

Futuyma • Kirkpatrick

ÉVOLUTION

Mieux comprendre le vivant

Traduction de la 5^e édition anglaise
Valérie Boutin, Audrey Proust et Jean-François Bonello

- + de 2 000 illustrations
- Problèmes et sujets de discussion
- Compléments en ligne



deboeck B
SUPÉRIEUR

ÉVOLUTION

Futuyma • Kirkpatrick

ÉVOLUTION

Mieux comprendre le vivant

Traduction de la 5^e édition anglaise
Valérie Boutin, Audrey Proust et Jean-François Bonello

Douglas J. Futuyma & Mark Kirkpatrick, *Evolution*, 5th edition, Oxford University Press. Published in the United States of America by Oxford University Press, 198 Madison Avenue, New York, NY 10016, United States of America.
Copyright © 2023 Oxford University Press ; Copyright © 2017, 2013, 2009, 2005, Sinauer Associates.

Evolution was originally published in English in 2023. This translation is published by arrangement with Oxford University Press. De Boeck Supérieur is solely responsible for this translation from the original work and Oxford University Press shall have no liability for any errors, omissions or inaccuracies or ambiguities in such translation or for any losses caused by reliance thereon.

Evolution a été publié pour la première fois en anglais en 2023. Cette traduction est publiée avec l'autorisation d'Oxford University Press. De Boeck Supérieur est seul responsable de la présente traduction de l'œuvre originale, et Oxford University Press ne pourra être tenu responsable d'aucune erreur, omission, inexactitude ou ambiguïté que celle ci pourrait contenir, ni d'aucun dommage résultant de la confiance qui lui serait accordée.

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

© De Boeck Supérieur s.a., 2026
Rue du Bosquet, 7, B-1348 Louvain-la-Neuve
Pour la traduction et l'adaptation française

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.

Ce livre ne peut être reproduit ni utilisé à des fins d'entraînement de systèmes d'intelligence artificielle.

La fouille de textes et de données est interdite conformément à l'article 4(3) de la Directive (UE) 2019/790.

Dans le cas où le livre comporte des ressources numériques en ligne, ces dernières sont des compléments offerts à l'achat du livre. Par respect du droit d'auteurs, ces ressources sont incessibles, interdites de reproduction et réservées à un usage strictement personnel. Elles sont soumises aux conditions d'utilisation en vigueur (CGU) accessibles sur notre site et peuvent, pour des raisons commerciales, légales, d'évolution technique ou de contenu, être supprimées ou interrompues à tout moment, sans garantie de maintien ou de compensation.

Dans le cas où les QR codes et liens hypertextes permettent d'accéder à des sites internet tiers, la responsabilité de De Boeck Supérieur n'est pas engagée, notamment quant à leur éventuel dysfonctionnement ou à leur indisponibilité d'accès.

Dépôt légal :
Bibliothèque nationale, Paris : août 2026
Bibliothèque royale de Belgique, Bruxelles : 2026/13647/128

ISBN : 978-2-8073-6943-6

Sommaire

■ UNITÉ I Une idée qui a changé le monde 1



1 Biologie de l'évolution 3

1.1	L'évolution du SARS-CoV-2	4	La biologie de l'évolution depuis la théorie synthétique	19	
1.2	« Rien en biologie n'a de sens, si ce n'est à la lumière de l'évolution »	8	■ ENCADRÉ 1.1 Les principes fondamentaux de l'évolution biologique	20	
1.3	L'évolution : des faits ou des théories ?	9			
1.4	L'évolution de la théorie de l'évolution	10			
	Avant Darwin	11	1.7	Comment l'évolution est-elle étudiée ?	21
	Charles Darwin	13	1.8	Prédictions philosophiques	22
1.5	La théorie darwinienne de l'évolution	15		L'éthique, la religion et l'évolution	23
1.6	La biologie de l'évolution après Darwin	16		Comment apprendre la biologie de l'évolution (lisez bien cela !)	24
	La synthèse évolutionniste	17		RÉSUMÉ	26



2 L'arbre de la vie 29

2.1	L'arbre de la vie, de Darwin à aujourd'hui	30	2.4	Comment les phylogénies sont-elles utiles ?	45
	■ ENCADRÉ 2.1 Classification, pratique de la taxonomie et nomenclature	33		Classification	45
2.2	Arbres phylogénétiques	34		Reconstitution de l'histoire de l'évolution des caractères	45
	Construire des phylogénies : une introduction	37		Estimation du temps de divergence	46
	■ ENCADRÉ 2.2 Les modèles en biologie évolutive	40		Les modèles d'évolution	47
2.3	Variations sur le thème de la phylogénie	41		■ ENCADRÉ 2.3 Les preuves de l'évolution	48
	Les branches d'un arbre phylogénétique se rejoignent parfois	41		Les phylogénies décrivent des modalités de diversification	54
	Il n'y pas que les organismes qui possèdent des phylogénies	42		RÉSUMÉ	56



3 Sélection naturelle et adaptation 59

3.1	L'évolution adaptative observée	61	3.3	Les niveaux de sélection	66
3.2	La sélection naturelle	64		Gènes égoïstes et comportements altruistes	67
	La signification de la sélection naturelle	64		Sélection d'organismes et de groupes	68
	La sélection naturelle et le hasard	65		Sélection d'espèces	69
	L'organisme joue un rôle crucial dans l'efficacité de l'environnement	66			

3.4	La nature des adaptations	70	3.6	Sélection naturelle et évolution de la diversité	76
	« Sélection de » et « sélection pour »	70			
	Reconnaître des adaptations	71	3.7	Ce que l'on n'attend pas de la sélection naturelle	77
3.5	Imperfections et contraintes	75		RÉSUMÉ	78

■ UNITÉ II Comment marche l'évolution 81



4 Mutation et variabilité 83

4.1	La machinerie de l'hérédité	84	4.4	Taux de mutation et effets des mutations	96
4.2	L'hérédité des variations	86		Taux de mutations	96
	Le mélange des allèles par ségrégation génétique	88		Les effets des mutations	97
	Mélange d'allèles par brassage	90	■ ENCADRÉ 4.1	Estimer les taux de mutations	98
	Mélange de gènes d'origine asexuée	93		Mutations germinales et mutations somatiques	100
	Mélange de gènes par hybridation	93	4.5	Les mutations sont-elles aléatoires ?	100
4.3	Les mutations : sources ultimes de variation	93	4.6	Hérédité non génétique	102
	Mutations ponctuelles	94		RÉSUMÉ	104
	Mutations chromosomiques	94			
	Duplication du génome entier	96			



5 La théorie génétique de la sélection naturelle 107

5.1	Nous pouvons observer la sélection naturelle et l'évolution se produire en temps réel	108	5.5	La sélection balancée maintient la variabilité génétique	124
5.2	Évolution par sélection naturelle et hérédité	111		Superdominance	125
	Fitness : L'unité que nous utilisons pour mesurer la sélection	111		D'autres formes de sélection balancée	126
5.3	Sélection positive et propagation des mutations favorables	112	5.6	La sélection favorisant la propagation des allèles fréquents	128
	■ ENCADRÉ 5.1 Évolution par sélection positive sur un locus unique	113		Sous-dominance : lorsque les hétérozygotes souffrent	129
	Le taux d'évolution	114		Sélection positive dépendante de la fréquence	130
	Hasard et adaptation : la probabilité qu'une mutation favorable se répande	119	5.7	L'évolution de la fitness moyenne dans une population	130
5.4	La sélection naturelle a des effets secondaires	120		Le théorème fondamental de la sélection naturelle et le paysage adaptatif	131
	Auto-stop génétique : quand un allèle « fait un tour » avec un autre	121	5.8	De nombreuses mutations sont nuisibles	133
				Un équilibre mutation-sélection	133
				La charge mutationnelle	134
				RÉSUMÉ	135



6 La dérive génétique : l'évolution au hasard 139

6.1	Qu'est-ce que la dérive génétique aléatoire ?	140	6.6	La théorie neutraliste de l'évolution moléculaire	157
6.2	Quelle est la force de la dérive ?	144	6.7	L'exploration des signatures génétiques de l'adaptation	159
	Des populations qui changent de taille	145		Les différences synonymes vs non-synonymes	160
6.3	La généalogie des gènes	147		Le test MK	162
6.4	La dérive génétique et la variabilité génétique au sein des espèces	149		La divergence entre les populations	162
	Évaluer la taille de la population	151		RÉSUMÉ	163
6.5	La dérive génétique et la sélection naturelle	153			
	Traverser une vallée adaptative par dérive	156			
	Le sort des mutations bénéfiques dans les grandes populations	156			



