfaces d'argile, qui pourraient à la fois concentrer les nucléotides et fournir un catalyseur métallique pour les unir.

Les premières formes de vie étaient des cellules isolées

En plus d'un métabolisme, les cellules ont besoin de membranes. Le confinement des molécules organiques dans un espace physique au sein d'une bulle lipidique ou protéique pouvait accroître la concentration de molécules spécifiques et augmenter ainsi la probabilité des réactions métaboliques.

Alors que les membranes modernes sont constituées d'une bicouche de phospholipides (voir chapitre 5), les premières membranes étaient peut-être formées d'acides gras. Ce sont des molécules plus simples que les phospholipides et leur apparition était plus probable dans les conditions prébiotiques. Comme les phospholipides, ils possèdent des têtes hydrophiles et des queues hydrophobes ; ils peuvent ainsi former des bicouches et envelopper des structures de type cellulaire.

À un certain moment, ces bulles sont devenues des cellules vivantes avec des membranes et les propriétés de la vie décrites dans l'introduction. Pendant la plus grande partie de l'histoire de la vie sur Terre, ces organismes unicellulaires ont représenté la seule forme de vie. Nous ne savons pas exactement comment ces cellules sont apparues parce que nous ne pouvons pas recréer ce processus mais, à une certaine époque, une vie cellulaire simple est apparue.

Questions de synthèse 25.2

L'apparition extraterrestre des molécules organiques nécessaires à l'apparition de la vie sur Terre et leur arrivée dans des météorites reste une question ouverte. On ne peut pas reconstituer parfaitement les conditions présentes sur la Terre primitive, mais il est probable que les températures étaient extrêmes, que la composition des gaz de l'atmosphère était très différente de celle d'aujourd'hui et qu'elle a permis l'évolution de molécules organiques, de voies métaboliques et de cellules.

- Si vous pouviez voyager dans le temps sur la Terre primitive et en revenir avec un échantillon de matière, quels types de molécules étudieriez-vous pour élucider l'origine de la vie ? Développez un argumentaire pour expliquer les origines de la vie sur la base des molécules que vous avez sélectionnées.

25.3 Preuve d'une vie primitive

Objectif

1. Évaluer les données fossiles pour dater l'origine de la vie.

Mieux nous connaissons l'histoire ancienne de la Terre, plus il semble évident que les premiers organismes sont apparus et ont vécu à des températures très élevées. Il y a quelque 3,8 milliards d'années, on pense que la température des océans est descendue entre 49 et 88 °C. Cette époque correspond à l'apparition de la vie, peu après que la Terre est devenue habitable. Aussi intolérable que puisse nous sembler aujourd'hui la température de la Terre primitive, elle a permis la naissance de la vie. Nous examinons ici les arguments en faveur d'une vie entre 3,2 et 3,8 milliards d'années.

Des fossiles montrent que la vie est apparue il y a au moins 3,2 milliards d'années

La vie peut être apparue au cours de l'archéen, mais il est difficile de trouver des microfossiles pour le prouver et de les interpréter. Des processus non biologiques peuvent entraîner l'apparition de structures ressemblant à des microfossiles et les roches d'un âge supérieur à 3 milliards d'années ont généralement été modifiées par des facteurs géologiques. On a découvert deux grandes formations de roches âgées de 3,5 à 3,8 milliards d'années pratiquement intactes : les cratons de Kaapvaal en Afrique du Sud et de Pilbara en Australie Occidentale. (Un *craton* est une assise rocheuse de croûte continentale non modifiée.) Dans ces deux formations et dans d'autres, on a trouvé des structures considérées comme d'origine biologique. Bien que cette interprétation ait été controversée, les arguments se sont accumulés au cours du temps pour montrer qu'il s'agit de véritables fossiles.

Ces microfossiles sont des formes fossilisées de vie microscopique. Beaucoup sont petits (1-2 µm de diamètre) et paraissent unicellulaires, sans appendices externes et sans trace de structure interne. Ces microfossiles semblent donc ressembler aux procaryotes actuels.

Actuellement, les microfossiles les plus anciens sont âgés de 3,5 milliards d'années. L'origine biologique de ces microfossiles est attestée par des données isotopiques et par l'analyse spectroscopique qui indique la présence de molécules carbonées complexes. Le fait que ces structures microscopiques soient de véritables cellules fossiles reste controversé, et l'identité des groupes procaryotes représentés par les différents microfossiles n'est pas claire.

Une meilleure preuve découle de microfossiles d'un diamètre de 300 µm qui faisaient partie de coussinets microbiens dans des milieux marins peu profonds d'Afrique du Sud, il y a 3,2 milliards d'années (figure 25.4). Au microscope électronique à balayage, on peut voir des parois plissées (épaisses de 160 nm) entourant ces structures carbonées. Le microscope électronique à transmission montre des vésicules creuses à parois organiques entre les parois comprimées. Ces parois sont semblables à celles des microfossiles protérozoïques dont l'origine biotique est bien prouvée. La taille de ces microfossiles âgés de 3,2 milliards d'années est compatible avec celle des cellules eucaryotes, mais ce sont plus vraisemblablement des cyanobactéries (décrites un peu plus loin).

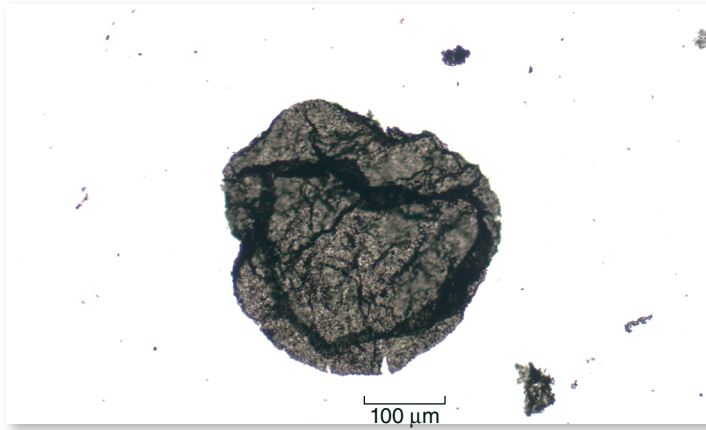


Figure 25.4 Microfossilé âgé de 3,2 milliards d'années provenant d'Afrique du Sud.

Outre ces microfossiles, on trouve des preuves indirectes d'une vie ancienne sous la forme de dépôts sédimentaires appelés **stromatolites** (figure 25.5). Ces structures sont généralement considérées comme une combinaison de dépôts sédimentaires et de matériaux précipités fixés par des paquets de micro-organismes. On suppose que ces micro-organismes sont des cyanobactéries. Ces stromatolites remontent à 2,7 milliards d'années. On connaît aussi des stromatolites relativement modernes ; la formation et la nature biologique de ces structures est donc moins sujette à caution.