7 L'évolution des caractères quantitatifs 167

7.1	Génotypes et phénotypes	168	7.5	Sélection artificielle	182
	Les caractères quantitatifs évoluent par des changements de fréquences alléliques	170	7.6	L'évolution des caractères corrélés	184
7.2	Sélection sur les caractères quantitatifs	171		Contraintes et compromis évolutifs	186
	Mesurer la force de la sélection	174		Les causes des corrélations génétiques	188
7.3	Évolution par sélection directionnelle	176	7.7	Plasticité phénotypique	188
	Adaptation à partir d'une variabilité génétique de base et de nouvelles mutations	179	7.8	Base génétique des caractères quantitatifs	189
	L'adaptation peut-elle sauver les espèces de l'extinction ?	180		Loci de caractères quantitatifs	190
7.4	Relier la variabilité des gènes à la variabilité des phénotypes	181		RÉSUMÉ	194
	Quand les gènes interagissent : dominance et épistasie	182			



8 Évolution dans l'espace 199

8.1	Répartitions dans l'espace	200	8.4	Flux de gènes, dérive génétique et mise en évidence de la sélection	212
8.2	Les gènes en mouvement	204		Les effets de l'histoire	213
	Comment le flux de gènes est-il mesuré ?	206		Flux de gènes, adaptation locale et dérive	214
8.3	Flux de gènes versus sélection	208	8.5	L'évolution de la dispersion	214
	Un équilibre migration-sélection	208	8.6	L'évolution de l'aire de répartition d'une espèce	217
	Clines	209		RÉSUMÉ	220
	Zones de tension génétique	211			

■ UNITÉ III Les produits de l'évolution 223



9 Espèces et spéciation 225

9.1	Que sont les espèces ?	227	9.4	Les origines de l'isolement reproducteur	249
	■ ENCADRÉ 9.1 L'identification d'une nouvelle espèce	232		Spéciation écologique	249
9.2	L'isolement reproducteur	232		La spéciation par voie de mutation	250
	Les barrières prézygotiques	235		La spéciation par conflit génétique	251
	Les barrières postzygotiques	236		La spéciation par sélection sexuelle	252
	À quelle vitesse l'isolement reproducteur évolue-t-il ?	238		La spéciation par polyploïdisation	252
9.3	La géographie de la spéciation	240		La spéciation par dérive génétique aléatoire	254
	La spéciation allopatrique	241		La spéciation par hybridation	255
	La spéciation sympatrique	242	9.5	La génomique de la spéciation	256
	La spéciation avec un flux de gènes limité	246	9.6	Spéciation et diversification	256
	Contact secondaire	246		RÉSUMÉ	258



10 L'évolution des gènes et des génomes 261

10.1	Naissance et mort des gènes	263	10.4	Évolution de la taille et du contenu du génome	277
	Familles de gènes	267		Génomes petits et grands	277
	La mort d'un gène	269		Séquences parasites génétiques et éléments transposables	278
10.2	Évolution des gènes codant pour des protéines	269		Les voies de l'évolution des génomes les plus petits et les plus grands	280
	Évolution des régions codantes par dérive génétique	270		RÉSUMÉ	282
	Évolution des régions codantes par sélection positive	270			
	Évolution de l'expression des gènes	272			
10.3	L'évolution de la structure des gènes et des chromosomes	274			
	L'évolution des chromosomes	275			



11 Évolution et développement 285

11.1	Étude comparative du développement et évolution	287	11.4	Comment le développement influence l'évolution morphologique	301
11.2	Le contrôle de l'expression de l'information génétique	292		Facilitation	302
	■ ENCADRÉ 11.1 Quelques méthodes utilisées en génétique du développement	293		Biais développemental	304
	Les gènes <i>Hox</i> et le système génétique de régulation	294		Contraintes sur l'évolution adaptative	305
11.3	Les bases développementales de l'évolution phénotypique	297	11.5	Plasticité phénotypique, canalisation et assimilation génétique	307
	Une étude sur l'évolution développementale : les membres des tétrapodes	299		La plasticité phénotypique contribue-t-elle à l'évolution ?	309
	Une étude sur l'évolution développementale : la symétrie florale	300		RÉSUMÉ	312

■ UNITÉ IV Interactions entre les individus et les espèces 315



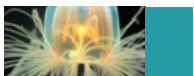
12 Tout sur le sexe 317

12.1	L'étonnante diversité des formes de sexualité des organismes	318	12.5	Détermination sexuelle et sex-ratios	330
	Pourquoi y a-t-il des mâles et des femelles ?	319		L'évolution des sex-ratios	331
	Le sexe microbien	320	12.6	Pourquoi y a-t-il du sexe ?	333
12.2	Qu'est-ce que la sélection sexuelle ?	320		Les avantages du sexe dans les environnements changeants	335
	Pourquoi les mâles sont-ils soumis à la sélection sexuelle ?	323		L'interférence sélective favorise le sexe et la recombinaison	336
12.3	Sélection sexuelle par compétition entre mâles	325		L'évolution de la recombinaison dans les populations sexuées	338
	Sélection sexuelle chez les plantes à fleurs	327	12.7	Autofécondation et allofécondation	339
12.4	Sélection sexuelle par choix des femelles	327		RÉSUMÉ	341



13 Coopération et conflit 345

13.1	L'évolution des interactions sociales	346	13.4	Conflit et coopération dans un environnement proche : la famille	355
13.2	Gènes partagés et évolution de l'altruisme	347		Conflit entre partenaires	355
	■ ENCADRÉ 13.1 Calculer l'apparentement	349		Meurtres en famille	357
	■ ENCADRÉ 13.2 Les parades sexuelles altruistes chez la dinde	350		Conflit entre parents et descendants	357
	La compétition	352		Animaux eusociaux : les familles ultimes	359
13.3	Coopération entre individus non apparentés	352	13.5	Niveaux de sélection	360
	Réciprocité	352		ADN égoïste	361
	■ ENCADRÉ 13.3 Stratégies évolutivement stables	354		Mitochondries égoïstes	363
				Symbiontes égoïstes	364
				Sélection de groupe	364
				Sélection des espèces	366
			13.6	Coopération et grandes transitions évolutives	366
				RÉSUMÉ	368



14 Écologie évolutive : comment être adapté pour survivre 373

14.1	Les traits d'histoire de vie en tant que composants de la fitness	375		Reproduction sémelpare et itéropare	386
	La fitness dans les populations possédant des générations qui se chevauchent	376		Histoires de vie et stratégies d'accouplement	387
14.2	L'évolution des traits d'histoire de vie	377	14.4	Phénologie	388
	Sénescence	378	14.5	Niches écologiques : spécialistes et généralistes	390
	Nombre de descendants	381		Comment la spécialisation évolue	391
	Âge de la maturité sexuelle	382		Expériences sur l'évolution des niches	393
14.3	Densité et évolution du taux de croissance des populations	383		RÉSUMÉ	394
	Histoires de vie rapides et lentes	384			



15 Écologie évolutive : interactions entre espèces 397

15.1	Coévolution et interactions interspécifiques	398	15.3	Les mutualismes	409
15.2	L'évolution des ennemis et des victimes	401	15.4	L'évolution des interactions compétitives	414
	Aposématisme et mimétisme	404	15.5	Évolution et structure de la communauté	416
	Plantes et herbivores	405		RÉSUMÉ	419
	Interactions hôte-parasite et maladie infectieuse	406			
	L'évolution de la virulence	407			

■ UNITÉ V L'Histoire de la Vie 423



16 Phylogénie : unité et diversité du vivant 425

16.1	Estimer les phylogénies	426		Découvrir l'histoire des gènes et des cultures	438
	Pourquoi la réalisation des phylogénies est parfois difficile	428		Reconstituer les ancêtres	439
16.2	Méthodes de reconstitution des phylogénies	434	16.4	L'étude des adaptations : la méthode comparative	441
16.3	Comment utilise-t-on les phylogénies?	437	16.5	Classification	443
	Datation des événements évolutifs	437		RÉSUMÉ	447



17 L'histoire de la vie 451

17.1	Quelques notions fondamentales en géologie	452		La vie en milieu aérien au Paléozoïque	467
	Les archives fossiles	454		L'extinction massive de la fin du Permien	469
17.2	L'origine de la vie	454	17.6	La vie au Mésozoïque	470
17.3	La vie précambrienne	457	17.7	L'ère Cénozoïque	477
17.4	Les origines de la diversité animale	459		Le monde moderne prend forme	477
17.5	La vie au Paléozoïque	462		La radiation adaptative des mammifères	479
	La colonisation du milieu continental	464		Les événements du Pléistocène	481
				RÉSUMÉ	484



18 L'évolution de la diversité biologique 487

18.1	Biogéographie	489	18.4	Étudier les changements de diversité biologique	499
18.2	Explications historiques des distributions géographiques	492		Un modèle de changements de diversité	499
	Extinction	493		Étudier la diversité dans le registre fossile	500
	Dispersion	493	18.5	La diversité au cours du Phanérozoïque	501
	Vicariance	494		Taux d'extinction et de création	502
18.3	Limites écologiques de l'aire de répartition géographique	497		Les extinctions de masse	504
	Dispersion	497	18.6	Études phylogénétiques de la diversité	505
	Niches écologiques	497		Les formes des phylogénies	508
	Des espèces en interaction	498	18.7	La diversité spécifique a-t-elle atteint une limite?	509
			18.8	Variation géographique de la diversité spécifique	513
				RÉSUMÉ	516



19 Macroévolution : l'évolution au-delà du niveau de l'espèce 519

19.1	L'origine des principales formes de vie	520	19.4	De la microévolution à la macroévolution	533
	L'origine des mammifères	520		Taux d'évolution	533
19.2	Gradualisme et saltation	523		Spéciation et évolution des caractères	535
	Caractères complexes	525	19.5	L'évolution est-elle prévisible ?	536
19.3	L'apparition de nouveautés	527	19.6	Tendances et progrès	538
	Émergence de nouveaux caractères : conditions nécessaires et sélection naturelle	527		Tendances : types et causes	538
	Homologie et émergence de nouveaux caractères	530		Existe-t-il des tendances majeures dans l'histoire de la vie ?	540
				La question du progrès	543
				RÉSUMÉ	544

■ UNITÉ VI L'évolution d'*Homo Sapiens* 547



20 L'histoire évolutive d'*Homo Sapiens* 549

20.1	D'où venons-nous ?	550	20.5	Régime alimentaire et agriculture : une révolution dans notre monde	562
	Nos plus proches parents	550		■ ENCADRÉ 20.1 Animaux et plantes domestiqués	564
	En quoi nous différons des autres grands singes	552	20.6	Sélection naturelle, passé et présent	565
20.2	Nos origines : les hominines au cours du temps	553		Notre fardeau génétique	566
20.3	L'apparence des <i>Homo sapiens</i> modernes	557		Sélection naturelle et évolution de notre vivant	567
	L'histoire humaine de l'hybridation	558		Déséquilibres évolutifs	568
	La diversité des populations humaines	559	20.7	L'évolution de la culture	569
20.4	Cerveau et langage	560		RÉSUMÉ	571



21 Évolution et société 575

21.1	Science et scepticisme	576		Agriculture et ressources naturelles	585
	Comment fonctionne la science	576		Conservation	586
	Créationnisme	577		■ ENCADRÉ 21.2 La crise biologique actuelle	587
	■ ENCADRÉ 21.1 Réfuter les arguments antiévolutionnistes	579		Santé et médecine	590
	Les preuves de l'évolution	581	21.3	L'évolution et le comportement humain	594
21.2	Les utilisations et implications de la science de l'évolution	584		Variabilité des traits cognitifs et comportementaux	594
	Applications pratiques de la science de l'évolution	584		Comportement humain : évolution et culture	596
				Comprendre la nature et l'humanité	598
				RÉSUMÉ	598

■ UNITÉ VII Bases de statistiques 601



22 Une introduction aux statistiques 603

22.1 Distributions de probabilités	604	22.4 Vraisemblance	613
22.2 Statistiques descriptives	605	RÉSUMÉ	614
22.3 Estimation et test d'hypothèses	610		

Appendice 616

Glossaire 618

Bibliographie 630

Index 654

Avant-propos

L'évolution est la théorie la plus unificatrice de la biologie. Tous les organismes, de la bactérie à l'Homme, descendent d'un seul et même ancêtre commun. Ainsi, tous leurs caractères (leurs séquences d'ADN, voies biochimiques, fonctions physiologiques, organisations anatomiques, durées de vie, comportements, places écologiques, distributions géographiques...) ont évolué. Quels que soient vos centres d'intérêt en biologie : biochimie, génétique, fonctionnement du cerveau, comportement, écologie, diversité des formes de vie... tout sera éclairé et consolidé par une perspective évolutive. Par exemple, si vous vous destinez à une profession médicale, vous comprendrez mieux l'évolution du corps humain et celle des organismes à l'origine de maladies. Au chapitre 1, par exemple, vous découvrirez à quel point il est important de comprendre l'évolution rapide et permanente du coronavirus qui a tué ou rendu malade un grand nombre de personnes et qui est en train de bouleverser l'économie mondiale à l'heure où nous écrivons ces lignes. Et au-delà de la place centrale de l'évolution en biologie, ce thème est récurrent dans les sciences sociales et en philosophie : quand Darwin a publié *L'Origine des espèces* en 1859, il a transféré l'explication du fonctionnement des êtres vivants (y compris l'Homme) du domaine de la théologie au domaine de la science. Nous, auteurs, avons toujours été fascinés par la diversité des formes de vie, et avons eu la chance de contribuer à la fois à la compréhension de l'évolution de ces formes de vie diversifiées et au partage de cette merveilleuse connaissance avec les étudiants.

Nous avons écrit ce livre en partie parce que le fait d'écrire offre le plaisir supplémentaire d'organiser et d'étoffer nos propres connaissances, mais aussi parce que nous souhaitons les partager plus largement. Nous abordons les deux grandes questions que se posent les biologistes à propos de l'évolution : que s'est-il passé ? (Quelle est l'histoire de la vie ?) Et comment cela s'est-il passé ? (Quelles en sont les causes ?)

Organisation

L'unité 1, *Une idée qui a changé le monde*, commence par affirmer notre conviction que pour comprendre l'évolution (ou n'importe quel autre thème de recherche), il est important de connaître son histoire – comment les questions et les réponses ont changé (évolué !) au fil du temps. Nous présentons ensuite comment l'histoire de la vie sur Terre et les mécanismes de l'évolution sont étudiés. Dans l'unité 2, *Comment fonctionne l'évolution*, nous

explorons les processus fondamentaux à l'origine de l'évolution des espèces. La sélection naturelle et la génomique occupent une place importante dans ces chapitres. L'unité III est dévolue aux *Produits de l'évolution* : comment de nouvelles espèces apparaissent, comment évoluent leurs génomes et leurs processus développementaux. Dans l'unité IV, *Interactions entre individus et entre espèces*, nous explorons les processus particuliers à l'origine de l'évolution de certains caractères. Nous abordons certains aspects incroyables de l'évolution de la reproduction sexuée, la coopération entre espèces, la durée de vie et le taux de reproduction, et les interactions entre espèces comme le parasitisme ou la symbiose. L'unité 5, *L'histoire de la vie*, nous amène à l'arbre du vivant – comment les êtres vivants sont apparentés. Nous survolons également la grande histoire de ce qui s'est produit durant les quatre milliards d'années d'existence de la vie, et comment la diversité biologique s'est modifiée dans le temps et dans l'espace. Dans l'unité 6, *Évolution et Homo sapiens*, nous nous intéressons à notre propre espèce, avec un chapitre sur l'histoire évolutive des humains et un autre sur les usages et les implications des sciences de l'évolution au sein de la société actuelle. L'unité 7 offre une brève introduction aux statistiques, un domaine essentiel pour les sciences de l'évolution.