Les données isotopiques montrent que la fixation du carbone est un processus ancien

Un autre moyen de savoir quand la vie a débuté consiste à rechercher la signature des systèmes vivants dans les couches géologiques. Les systèmes vivants modifient leur environnement, et il est parfois possible de déceler ces changements. La modification la plus évidente est la sélectivité des systèmes vivants pour les isotopes de carbone dans les molécules qu'ils utilisent. Les organismes vivants incorporent le ^{12}C dans leurs cellules avant tout autre isotope et ils modifient ainsi les proportions de ces isotopes dans l'atmosphère.



Figure 25.5 Stromatolites. Des paquets de cellules bactériennes retiennent des dépôts minéraux et forment ces dômes caractéristiques.

La teneur en ^{12}C est également plus élevée dans leurs restes fossilisés que dans les roches non organiques qui les entourent.

On a beaucoup travaillé pour dater et analyser les composés carbonés dans les roches les plus anciennes afin d'y rechercher des signatures de la vie. L'analyse des traces de carbone indique une fixation active de cet élément, l'incorporation du carbone inorganique sous une forme organique, il y a déjà 3,8 milliards d'années, ce qui correspond à la datation des microfossiles les plus anciens.

À l'origine, deux voies principales étaient possibles pour la fixation du carbone. La voie la plus commune est le cycle de Calvin (voir chapitre 8). C'est le moyen utilisé par les cyanobactéries, les algues et les plantes terrestres modernes qui utilisent un mécanisme à deux photosystèmes libérant l'oxygène. Le cycle de Calvin fonctionne aussi dans les bactéries sulfureuses vertes et pourpres qui utilisent un seul photosystème sans libération d'oxygène. Cette forme de photosynthèse anoxygénique pourrait avoir fonctionné au début de la fixation du carbone.

Jusqu'à présent, on n'a pas prouvé l'ensemble du cycle de Calvin chez les archées (un groupe de procaryotes), en dépit de l'identification de l'enzyme clé de ce cycle dans quelques isolats d'archées. Certaines archées utilisent une version réductrice du cycle de Krebs (voir chapitre 7). Ce mode de fixation du carbone est aussi utilisé par certaines bactéries lithotrophes, qui tirent leur énergie de l'oxydation de molécules inorganiques, et des bactéries sulfureuses vertes. Il existe aussi deux autres voies chez les lithotrophes, les archées et les bactéries vertes non sulfureuses. Il semble que la faculté de fixer le carbone soit apparue plusieurs fois au cours de l'évolution.

Certains glucides découverts dans les roches anciennes peuvent avoir une origine biologique

Une autre façon de trouver des preuves d'une vie ancienne consiste à rechercher des molécules organiques dont l'origine est clairement biologique ; ces molécules sont des *biomarqueurs*. Cette méthode semble simple, mais on a constaté qu'il était difficile de trouver ces marqueurs. Les glucides sont des biomarqueurs : ils dérivent des queues d'acides gras des lipides. On peut analyser leurs isotopes de carbone pour trouver leur origine biologique. L'analyse des glucides extraits de la formation de Pilbara en Australie a permis de trouver des lipides indiquant l'existence de cyanobactéries il y a 2,7 milliards d'années. La recherche de marqueurs chimiques provenant avec certitude de systèmes vivants dans les roches les plus anciennes et dans les météorites suscite beaucoup d'intérêt.

Question de synthèse 25.3

Les microfossiles sont des arguments en faveur de l'existence de cellules anciennes. Les plus âgés sont controversés, mais ils datent d'au moins 3,5 milliards d'années. D'autres arguments en faveur d'une vie primitive découlent des rapports isotopiques, qui sont biaisés par l'activité biologique. Le cycle de Calvin et une forme réductrice du cycle de Krebs, ainsi que d'autres voies, semblent avoir abouti à la fixation du carbone dans la vie primitive. Certains glucides semblent constituer des biomarqueurs et peuvent donc aussi indiquer des formes de vie anciennes.

- Vous avez découvert un fossile qui peut être une cellule bactérienne primitive. Quel argument pourrait vous convaincre qu'il s'agit bien d'une cellule bactérienne ancienne ?

25.4 Modifications de la Terre

Objectifs

1. Expliquer les rapports entre les niveaux de CO_2 et les glaciations.
2. Démontrer le rôle de la tectonique des plaques sur l'évolution de la vie sur la Terre.

Parmi les nombreux facteurs qui affectent la possibilité pour les organismes de survivre et de se reproduire se trouvent le climat (température et disponibilité de l'eau) et l'atmosphère (comme les taux de CO_2 et O_2). Au cours de l'histoire de la Terre, tous ces facteurs ont subi des modifications dramatiques, entraînant des extinctions de masse et influençant diversement le cours de l'évolution. (Le phénomène de l'extinction de masse est décrit au chapitre 22). Le déplacement des plaques est à l'origine des éruptions volcaniques qui modifient l'atmosphère, par exemple, tout simplement en arrêtant la lumière solaire. L'oscillation du taux de CO_2 pendant les temps géologiques est liée aux changements de température : une augmentation de la concentration en CO_2 capte la chaleur émanant de la Terre et crée un effet de serre (voir chapitre 57). Certains changements affectant le climat et l'atmosphère ont une origine purement géologique, mais les organismes vivants interviennent dans d'autres changements. Par exemple, l'évolution de la photosynthèse a augmenté la concentration de l' O_2 dans l'atmosphère. Dans cette section, nous tentons de voir comment les modifications du climat et de l'atmosphère ont affecté la Terre et la vie terrestre au cours des temps géologiques.

Le climat de la Terre a toujours été changeant

La gamme des températures et de la pluviosité au cours de l'histoire de la Terre est étonnante. La Terre primitive a connu des températures de 2 000 °C à certaines périodes et des températures moyennes de -50 °C à d'autres. Des changements de température affectent directement les organismes terrestres, aquatiques et marins et, sur des périodes plus longues, le niveau des océans est modifié, affectant d'autant plus la vie. La Terre a refroidi depuis sa formation mais diverses chutes brutales, et spécialement trois d'entre elles, qui se sont produites au début et à la fin du Protérozoïque, ont décimé la vie.

Ces chutes extrêmes de température ont entraîné la formation d'une couche de glace sur toute la Terre, d'un pôle à l'autre : on a parlé de *Terre boule de neige* (figure 25.6). Dans ces conditions, la glace réfléchissait la plus grande partie de l'énergie provenant du Soleil et maintenait les basses températures. Même à l'équateur, les températures n'auraient pas dépassé -20 °C, ce qui correspond aux températures actuelles dans l'Antarctique. Les océans étant gelés, les températures étaient moins tamponnées et plus changeantes qu'actuellement.

Les glaciations ont entraîné des extinctions massives d'espèces. Bien que difficile à imaginer, des fossiles d'animaux à symétrie bilatérale ont été découverts, qui datent de 80 millions d'années après la dernière Terre boule de neige.