Nouveau dans cette édition

Stimulée en partie par la révolution génomique, la biologie de l'évolution est actuellement l'un des domaines scientifiques qui progresse le plus vite. Des modifications ont été réalisées tout au long du livre pour insérer des faits découverts au cours des cinq dernières années. Les mises à jour les plus significatives se trouvent dans la présentation de l'évolution des humains et de leurs plus proches parents, au cours des derniers millions d'années (chapitre 20). Dans ce chapitre, nous décrivons les recherches fabuleuses de Svante Pääbo dans le champ de la paléogénomique. Pääbo a reçu le prix Nobel 2022 de Physiologie et de médecine pour ses recherches sur le séquençage du génome néandertalien et la découverte d'un nouvel hominide, l'Homme de Denisova. La mise en page a été entièrement revue pour produire des figures claires et d'un beau graphisme. Certains chapitres (par exemple les chapitres 9 et 11) ont été presque entièrement redessinés. De plus, chaque section de cette nouvelle édition débute maintenant par les « *objectifs d'apprentissage* », qui attirent l'attention du lecteur sur les

concepts clés. De nombreux chapitres incluent maintenant une courte section « *Ce que nous ne savons pas* ». Celle-ci aborde à la fois les points susceptibles de s'éclaircir dans les années à venir et renforce l'idée que la biologie évolutive est un champ scientifique actif et dynamique. L'accent a aussi été mis sur les données quantifiées, qui ont été ajoutées de deux manières différentes. Le chapitre 2 introduit le concept clé de modèle mathématique. Ceux-ci sont importants dans tous les domaines de l'évolution et ils sont présentés dans plusieurs parties de l'ouvrage (exemple : chapitres 4, 5, 6, 7 et 13). De plus les « *Problèmes et sujets de discussion* » à la fin de chaque chapitre ont été profondément remaniés et incluent désormais des exercices plus quantitatifs.

La plus grande innovation de cette nouvelle édition consiste en des suppléments numériques. Chaque chapitre inclut une vidéo ou une séquence audio racontée par les auteurs, qui présentent des anecdotes intrigantes et des images susceptibles de stimuler l'imagination du lecteur. La mise en pratique à la fin de chaque section permet aux étudiants de s'auto-évaluer sur le contenu présenté dans la section. Pour cette édition, nous avons cherché à souligner les contributions à la biologie évolutive provenant de chercheurs et d'étudiants appartenant à diverses minorités. Tout au long du texte, nous citons les travaux de biologistes de divers horizons, en accordant une attention particulière aux recherches de scientifiques en début de carrière.

Remerciements

Les auteurs sont très reconnaissants à de nombreux amis et collègues qui ont généreusement mis leurs connaissances et leur temps à contribution de ce livre. David Hall est l'auteur de nombreux « *Problèmes et sujets de discussion* » ainsi que des exercices en ligne. Ce livre a été considérablement amélioré grâce aux commentaires et aux discussions menées avec Anurag Agrawal, Diego Ayala, Claudia Bank, Dean Bobo, Deborah Bolnick, Andrew Brower, Roger Butlin, Shana Caro, Andrius Dagilis, Charles Davis, Erika Deinert, Anthony Di Fiori, Lawrence Gilbert, Shyamalika Gopalan, Fred Grine, Matthew Hahn, Arbel Harpak, Brenna Henn, David Hillis, Robin Hopkins, David Houle, David Jablonski, Nina Jablonski, Daniel Jeffries, Matheiu Joron, Thomas Juenger, Peter Keightley, Marcus Kronfrost, Curtis Lively, James Mallet, Mikhail Matz, Richard Merrill, Sharon Miller, Miriam Miyagi, Nancy Moran, Vagheesh Narasimhan, Fred Nijhout, Patrik Nosil, Howard Ochman, Kenneth Olson, Sarah Otto, David Pfennig, Karin Pfennig, Davin Presgraves, Trevor Price, Fernando Racimo, Michael Ryan, Sara Sawyer, Dolph Schluter, Michael Shapiro, Ruth Shaw, Montgomery Slatkin, Krishna Veeramah, Michael Wade, Günter Wagner, Stuart West, Mary Jane West-Eberhard, Noah Whiteman, Michael Whitlock, et Harold Zakon.

Les auteurs ont grandement apprécié les retours proposés par :

David Begun	University of California, Davis
Alyssa Bell	California State Polytechnic University, Pomona
Mirjana Milosevic Brockett	Georgia Institute of Technology
W. Anthony Frankino	University of Houston
Travis Hagey	Mississippi University for Women
Jeffrey Jensen	Arizona State University
Rene Malenfant	University of New Brunswick
Gregory Mayer	University of Wisconsin-Parkside
David Pfennig	University of North Carolina, Chapel Hill
David Pindel	SUNY
Rebecca A Pyles	Corning Community College
Michael Reichert	East Tennessee State University
Theus Rogers	Oklahoma State University
Rebecca Rundell	Georgia Gwinnett College
Stephen Smith	SUNY College of Environmental Science and Forestry
Jason Strickland	University of Michigan
Mark Sturtevant	University of South Alabama
Jeremy Yoder	Oakland University
Rebecca Zufall	California State University, Northridge
	University of Houston

De nombreuses caractéristiques de notre ouvrage sont le fruit du travail acharné et méticuleux des équipes de Sinauer Associates et Oxford University Press. Nous sommes particulièrement reconnaissants à Jason Noe (responsable du portefeuille), Joan Kalkut (responsable du développement du contenu), Joan Gemme et Meg Britton Clark (responsables de la production/directeurs artistiques), Beth Roberge (conceptrice de livres/spécialiste de la production), Michele Ruschhaupt (auto-entrepreneuse, aide à la mise en page), Stephanie Nisbet, Linnea Duley et Johannah Walkowicz (éditeurs de production), Mark Siddall (éditeur de recherche photographique), Cailen Swain (superviseur des autorisations), Olivia Clark et Rachel Boland (éditeurs médias), Wendy Walker (rédactrice) et Grant Hackett (indexeur).

ACCESSIBILITÉ DU CONTENU EN COULEUR

Nous nous sommes efforcés de faire en sorte que le contenu présenté ici soit pleinement accessible aux personnes ayant des difficultés à percevoir les couleurs. Les exceptions concernent les cas où les couleurs utilisées sont indispensables pour bien comprendre l'illustration.

Ressources numériques

Pour les enseignants

www.deboecksuperieur.com/site/369436

Les enseignants qui utilisent *Évolution*, ont accès à une grande variété de ressources en anglais pour aider à organiser leurs leçons, en développer le contenu et évaluer les étudiants. Les enseignants peuvent accéder à ces ressources via notre site web.

Le contenu comprend :

- **Des exercices d'analyse de données** : problèmes basés sur l'enquête et destinés à aiguïser la capacité de raisonnement de l'étudiant en tant que scientifique, en s'appuyant sur des données provenant d'expériences réelles et d'articles publiés.
- **Une banque de tests**, la banque de tests comprend un large éventail de questions portant sur des faits essentiels et les questions d'actualité. Elle comprend également des questions à choix multiples, des questions vrai/faux, des texte à compléter et des questions à réponse courte, toutes alignées sur les objectifs d'apprentissage du chapitre.
- **Les figures du manuel dans des présentations PowerPoint** : toutes les figures et tous les tableaux du chapitre, avec les numéros et les titres des figures sur chaque diapositive. Toutes les illustrations ont été reformatées et optimisées pour une qualité d'image exceptionnelle lors de la projection en classe.

Pour l'étudiant

www.deboecksuperieur.com/site/369436

Idéal pour l'auto-apprentissage, les ressources en ligne de cet ouvrage sont accessibles aux étudiants :

- **Des simulations** : modules interactifs qui permettent aux étudiants d'explorer de nombreux processus dynamiques de l'évolution et de répondre à des questions basées sur les résultats qu'ils observent. Il s'agit d'activités pouvant être assignées à un étudiant, notées et transmises au carnet de notes de l'enseignant.
- Des questions d'auto-évaluation
- Des vidéos et des podcasts en anglais

Pour consulter les compléments
en ligne :



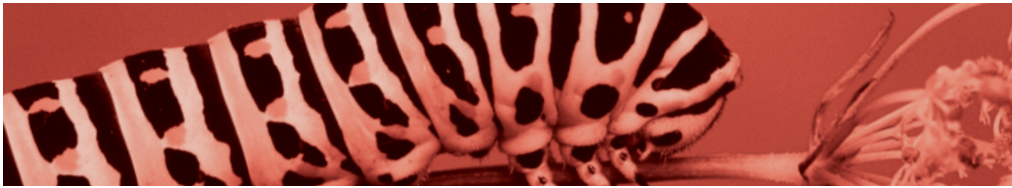
www.deboecksuperieur.com/site/369436

UNITÉ I

Une idée
qui a changé
le monde







Biologie de l'évolution

Fin 2019, un virus inconnu a commencé à se propager rapidement à Wuhan, une grande ville du centre de la Chine. Le virus SARS-CoV-2 ne mesure que 100 nm de diamètre (1 000 fois plus petit que la largeur d'un cheveu humain) et son génome ne compte qu'une douzaine de gènes. Pourtant, ce minuscule objet a changé le cours de l'histoire de l'humanité. Le virus est à l'origine de la maladie mortelle COVID-19. En l'espace de deux ans seulement, le virus a tué plus de 5 millions de personnes, en a infecté quelque 400 millions d'autres et continue de se propager de plus en plus rapidement. Nombre des données essentielles que nous avons sur ce terrible virus sont dues à la biologie de l'évolution et touchent à des sujets majeurs que nous explorerons tout au long de ce livre.

Une chenille brillante, la larve du papillon du céleri (*Papilio polyxenes*). Alors que les larves de certains papillons mangent une grande variété de plantes, cette espèce ne mange que les feuilles des plantes de la famille des carottes (Apiaceae). Cet animal pose de nombreuses questions : pourquoi son patron de couleurs est-il si complexe et si brillant ? Pourquoi son régime alimentaire est-il si restreint ? Pourquoi cet insecte, et beaucoup d'autres, ont-ils des stades juvéniles et adultes si étonnamment différents ? La recherche sur l'évolution des insectes permet de répondre à ces questions et à bien d'autres encore.

1.1 L'évolution du SARS-CoV-2

Objectifs d'apprentissage

- Comprendre comment les arbres phylogénétiques sont utilisés pour identifier d'où viennent les maladies et comment elles évoluent.
- Expliquer comment l'arbre phylogénétique du SARS-CoV-2 illustre l'évolution par sélection naturelle.

Comme la plupart des virus nouveaux pour l'Homme, le SARS-CoV-2 provient d'un autre animal. Il est possible que, juste un an avant que le premier Homme ne soit infecté, le virus fut porté par des chauves-souris. Nous le savons parce que nous avons construit des arbres évolutifs à partir des séquences génomiques de virus prélevés chez l'homme et chez d'autres animaux.

Ces arbres montrent que le SARS-CoV-2 humain est très étroitement lié aux virus des chauves-souris et d'autres mammifères, ce qui nous indique que les virus de ces espèces ont eu un ancêtre commun dans un passé très récent. Le SARS-CoV-2 est également étroitement lié au virus SARS-CoV-1 qui a infecté quelque 8 000 personnes au début des années 2000 (FIGURE 1.1). Nous verrons au chapitre 2 comment sont élaborés les arbres évolutifs de ce type. Le virus est ensuite passé des chauves-souris à un autre animal, peut-être un pangolin ou un chien viverrin [23]. Le pangolin est un mammifère asiatique qui mange des fourmis et qui a de nombreux points communs avec le fourmilier géant d'Amérique du Sud, dont il est très proche. Tous deux sont très bien adaptés à la consommation de fourmis et de termites, avec de puissantes griffes avant pour creuser les nids des insectes et des langues extrêmement longues pour sonder leurs tunnels. Le chien viverrin, qui présente une forte ressemblance avec les ratons laveurs d'Amérique du Nord, est en fait un membre de la famille des chiens. Les pangolins et les fourmiliers, ou encore les chiens viverrins

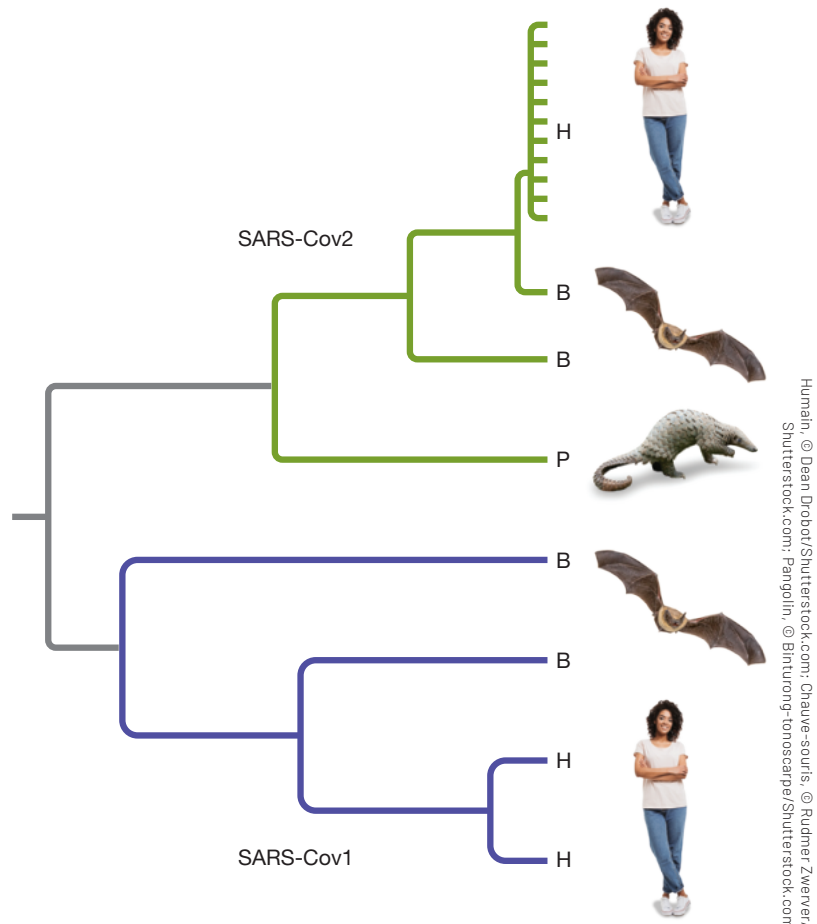


FIGURE 1.1 L'arbre phylogénétique des virus de type SARS. Le SARS-CoV-2 est le virus responsable de la pandémie mondiale qui a débuté en 2019. L'arbre évolutif révélé par les séquences des génomes viraux montre que le virus humain (H) est très proche des virus de la chauve-souris (B) et du pangolin (P). Ce virus est également très proche du SARS-CoV-1, qui a provoqué une épidémie beaucoup moins importante en 2002-2004. (D'après B. Hu et al. 2021, *Nat Rev Microbiol* 19 : 141-154.)