Les modifications de l'atmosphère s'expliquent par des changements géologiques et par les organismes vivants

Les changements géologiques peuvent expliquer beaucoup de modifications de la composition de l'atmosphère, mais pas toutes.

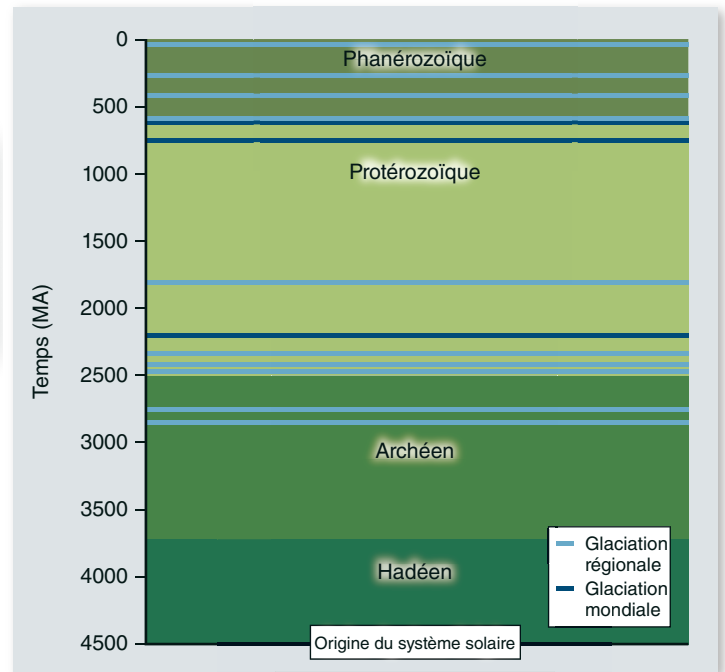


Figure 25.6 Trois glaciations globales se sont produites pendant le protérozoïque.

Les organismes vivants ont aussi altéré substantiellement l'atmosphère, comme on le verra dans la section 26.5. Nous prendrons ici l'exemple du CO_2 , en sachant que les modifications de la concentration des autres gaz de l'atmosphère, comme O_2 , N_2 et CH_4 ont affecté l'évolution de la vie terrestre.

Au moment des deux dernières glaciations du paléozoïque supérieur, la plus grande partie des continents étaient sous les tropiques (voir figure 25.1). En temps normal, le climat chaud et humide des tropiques accélérât la dégradation des roches, entraînant une diminution significative de la concentration du CO_2 atmosphérique. La diminution concomitante de la température a réduit l'érosion et stabilisé la température et la concentration du CO_2 . On suppose que l'érosion a conduit aux glaciations du protérozoïque supérieur.

Outre les changements de l'érosion liés au climat chaud et humide, la tectonique des plaques peut aussi avoir affecté l'érosion, et donc le taux de CO_2 dans l'atmosphère. Quand un vaste continent se brise en plusieurs pièces, une plus grande surface littorale est exposée à l'océan et devient plus humide. La plus grande humidité entraîne une érosion plus forte et une concentration en CO_2 plus faible dans l'atmosphère. L'augmentation de l'érosion due aux glissements des continents au protérozoïque supérieur a donc aussi contribué aux glaciations.

L'évolution a été influencée par le déplacement des continents

Le déplacement des plaques intervient dans la modification de l'atmosphère et du climat, mais il influence également l'évolution en isolant des populations ou en permettant des croisements entre populations d'abord séparées (voir chapitre 22). Les continents reposent sur des plaques submergées qui se déplacent. Pendant l'éon protérozoïque, toutes les masses terrestres formaient un seul continent, Rodinia, qui a commencé à se fractionner en continents plus petits il y a environ 700 millions d'années. Ces déplacements, et d'autres se sont poursuivis pendant l'histoire de la Terre (voir figure 25.1).

L'ère paléozoïque a débuté par une grande diversification de la vie au cambrien sur plusieurs continents séparés. Mais, à la fin du paléozoïque, la Terre a une fois de plus porté un seul continent, la

Pangée. Pendant le carbonifère et le permien, de grandes collisions de continents ont clôturé le développement de la chaîne des Appalaches en Amérique du Nord, tandis que l'Amérique du Nord et l'Afrique du Nord-Ouest entraient en collision. La Pangée a persisté pendant 100 millions d'années et elle a commencé à se rompre pendant le trias supérieur et le jurassique inférieur de l'ère mésozoïque.

L'ère cénozoïque actuelle a débuté il y a 65 millions d'années. L'Australie et l'Antarctique se sont séparés, ainsi que le Groenland et l'Amérique du Nord. L'océan Atlantique a continué à s'étendre avec l'éloignement des plaques médio-atlantiques. L'effet de serre pendant le crétacé ont entraîné une élévation du niveau des mers et de vastes surfaces continentales ont été submergées.

Au cours des deux derniers millions d'années, des périodes froides ont provoqué des glaciations et un abaissement du niveau des mers. Un pont continental s'est ainsi formé entre l'Asie et l'Amérique du Nord. Des humains et d'autres animaux ont migré entre ces deux continents antérieurement séparés. Une connexion entre l'Australie et l'Asie du Sud-Est a également permis des migrations. Il est important de savoir quand les masses terrestres ont été reliées et quelles espèces existaient à cette époque pour expliquer l'évolution de la diversité de la vie sur la Terre.

La vie a changé la Terre

La photosynthèse oxygénique est à l'origine de l'O₂ atmosphérique

L'atmosphère primitive contenait du CO₂ mais, au contraire de l'atmosphère moderne, elle manquait d'oxygène (O₂). L'évolution de la photosynthèse a ajouté de l'O₂ aux océans et à l'atmosphère, et cet environnement a conduit à l'évolution de la respiration cellulaire (figure 25.7).

La géologie montre un intervalle de 200 millions d'années entre l'origine de la photosynthèse et des concentrations notables d'O₂ dans l'environnement. Cet intervalle s'explique par la formation et la précipitation d'oxyde de fer dans l'océan. La majeure partie de l'O₂ libéré dans l'océan pendant les 200 premiers millions d'années a réagi avec le fer élémentaire pour former de l'oxyde de fer, empêchant une augmentation de la concentration de l'O₂ atmosphérique.

Avec l'augmentation d'O₂ dans l'atmosphère, certaines de ses molécules ont réagi avec le rayonnement ultraviolet (UV) du soleil et produit O₃ (ozone). La couche d'ozone protège la Terre des rayons ultraviolets, limite le taux de mutations et permet la vie sur la terre ferme.

Les plantes sont-elles intervenues dans les glaciations ?