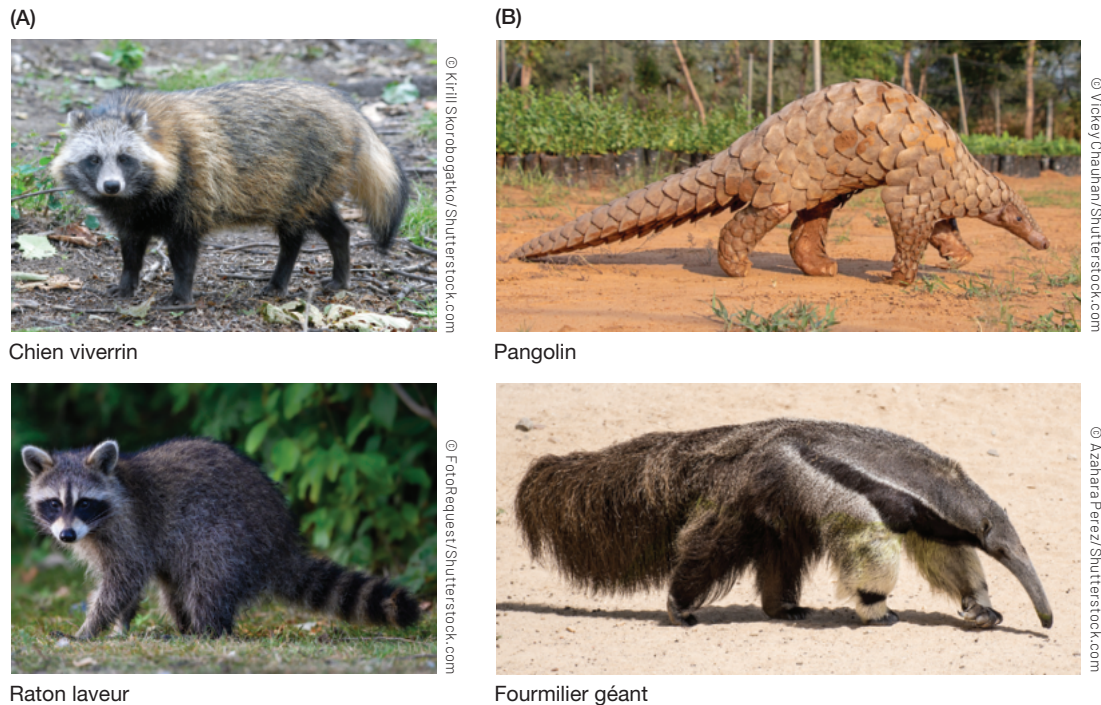


FIGURE 1.2 Les données génétiques montrent que l'Homme a contracté le SRA-CoV-2 à partir d'un autre animal, et deux des espèces possibles fournissent des exemples frappants d'évolution convergente. (A) Le chien viverrin (*Nyctereutes procyonoides*) d'Asie présente une ressemblance frappante avec le raton laveur (*Procyon lotor*) d'Amérique du Nord. (B) Le pangolin de Java (*Manis javanica*) d'Asie, également appelé fourmilier écaillé, présente de nombreuses similitudes avec le fourmilier géant (*Myrmecophaga tridactyla*) d'Amérique du Sud. Tous deux possèdent plusieurs adaptations évolutives qui leur permettent de déterrer les colonies de fourmis et de termites qui constituent leur régime alimentaire.

et les rats laveurs, sont de merveilleux exemples d'évolution convergente, qui se produit lorsque la sélection naturelle agit de la même manière sur des espèces non apparentées, ce qui leur fait développer une forte ressemblance (FIGURE 1.2). Nous verrons d'autres exemples fascinants d'évolution convergente au chapitre 3.

Le premier humain a été infecté par le SARS-CoV-2 à la fin de l'automne 2019. L'infection s'est presque certainement produite sur un marché de Wuhan, en Chine, qui vendait des animaux vivants (notamment des pangolins et des chiens viverrins) [52]. Mais lorsque le virus a été détecté pour la première fois à Wuhan, il était bien trop tard : les arbres évolutifs révèlent que le virus s'était déjà propagé en Asie, en Europe et en Amérique du Nord [29].

La pandémie qui a suivi a été tellement terrifiante qu'il est difficile d'imaginer un exemple plus parlant de l'évolution par sélection naturelle (FIGURE 1.3). Au cours de la première année, le virus d'origine s'est transformé en diverses lignées, chacune présentant un ensemble distinct de mutations. Puis, au début de l'année 2021, une nouvelle lignée est apparue, très différente génétiquement de toutes celles qui avaient été observées auparavant. Cette lignée, appelée variant Alpha, était supérieure sur le plan évolutif. Elle s'est répandue plus rapidement que les premières lignées et les a rapidement conduites au bord de l'extinction. Six mois plus tard, l'histoire s'est répétée lorsque le variant Delta est apparu avec un ensemble de mutations qui lui ont permis de se propager encore plus rapidement. Plus tard dans l'année, le variant Omicron a été détecté pour la première fois. Il s'agit du virus humain le plus infectieux jamais observé, quatre fois plus contagieux et 30 fois plus capable d'échapper aux anticorps de notre système immunitaire [6]. Omicron s'est répandu dans le monde entier en quelques mois seulement, entraînant Delta et presque tous les autres variants vers une quasi-extinction [38].

Au fur et à mesure que ces variants se propageaient et surpassaient d'autres variants, le virus nous a donné un exemple spectaculaire d'évolution induite par la

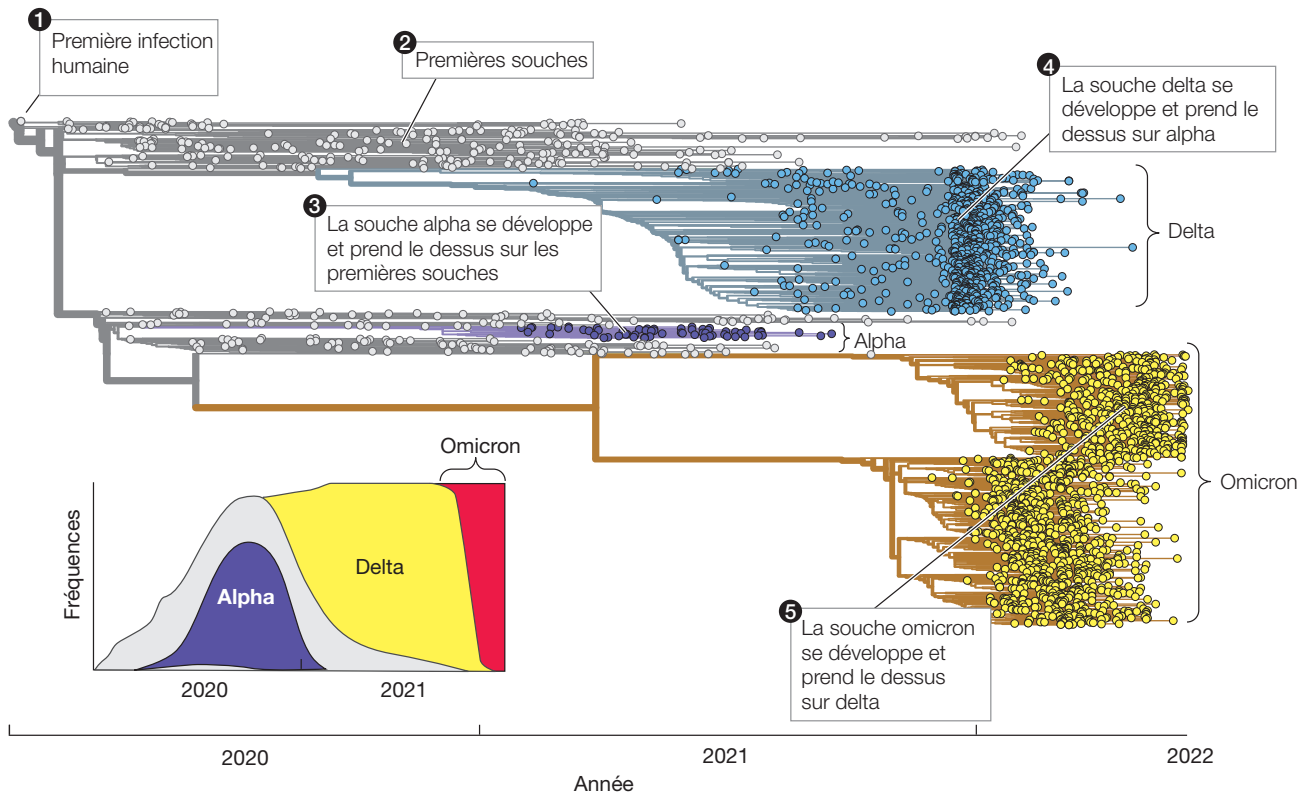


FIGURE 1.3 Un arbre évolutif du SARS-CoV-2 basé sur les séquences génomiques virales montre comment les lignées ultérieures ont remplacé les lignées antérieures par sélection naturelle. Le temps s'écoule de la gauche vers la droite. L'arbre est basé sur des milliers de génomes

échantillonnés à travers la Terre entière. L'encart montre les fréquences des variants principaux aux Etats-Unis durant les deux premières années de la pandémie (d'après E. Hodcroft. 2022. CoVariants <https://covariants.org/per-country>; Nextstrain. 2022. <https://nextstrain.org/ncov/gisaid/global>).

sélection naturelle. Si un type d'individu laisse plus de descendants que les autres, ce type deviendra plus courant au fil du temps. Ce processus évolutif se produit à une vitesse stupéfiante chez les virus, car ils se reproduisent plusieurs fois chez une personne infectée avant d'infecter d'autres personnes en l'espace de quelques jours seulement [17]. Comme nous le verrons, l'évolution est une caractéristique universelle de la vie, bien qu'elle se déroule généralement beaucoup plus lentement. Nous commencerons notre exploration approfondie du principe de la sélection naturelle au chapitre 3.

Lorsque les variants Alpha, Delta et Omicron sont apparus pour la première fois, leurs séquences génomiques ont révélé une surprise. D'une manière ou d'une autre, ils avaient acquis non pas deux ou trois nouvelles mutations, mais des dizaines. Les mutations individuelles étant rares, on se demandait comment ces variants avaient pu en accumuler autant, aussi rapidement. L'hypothèse la plus largement acceptée est que ces variants sont apparus chez des personnes dont le système immunitaire était affaibli [26]. Dans la plupart des cas, lorsqu'un virus infecte un patient, celui-ci se rétablit ou meurt en l'espace de quelques semaines. Mais chez une personne immunodéprimée, le virus peut persister pendant de nombreux mois, mutant en de nombreux génotypes qui disparaissent presque toujours mais qui, très occasionnellement, réussissent à s'imposer. (Nous aborderons les effets positifs et négatifs des nouvelles mutations au chapitre 4.) Les variants ultérieurs du virus présentaient des combinaisons de mutations dans le gène de la protéine « spike » du virus, qui est essentielle à son entrée dans les cellules de la victime. Individuellement, ces mutations n'ont pas d'effets importants, mais leur combinaison confère à la protéine « spike » de nouvelles capacités infectieuses. (Ce type d'interactions entre les mutations est appelé épistasie, que nous aborderons au chapitre 5.) La mutation n'est pas le seul moyen pour le SARS-CoV-2 d'acquérir de nouvelles combinaisons de mutations. Il

peut également les acquérir par un processus complexe de mélange génétique appelé recombinaison [50], que nous étudierons au chapitre 12.

Il est remarquable que moins de dix particules virales de SARS-CoV-2 soient nécessaires pour infecter une personne [34]. Étant donné que les infections expérimentales de personnes ne sont pas considérées comme éthiques, comment ce nombre pourrait-il être connu ? Lors de la transmission du virus, seul un échantillon des virus de la personne infectée est transmis. Cela entraîne des changements aléatoires dans les fréquences des mutations portées par l'hôte d'origine, un processus évolutif appelé dérive génétique aléatoire. Les biologistes de l'évolution ont déduit le nombre de particules virales nécessaires à l'infection en mesurant la dérive génétique impliquée dans la transmission. Le chapitre 6 explore ce concept clé de dérive génétique.

L'histoire de la pandémie de SARS-CoV-2 touche également à l'évolution humaine. Nous sommes tous génétiquement différents et certaines de ces différences jouent sur le risque d'infection. Nos différences sur un petit segment du chromosome 3 font une différence de 60 % dans la probabilité qu'une infection se termine par une hospitalisation. Le variant chromosomique qui rend certains d'entre nous beaucoup plus vulnérables a une histoire évolutive fascinante : il est entré dans certaines populations humaines (mais pas toutes) à la suite d'une hybridation avec les Néandertaliens, nos très proches parents qui ont disparu il y a environ 40 000 ans [53]. L'histoire stupéfiante de l'hybridation entre les humains et les Néandertaliens est racontée au chapitre 20.

Ces mots sont écrits en mars 2022. Au moment où vous les lirez, nous en saurons beaucoup plus sur l'évolution et la biologie de ce virus. Il est pratiquement certain que certaines des affirmations ci-dessus auront été modifiées ou réfutées par des données plus nombreuses et de meilleure qualité recueillies plus récemment. L'actualisation de nos connaissances est une caractéristique universelle de tous les domaines scientifiques, y compris la biologie évolutive.

Des méthodes évolutionnistes ont servi à retracer l'évolution de la pandémie de SARS-CoV-2, mais en réalité, ces techniques sont utilisées depuis longtemps. Cette approche est devenue routinière depuis que l'origine du virus de l'immunodéficience humaine (VIH), responsable du sida, a été déterminée en 1989. Deux VIH distincts (VIH-1 et VIH-2) infectent l'homme ; la pandémie est causée par le VIH-1. Les deux VIH sont des lentivirus, un groupe de rétrovirus qui infectent divers mammifères. Chez les singes et autres primates non humains, les virus sont appelés virus de l'immunodéficience simienne (VIS). Une analyse évolutive a montré que le VIH-2 a récemment évolué à partir d'un SIV porté par les singes mangabeys fuligineux ; le VIH-1 a évolué à partir du SIVcpz, le virus qui infecte les chimpanzés sauvages [20, 45]. L'analyse évolutive a en outre montré que le VIH-1 est entré dans la population humaine vers le début du XX^e siècle, des décennies avant qu'il ne se propage au-delà de l'Afrique. On pense que les humains ont été infectés par les SIV par contact avec le sang de chimpanzés et de mangabeys tués pour la nourriture.

Les adaptations microbiennes aux médicaments sont de la même nature, en principe, que les innombrables adaptations de toutes les espèces vivantes à leurs environnements, ainsi c'est un processus très familier pour les biologistes de l'évolution. Les principes et méthodes de la biologie évolutive ont répondu à certaines questions à propos de l'antibiorésistance et ont aidé à mieux comprendre de nombreux autres problèmes qui affectent la société. Les biologistes ont étudié l'évolution de la résistance aux insecticides chez les insectes vecteurs de maladies et destructeurs de récoltes. Ils ont contribué à la mise au point de méthodes de lutte non chimique contre les ravageurs et ont jeté les bases nécessaires pour transférer la résistance génétique aux maladies et aux insectes, des plantes sauvages aux plantes cultivées. Les principes et les connaissances sur l'évolution sont utilisés en biotechnologie, pour concevoir de nouveaux médicaments et autres produits utiles, ainsi qu'en génétique médicale, pour identifier et analyser les maladies héréditaires et les variations de sensibilité aux maladies infectieuses. Dans les domaines de l'informatique et de l'intelligence artificielle, le « calcul évolutif » utilise des principes directement issus de la théorie de l'évolution pour trouver une solution à des problèmes pratiques difficiles à résoudre, tels que la construction de bases de données chiffrées et le traitement de signaux radar.

L'importance de la biologie évolutive va bien au-delà de ses utilisations pratiques. Un cadre évolutionniste apporte des réponses à de nombreuses questions sur nous-mêmes. Comment expliquer la variabilité humaine, c'est-à-dire le fait que presque tout le monde est génétiquement et phénotypiquement unique ? Comment expliquer les différences de comportement entre les hommes et les femmes ? Comment des fonctionnalités délicates, complexes et utiles telles que nos mains et nos yeux sont-elles apparues ? Qu'en est-il des caractéristiques apparemment inutiles, voire potentiellement nuisibles, telles que nos dents de sagesse et notre appendice ? Qu'est-ce qui nous fait vieillir et finalement mourir ? L'évolution soulève des questions encore plus vastes. Dès que Darwin a publié *L'origine des espèces* en 1859, la perspective évolutionniste a été perçue comme une réponse à des questions philosophiques de longue date [8]. Si les humains, avec toute leur complexité mentale et émotionnelle, trouvent leur origine dans des processus naturels, où les préceptes moraux et éthiques trouvent-ils leur fondement et leur naissance ? Que nous apprend l'évolution à propos du sens et de l'objectif de la vie – s'il y en a un ? Est-on obligé de choisir entre l'évolution et les croyances religieuses ?

1.2 « Rien en biologie n'a de sens, si ce n'est à la lumière de l'évolution »

Objectif d'apprentissage

- Distinguer les causes immédiates des causes ultimes pour les phénomènes biologiques.

Si vous pensez que les scientifiques étudient l'évolution en analysant des fossiles, vous avez raison – mais comme le montrent les analyses de maladies infectieuses, les étudiants en biologie évolutive utilisent de nombreuses autres approches et abordent une grande diversité de thèmes. La biologie de l'évolution tente d'expliquer et de comprendre la diversité des êtres vivants et de leurs caractéristiques : quelle a été l'histoire qui a produit cette diversité, et quelles ont été les causes de cette histoire ? Certains scientifiques évolutionnistes tentent d'élucider l'histoire des virus, de comprendre comment ils sont devenus capables d'infecter diverses espèces animales et comment évolue la résistance aux antibiotiques. D'autres posent des questions similaires sur l'origine de l'Homme et de ses caractéristiques, ou sur celle des mammifères, des plantes, des coléoptères ou des dinosaures. Et comme tous les caractères de tous les organismes ont évolué, les biologistes de l'évolution étudient l'évolution des séquences d'ADN, des protéines, des voies biochimiques, du développement embryonnaire, des caractéristiques anatomiques, des comportements, des histoires de vie, des interactions entre les différentes espèces : toute la biologie. Face à une telle profusion de sujets, les scientifiques évolutionnistes cherchent à développer des principes généraux et à documenter les modèles communs d'évolution, afin de parvenir à des principes généraux qui s'appliquent à divers organismes et à divers types de caractères. La majeure partie de cet ouvrage tente de transmettre ces principes généraux, bien que nous les illustrions par des études portant sur des organismes et des caractères particuliers.