On pense de plus en plus que les plantes sont intervenues dans deux glaciations. La colonisation initiale de la terre ferme par les plantes

a été suivie d'un refroidissement graduel et d'une brusque glaciation de 488 à 444 millions d'années, pendant l'ordovicien. Juste avant ce refroidissement, le taux de CO₂ était environ 20 fois supérieur aux concentrations actuelles, et les modèles climatiques estiment que les niveaux auraient dû être réduits de plus de 50 % pour déclencher une glaciation. L'érosion géologique pourrait expliquer en partie le refroidissement par la réduction du CO₂, mais cette réduction ne pourrait suffire au déclenchement d'une glaciation.

Les premières plantes terrestres n'avaient pas de racines, mais des recherches effectuées sur leurs proches parents actuels montrent qu'elles libèrent des acides organiques capables d'augmenter la dégradation des roches. Cette érosion supplémentaire causée par les plantes a pu accélérer la diminution du CO₂ et de la température, mais ce serait encore insuffisant pour déclencher une glaciation. La proposition la plus convaincante est que le phosphore, élément indispensable pour la croissance des plantes, a été libéré des roches par l'érosion et est arrivé dans l'océan, où il a permis un développement très important des algues. La croissance rapide des algues photosynthétiques a abaissé le CO₂ atmosphérique et déclenché la glaciation. L'augmentation du phosphore dans les roches sédimentaires de cette époque est en faveur de cette conclusion. Tout le système a retrouvé son équilibre après la libération initiale du phosphore et les plantes ont commencé à recycler le phosphore du sol, réduisant le lessivage plus important dans les milieux aquatiques.

Une seconde glaciation a coïncidé avec la diversification des plantes vasculaires, de 400 à 360 millions d'années, pendant le dévonien. Le système racinaire important de ces plantes a augmenté la désagrégation des roches et abaissé le niveau de CO₂ dans l'atmosphère. Les racines des plantes produisent les mêmes acides organiques que les plantes terrestres primitives sans racines, libérant des éléments essentiels comme le phosphore. La colonisation de la Terre par les plantes vasculaires a été suivie d'un refroidissement global et d'une glaciation.

Les glaciations induites par les plantes n'ont pas seulement changé la Terre ; elles ont aussi affecté le reste de la vie. Une glaciation entraîne souvent un abaissement du niveau des mers, lui-même responsable de l'extinction de nombreuses espèces marines.

Question de synthèse 25.4

Les changements du climat, de l'atmosphère et de la localisation des continents ont entraîné la diversification de la vie et conduit à des extinctions à la suite des glaciations. En même temps, la vie a modifié le système terrestre : terre ferme, eau et atmosphère. Les facteurs abiotiques et biotiques peuvent tous deux entraîner une diminution du taux de CO₂, qui peut précipiter une glaciation.

- Comparez les événements qui ont déclenché des glaciations à la fin du protérozoïque et les glaciations du début de l'ordovicien.

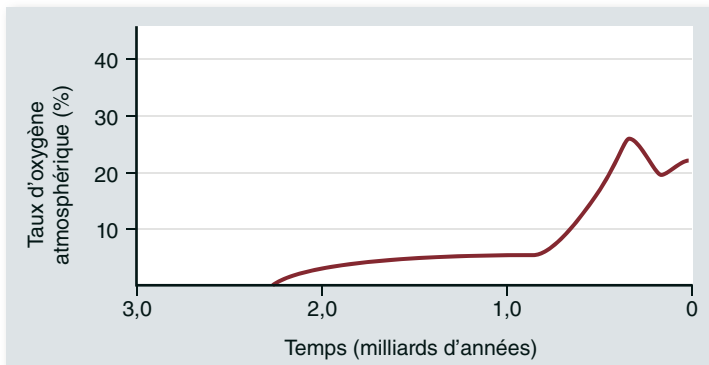


Figure 25.7 Taux de dioxygène au cours du temps.

25.5 Modifications constantes de la vie sur Terre

Objectifs

1. Comparer l'évolution du système endomembranaire et des mitochondries.
2. Envisager les types de spécialisation nécessaires aux organismes pluricellulaires.

L'ancêtre de toute vie présente actuellement sur notre terre est apparu pendant l'éon archéen. On propose l'hypothèse d'un dernier ancêtre commun universel (Last Universal Common Ancestor, LUCA). Les descendants de LUCA incluent les trois clades monophylétiques que nous nommons domaines : eubactéries, archées et eucaryotes. Les relations entre ces trois domaines sont encore controversées, bien que le modèle le plus courant présente les eucaryotes comme émanant des archées. Un groupe d'archées des profondeurs marines, dénommées Asgards, semble le plus apparenté aux eucaryotes modernes.

Les racines de l'arbre des eucaryotes sont incertaines, mais il semble que ses branches les plus anciennes forment cinq supergroupes : Excavates, SAR (clade monophylétique comprenant les straménopiles, les alvéolés et les rhizariens), Archéoplastidiés, Amibozoaires et Opisthocontes. Ces groupes sont définis à la fois sur base de leurs morphologies et sur l'analyse moléculaire. Ils apparaissent comme des clades monophylétiques, bien que cela ne soit pas encore établi définitivement pour certains d'entre eux. Le groupe SAR combine l'ancien supergroupe Chromalvéolés (Straménopiles et Alvéolés) et les Rhizariens. Ces groupes sont représentés à la figure 25.8 et décrits plus en détail au chapitre 28. Nous considérons ici les grands événements évolutifs clés à l'origine de cette incroyable diversité de vie qui évolue en réponse aux changements constants de l'environnement.

Le cloisonnement des cellules a permis l'émergence des eucaryotes

Pendant un milliard d'années au moins, les bactéries et les archées ont dominé la Terre. Il n'y avait aucun autre type d'organisme pour les manger ou pour entrer en compétition avec eux, et leurs minuscules cellules sont à l'origine des fossiles les plus anciens au monde. Les archées se trouvent dans des environnements extrêmes : niveaux élevés de température, pression et salinité. Bactéries et

archées possèdent certains compartiments fonctionnels mais chez les eucaryotes ces compartimentations sont importantes.

Le troisième grand domaine, celui des eucaryotes, apparaît dans les dépôts fossiles beaucoup plus tard, il y a seulement environ 1,5 milliard d'années. Mais, en dépit des ressemblances métaboliques de base entre les cellules eucaryotes et procaryotes, leur structure et leur fonctionnement leur ont permis de s'agrandir, puis d'aboutir à une forme de vie pluricellulaire.

Évolution du système endomembranaire

Une caractéristique des eucaryotes est une organisation cellulaire complexe, illustrée par un vaste système endomembranaire qui divise la cellule en compartiments fonctionnels, y compris le noyau (figure 25.9, voir aussi chapitre 4). L'innovation d'une enveloppe nucléaire a confiné le matériel génétique dans un compartiment propre, avec pour résultat une séparation, dans l'espace et dans le temps, du processus d'expression des gènes. La transcription dans le noyau, suivie de la traduction dans le cytoplasme permet un contrôle additionnel de l'expression des gènes.

L'appareil de Golgi et le réticulum endoplasmique sont des innovations essentielles qui facilitent le transport intracellulaire et la localisation des protéines dans des régions spécifiques de la cellule (voir chapitre 4). Ces systèmes membranaires, ainsi que l'enveloppe nucléaire, proviennent de l'invagination de la membrane cellulaire. Tous les compartiments cellulaires ne dérivent cependant pas du système endomembranaire.

Endosymbiose et origine des eucaryotes

Deux organites actuels, les mitochondries et les chloroplastes (voir chapitre 4), sont issus d'un phénomène d'endosymbiose, dans lequel une cellule introduite par endocytose, devient partie intégrée de la cellule qui l'a ingérée (voir chapitre 28). On pense que les mitochondries sont dérivées de la bactérie parasite *Rickettsia* ayant été incorporée dans des cellules eucaryotes au début de leur

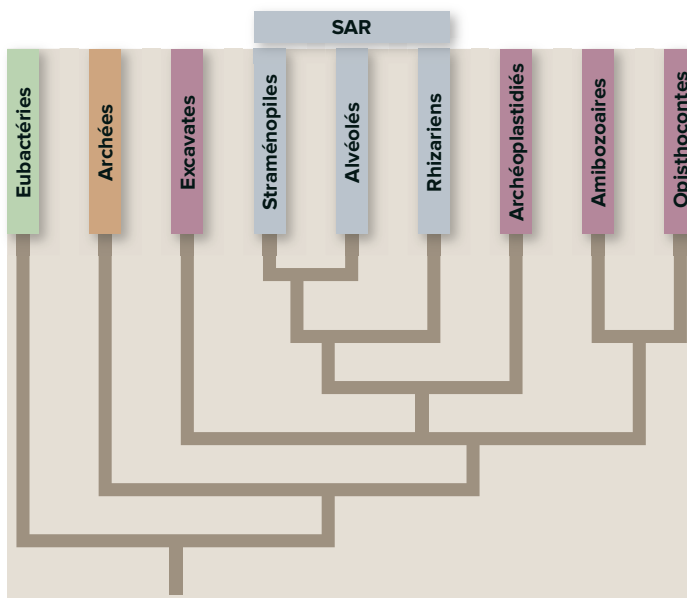


Figure 25.8 On a identifié cinq supergroupes dans le domaine des eucaryotes, un des trois domaines existant sur la Terre. Le groupe SAR est un clade monophylétique joignant les anciens supergroupes Chromalvéolés et Rhizariens.

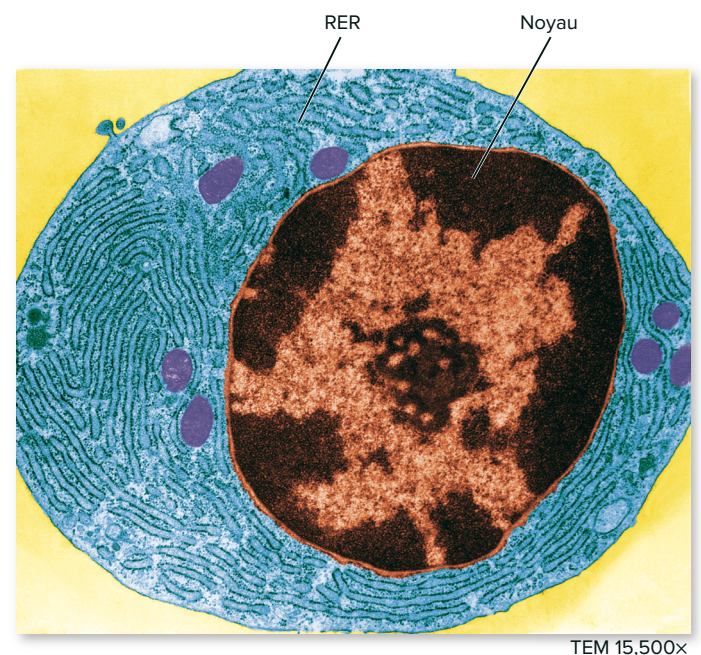


Figure 25.9 Cloisonnement cellulaire. Ces organismes unicellulaires complexes (des paramécies) sont des protistes.

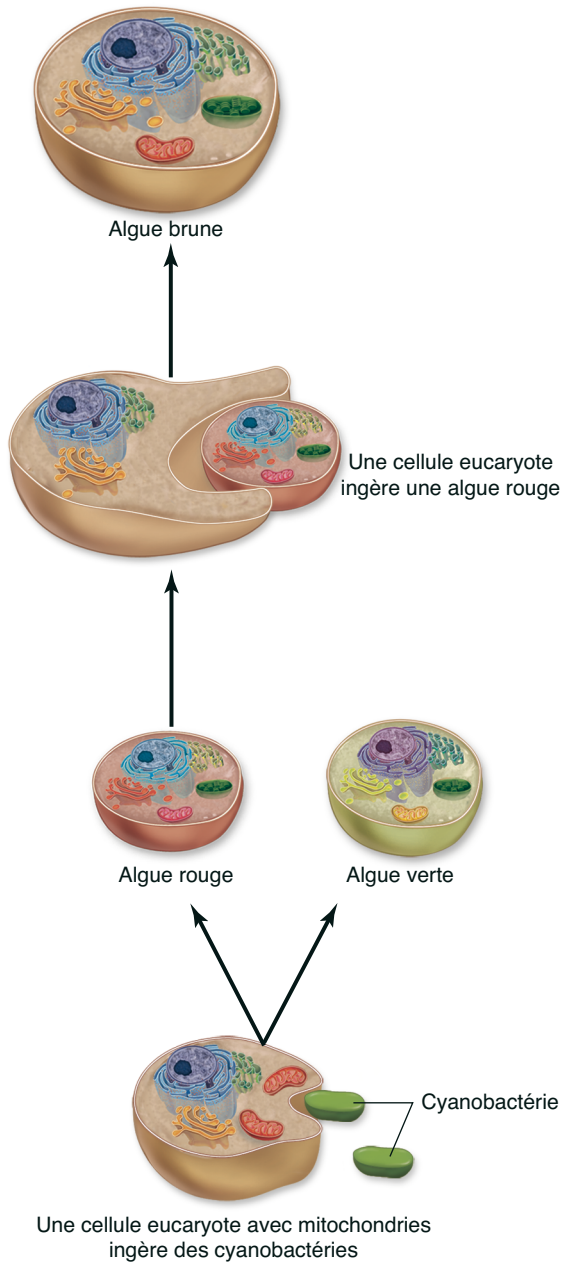


Figure 25.10 Tous les chloroplastes sont monophylétiques.

Les mêmes cyanobactéries ont été ingérées par plusieurs hôtes qui sont les ancêtres des algues rouges et vertes. Les algues brunes ont le même ADN chloroplastique ancestral, mais il provient probablement de l'ingestion d'algues rouges.

histoire. De même, les chloroplastes des eucaryotes photosynthétisants sont dérivés de cyanobactéries. Les algues vertes et les algues rouges ont acquis leurs chloroplastes par incorporation directe de cyanobactéries, tandis que c'est par incorporation d'algues rouges que les algues brunes ont probablement acquis leurs chloroplastes (figure 25.10).

La phylogénétique moléculaire indique que les eucaryotes sont apparus au début du protérozoïque et se sont diversifiés plus tard pendant cet éon. Des microfossiles du protérozoïque étayaient l'existence d'eucaryotes il y a 1,5 milliard d'années.

La pluricellularité conduit à la spécialisation des cellules

L'organisation unicellulaire a eu un succès extraordinaire, les procaryotes et eucaryotes unicellulaires représentant environ la moitié de la biomasse terrestre. Mais une cellule unique a des limites, même avec la spécialisation découlant de la présence des compartiments chez les eucaryotes. L'évolution de la pluricellularité a permis aux organismes de trouver de nouvelles adaptations à leur environnement par la différenciation de types cellulaires en tissus et organes.

Les organismes vraiment pluricellulaires, où les activités des cellules individuelles sont coordonnées et les cellules elles-mêmes sont en contact, n'existent que chez les eucaryotes et c'est une de leurs principales caractéristiques. Les bactéries et beaucoup d'eucaryotes unicellulaires forment des associations coloniales avec de nombreuses cellules, mais ces cellules sont peu différenciées et leur fonctionnement est peu coordonné (figure 25.11).

La pluricellularité est apparue indépendamment dans des supergroupes eucaryotes différents. Par exemple, elle est apparue indépendamment chez les algues rouges, brunes et vertes. Une lignée d'algues vertes pluricellulaires est l'ancêtre des plantes (voir chapitre 28). Un autre ancêtre unicellulaire des Opisthocontes a donné naissance à tous les animaux pluricellulaires.

La pluricellularité implique une connexion et une communication entre les cellules. Bien que toutes les cellules possèdent une information génétique identique, l'expression des gènes diffère selon les cellules pour permettre leur spécialisation. Des mécanismes ont évolué pour permettre l'expression des gènes et la différenciation des cellules.



Figure 25.11 Agrégation de cellules de *Dictyostelium discoideum* en organisme colonial.



Figure 25.12 Fossile de l'explosion cambrienne. Un nombre particulièrement élevé de fossiles à corps mou, comme cet exemplaire de *Marella splendens* du Burgess Shale dans le parc national Yoho, en Colombie Britannique, sont la preuve d'une diversification rapide de la vie animale pendant cette période.

La reproduction sexuée favorise la diversité génétique

Une autre caractéristique essentielle des espèces eucaryotes est la reproduction sexuée. Il existe des échanges de matériel génétique chez les bactéries, mais il ne s'agit certainement pas d'un mécanisme régulier et prévisible comparable à la sexualité des eucaryotes. La reproduction sexuée permet une augmentation de la diversité génétique grâce à la méiose et au crossing-over, comme nous l'avons vu au chapitre 13.

Dans certains supergroupes eucaryotes, la reproduction sexuée est seulement occasionnelle. Les premiers eucaryotes étaient probablement haploïdes ; les diploïdes semblent être apparus indépendamment plusieurs fois par la fusion de cellules haploïdes qui se sont ensuite divisées par mitose.

La diversification a été rapide au cambrien

Des innovations évolutives sont apparues dans les cellules alors que la vie était encore aquatique : elles sont à l'origine de l'extraordinaire

diversité de la vie terrestre d'aujourd'hui. À la fin du protérozoïque et de la troisième glaciation, le paléozoïque a débuté par la période cambrienne, qui s'étend entre 542 et 488 millions d'années. Ce fut une période d'expansion extrêmement rapide de la vie, l'explosion cambrienne. Nous connaissons bien cette période parce que, non seulement les portions résistantes de ces organismes, mais aussi les parties molles, ont été conservées dans les fossiles de trois sites de Colombie-Britannique, Groenland et Chine (figure 25.11).

Pendant 3 milliards d'années, à l'exception de quelques groupes d'algues, la vie est restée unicellulaire. Pendant la période aboutissant à l'explosion cambrienne sont apparus les premiers animaux pluricellulaires. Au cours des 50 millions d'années suivants, les ancêtres de presque tous les groupes d'animaux ont évolué.

Des innovations majeures ont permis les déplacements sur la terre ferme

Le rayonnement cambrien se limitait à l'océan. Peu après, des plantes, puis des animaux ont colonisé des environnements terrestres. L'évolution de la photosynthèse a entraîné l'apparition d'une atmosphère riche en O_2 , puis d'une couche d'ozone qui protège des rayons UV les organismes vivant en surface.

Pour réussir, le passage d'un environnement liquide à la terre ferme supposait des innovations empêchant la dessiccation et l'accès à l'eau. De nouvelles stratégies étaient aussi nécessaires pour les échanges gazeux. Chez les animaux, les poumons étaient plus efficaces que les branchies ou les échanges de gaz au travers de la peau humide. Les plantes ont acquis des stomates, ouvertures contrôlées à la surface de la plante, pour faciliter les échanges de gaz et empêcher les pertes d'eau. On parlera de ces grandes innovations et d'autres encore dans les chapitres 29 à 34.

Question de synthèse 25.5

L'histoire de la vie sur la Terre est l'histoire de la diversification des cellules et des organismes. Les cellules eucaryotes sont fortement cloisonnées par des systèmes endomembranaires et elles ont acquis des mitochondries et des chloroplastes par endosymbiose. La pluricellularité a conduit à la spécialisation des cellules ; la méiose et la reproduction sexuée ont augmenté la diversité génétique. Des explosions de spéciation rapide, ainsi que des extinctions périodiques, ont abouti à la diversité de la vie marine et terrestre qui existe aujourd'hui.

- Analysez les innovations évolutives précédant le cambrien qui peuvent avoir contribué au rayonnement rapide.



25.1 Les temps anciens

La Terre s'est modifiée au cours des temps géologiques (figure 25.1).

Pendant les 4,6 milliards d'années de son histoire, la Terre a subi des changements extrêmes de température correspondant à des changements de la concentration en CO_2 . Les continents se sont formés, se sont réunis en supercontinents et se sont de nouveau séparés plusieurs fois. L'histoire de la vie s'est principalement déroulée pendant les 12 derniers pour cent de l'histoire de la Terre.

25.2 Origine de la vie

Plusieurs origines sont possibles pour les premières molécules organiques.

Certaines molécules organiques peuvent avoir une origine extraterrestre, mais la plupart se sont plus vraisemblablement formées dans l'environnement réducteur de la Terre primitive.

Des jalons importants dans l'évolution du métabolisme sont identifiables.

L'origine de la vie peut avoir été autotrophe ou hétérotrophe.

La photosynthèse oxygénique est apparue dans l'archéen, et la fixation de l'azote dans l'archéen inférieur ou supérieur. Le monde moderne a peut-être été précédé d'un monde basé sur l'ARN.

Les premières formes de vie étaient des cellules isolées.

À une certaine époque, une vie cellulaire simple a évolué grâce à la formation de membranes, aux activités métaboliques et à l'autoréplication.

25.3 Preuve d'une vie primitive

Des fossiles montrent que la vie apparut il y a plus de 3,2 milliards d'années.

On a étudié au microscope électronique à balayage des microfossiles avec parois organiques et on les a datés à 3,2 milliards d'années au moins. Des stromatolites de 2,7 milliards d'années, dépôts sédimentaires de micro-organismes, ont apporté des arguments plus certains.

Les données isotopiques montrent que la fixation du carbone est un processus ancien.

La datation par le carbone a montré que des organismes ont fixé le carbone grâce à une forme primitive de photosynthèse il y a 3,8 milliards d'années.

Certains glucides découverts dans les roches anciennes peuvent avoir une origine biologique.

On a identifié des molécules organiques d'origine clairement biologique, comme des lipides, dans des roches d'Australie vieilles de 2,7 milliards d'années.

25.4 Modifications de la Terre

Le climat de la Terre a toujours été changeant.

La Terre s'est refroidie dès sa formation, mais des changements extrêmes de température, liés à des modifications du taux de CO_2 , ont été associés à des glaciations, entre autres trois glaciations qui ont impliqué l'ensemble du globe. Les glaciations peuvent entraîner une extinction de masse et interviennent dans le cours de l'évolution.

Les modifications de l'atmosphère s'expliquent par des changements géologiques et par les organismes vivants.

La décomposition des roches dans des climats chauds et humides, ainsi qu'une extension des zones humides due à la rupture des supercontinents, ont entraîné la séquestration du CO_2 dans les océans. Dans certains cas, la chute du taux de CO_2 peut suffire au déclenchement des glaciations.

L'évolution a été influencée par le déplacement des continents.

La tectonique des plaques explique un déplacement graduel des continents qui peut modifier le climat et influencer la faculté, pour les populations, de se mélanger et de se croiser.

La vie a changé la Terre.

Les plantes sont intervenues dans deux glaciations en réduisant le taux de CO_2 de l'atmosphère par la photosynthèse et par la libération de phosphore, élément essentiel, à partir des roches.

25.5 Modifications constantes de la vie sur Terre

Le cloisonnement des cellules a permis l'émergence des eucaryotes.

Les cellules eucaryotes ont acquis des compartiments qui améliorent leur fonctionnement, d'une part par des invaginations de membranes à l'origine des systèmes endomembranaires et, d'autre part, par endosymbiose (figure 25.9).

La pluricellularité conduit à la spécialisation des cellules.

Plusieurs groupes d'eucaryotes sont devenus pluricellulaires indépendamment.

La reproduction sexuée favorise la diversité génétique.

L'évolution de la méiose a augmenté la diversité génétique disponible pour la sélection naturelle.

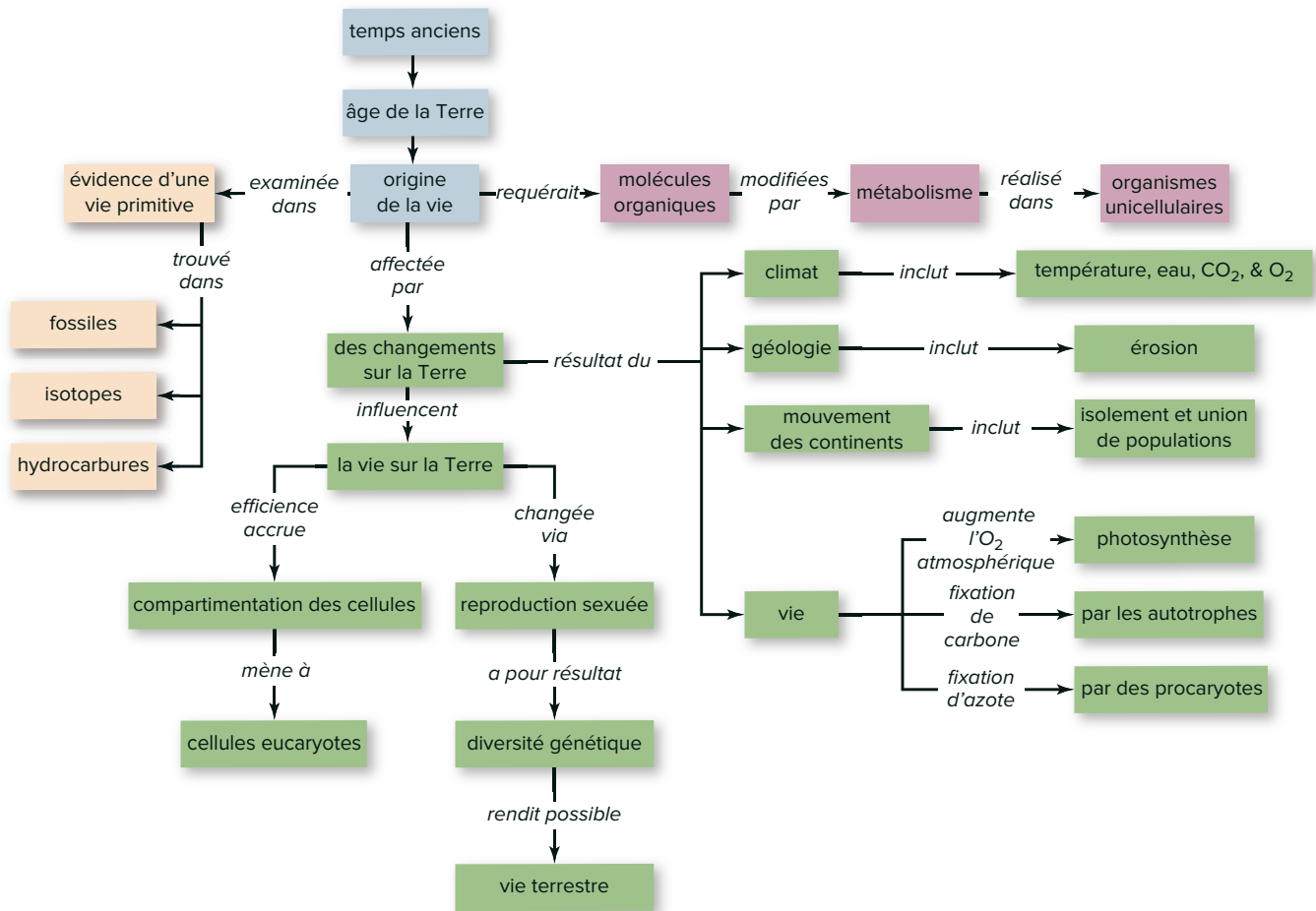
La diversification a été rapide au cambrien.

Le cloisonnement, la pluricellularité et la reproduction sexuée sont à la base de l'évolution rapide de la vie animale au cours du cambrien (542-488 millions d'années).

Des innovations majeures ont permis les déplacements sur la terre ferme.

Le passage à un environnement terrestre a impliqué des adaptations permettant d'éviter la dessiccation, d'accéder à l'eau et de faciliter les échanges gazeux dans un environnement sec.

Résumé schématique



Questions

Solutions

www.lienmini.fr/48219-raven25



COMPRÉHENSION

- L'expérience de Miller et Urey a prouvé que
 - la vie est apparue sur Terre.
 - des molécules organiques ont pu apparaître dans l'atmosphère primitive.
 - le matériel génétique primitif sur la planète était de l'ADN.
 - l'atmosphère primitive contenait de grandes quantités d'oxygène.
- La tectonique des plaques peut intervenir dans
 - les volcans et les tremblements de terre.
 - l'origine des supercontinents.
 - l'augmentation de l'érosion et de la séquestration du CO₂.
 - Tous ces choix sont corrects.
- Parmi les propositions suivantes, lesquelles sont fausses ou correctes ?
 - Les algues brunes et rouges ne sont pas proches phylogénétiquement.
 - Les chloroplastes des algues brunes et rouges sont monophylétiques.
 - Les chloroplastes des algues brunes proviennent d'une inclusion d'algues vertes (endosymbiose).
 - Aucune de ces propositions n'est fausse.
- Quelle a été la première étape de l'évolution des eucaryotes ?
 - L'endosymbiose et l'évolution des mitochondries.
 - L'endosymbiose et l'évolution des chloroplastes.
 - Le cloisonnement et la formation du noyau.
 - L'apparition d'organismes pluricellulaires.
- Les données fossiles montrent que
 - la vie est apparue il y a 4 milliards d'années.
 - la vie existe peut-être depuis 3,5 milliards d'années, mais certainement depuis 3,2 milliards d'années.
 - l'explosion cambrienne a été à l'origine de la vie.
 - les plantes ont joué un rôle important dans les glaciations.

APPLICATIONS

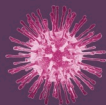
1. Une glaciation globale est peu probable si
 - a. un supercontinent s'est formé près de l'équateur et les pluies sont abondantes.
 - b. des millions d'hectares de forêt sont déboisés.
 - c. de grandes quantités de phosphore ont accès aux milieux aquatiques et océaniques.
 - d. les populations d'algues se développent rapidement dans l'océan.
2. Nous ne savons pas comment la vie est apparue sur la Terre, mais ceci s'est probablement produit.
 - a. Toutes les molécules organiques sont arrivées sur la Terre par les météorites.
 - b. Des taux élevés en oxygène étaient indispensables pour la glycolyse.
 - c. Des lipides se sont organisés en membranes cellulaires.
 - d. Des molécules organiques se sont formées dès que les températures ont atteint des niveaux modérés, comparables à ceux d'aujourd'hui.
3. Quels arguments pourraient vous convaincre que la vie est déjà apparue il y a 3,2 milliards d'années ?
 - a. Vous étudiez un microfossile au microscope électronique à balayage et il ressemble à une cellule.
 - b. Une bonne photo au microscope électronique à transmission d'une cellule fossile montre des compartiments cellulaires, y compris peut-être un noyau.
 - c. La datation au potassium d'un fossile contenant peut-être une cellule indique que ce fossile date de 3,2 milliards d'années.
 - d. Grâce à la microscopie électronique à transmission et à balayage, vous avez la preuve d'une matière carbonée dans ce qui paraît être une paroi cellulaire d'un fossile daté de 3,2 milliards d'années par les isotopes.

4. À quelle époque pensez-vous que l'isolement géographique a été particulièrement important pour l'évolution de la vie ?
 - a. Au cambrien.
 - b. À la fin de l'ère paléozoïque.
 - c. Au début de l'ère cénozoïque.
 - d. a et b sont corrects.
5. Les chloroplastes des algues brunes
 - a. ont un chromosome avec une séquence d'ADN très différente de celui d'une algue rouge.
 - b. sont entourés de quatre membranes.
 - c. sont entourés de deux membranes.
 - d. ont un chromosome dont la séquence d'ADN ressemble à celle des algues rouges, mais très différente de celle des algues vertes.

RÉVISION

1. Les plantes vasculaires ont stocké de grandes quantités de CO_2 par la photosynthèse quand elles se sont répandues sur la terre ferme et elles ont provoqué une glaciation. Que pensez-vous de l'hypothèse selon laquelle la même glaciation s'est produite quand les premières plantes ont colonisé la terre ferme ? N'oubliez pas de voir si la photosynthèse de ces nouvelles espèces pouvait à elle seule entraîner une glaciation.
2. Résumez ce que vous avez appris dans ce chapitre, analysez les nombreux effets possibles de la collision de deux plaques pour l'évolution de la vie sur la Terre.
3. Analysez les facteurs qui peuvent avoir contribué à l'explosion cambrienne.

Biologie



Une référence internationale

Ce livre est reconnu comme la référence en biologie ! Didactique, il propose une approche progressive et complète de cette discipline en évolution permanente et propose aux étudiants des modes d'apprentissage clairs, fondés sur l'analyse des données et la démarche scientifique.

Une 6^e édition au cœur de l'actualité

Les auteurs abordent les questions d'écologie, de développement et d'évolution de manière transversale, à travers les différents chapitres, car ces sujets sont étroitement liés. Dans cette édition actualisée, un nouveau chapitre aborde les analyses et recherches faites par les scientifiques sur la COVID-19 et le virus SARS-CoV-2 : les méthodes de diagnostic, les vaccins, son évolution et son origine. Les chapitres consacrés à la génétique ont été complètement réécrits.

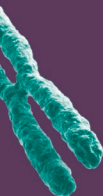
Un livre à la fois complet et synthétique

Cette nouvelle édition se modernise et offre des méthodes visuelles d'apprentissage :

- des cartes mentales pour visualiser les objectifs en début de chapitre ;
- des résumés schématisés en fin de chapitre pour synthétiser la matière vue ;
- le développement de la pensée critique avec des questions d'analyse, de synthèse et des encadrés Démarche scientifique ;
- les solutions des exercices en ligne, accessibles par QRcode.

Traduction de la 13^e édition américaine

Pierre L. Masson et Charles Van Hove sont professeurs émérites de l'Université catholique de Louvain.



- Une référence internationale
- Des cartes mentales en début et fin de chapitre
- Des questions de synthèse
- Des analyses de données et des questions de compréhension
- Plus de 2500 photos et illustrations en couleurs
- Un glossaire de plus de 800 termes

ISBN : 978-2-8073-4852-3



9 782807 348523

deboeck B
SUPERIEUR

www.deboecksuperieur.com