La biologie évolutive prolonge et amplifie l'explication des phénomènes biologiques. Elle complète l'étude des causes proximales (causes immédiates, mécaniques) des phénomènes biologiques – objet de la biologie cellulaire, de la neurobiologie et de nombreuses autres disciplines biologiques – par l'analyse des causes ultimes de ces phénomènes : leurs causes historiques, en particulier l'action de la sélection naturelle. Si l'on se demande ce qui pousse un oiseau mâle à chanter, les causes immédiates comprennent l'action de la testostérone ou d'autres hormones, la structure et l'action de l'appareil de chant (syrinx) et le fonctionnement de certains centres du cerveau (**FIGURE 1.4**). Les causes ultimes résident dans l'histoire des événements qui ont conduit à l'évolution du chant chez les lointains ancêtres de l'oiseau. Par exemple, les individus du passé dont les gènes les incitaient à chanter ont peut-être mieux réussi à attirer les femelles ou à repousser les mâles concurrents, et ont donc peut-être transmis leurs gènes à un plus grand nombre de descendants que leurs concurrents qui se faisaient plus discrets. Les explications proximales et ultimes peuvent interagir [29] et

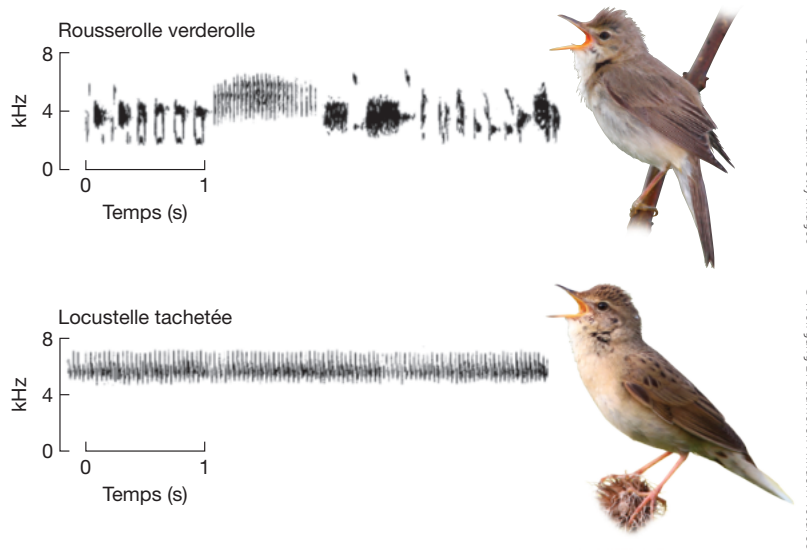


FIGURE 1.4 Le chant d'un mâle de rousserolle verderolle (*Acrocephalus palustris*) est beaucoup plus complexe que celui d'un mâle de locustelle tachetée (*Locustella naevia*), qui est un simple bourdonnement. Les sonogrammes (diagrammes du chant) montrent la fréquence en fonction du temps. Le noyau du chant dans le cerveau est plus grand chez la rousserolle verderolle que chez la locustelle tachetée. Les femelles de la rousserolle verderolle préfèrent les mâles dont le chant est plus complexe. Les causes immédiates de la différence de chant sont liées à la structure du cerveau ; les causes ultimes sont liées à la sélection naturelle en raison du succès reproductif des mâles dont les chants attirent plus de femelles. (Sonogrammes de T. Székely et al. 1996, *Proc R Soc London B* 263 : 607-610).

fournir ensemble une compréhension plus complète que l'une ou l'autre seule. Comme l'a écrit le célèbre biologiste de l'évolution Theodosius Dobzhansky [14], « Rien n'a de sens en biologie si ce n'est à la lumière de l'évolution ».

1.3 L'évolution : des faits ou des théories ?

Objectifs d'apprentissage

- Définir l'évolution.
- Distinguer théorie, hypothèse, preuve, fait.

Le mot « évolution » vient du latin *evolvere*, « déplier » ou « dérouler », c'est-à-dire révéler ou manifester des potentialités cachées. Aujourd'hui, évolution signifie simplement « changement ». Mais les changements dans les organismes individuels, tels que ceux qui se produisent au cours du développement (ontogenèse), ne sont pas considérés comme une évolution. L'évolution biologique (ou évolution organique) est un changement héréditaire des propriétés de groupes d'organismes au fil des générations. Comme Darwin l'a élégamment formulé, l'évolution est une descendance avec modifications.

Comme l'illustre le SARS-CoV2, un groupe unique, ou population, d'organismes peut être modifié au fil du temps (par exemple, en devenant plus infectieux). Une population peut se subdiviser de telle sorte que plusieurs populations descendent d'une population ancestrale commune. Si des changements distincts interviennent dans plusieurs populations, celles-ci divergent, c'est-à-dire qu'elles se séparent les unes des autres (comme c'est le cas pour les différents virus VIH et SIV). Sur de longues périodes, des différences de plus en plus importantes peuvent s'accumuler, de sorte que les descendants de la population ancestrale finissent par être très différents de leur ancêtre mais aussi entre eux.

L'évolution est-elle un fait, une théorie ou une hypothèse ? Les biologistes parlent souvent de la « théorie de l'évolution », mais ce qu'ils entendent par-là est généralement très différent du sens que la plupart des non-scientifiques attribuent à cette expression. Les biologistes parlent de la « théorie de l'évolution » de la même manière que les physiciens parlent de la « théorie de la gravitation ». Les scientifiques sont aussi confiants dans la réalité de l'évolution que dans celle de la gravité.

En science, une hypothèse est une conjecture ou une déclaration éclairée sur ce qui pourrait être vrai. La plupart des philosophes (et des scientifiques) considèrent que nous ne savons rien avec une certitude absolue. Ce que nous appelons « faits » sont dans certains cas de simples observations confirmées ; dans d'autres cas, un « fait » est une hypothèse qui a acquis tellement de preuves à l'appui que nous pouvons la considérer comme correcte. Une hypothèse peut être mal étayée au départ, mais elle

peut gagner des appuis au point de devenir un fait. Pour Copernic, la révolution de la Terre autour du Soleil était une hypothèse peu étayée ; pour nous, cette hypothèse est tellement étayée que nous la considérons comme un fait. Il peut arriver qu'un « fait » accepté doive être révisé à la lumière de nouvelles preuves ; par exemple, les humains ont 46 chromosomes, et non 48 comme on le pensait autrefois.

Dans l'usage courant, le terme « théorie » fait référence à une spéculation non étayée. Cependant, comme beaucoup de mots, ce terme a une signification différente dans le domaine scientifique. Au sens strict, une théorie scientifique est un ensemble complet et cohérent d'affirmations interconnectées, fondées sur un raisonnement et des preuves, qui expliquent certains aspects de la nature (généralement, de nombreux aspects !). Les physiciens qualifient la gravité de « théorie », mais personne ne met en doute la réalité de la gravité. De la même manière, les biologistes parlent de la « théorie » de l'évolution, sans douter de sa réalité. La théorie est un terme d'honneur en science ; le plus grand accomplissement auquel un scientifique puisse aspirer est de développer une nouvelle théorie valide et fructueuse.

Dans *L'origine des espèces*, Darwin a émis deux hypothèses majeures : premièrement, les organismes descendent, avec des modifications, d'ancêtres communs. Deuxièmement, la principale cause de modification est la sélection naturelle qui agit sur les variations héréditaires. Darwin a fourni de nombreuses preuves de la descendance avec modification ; depuis lors, des centaines de milliers d'observations issues de la paléontologie, de la répartition géographique des espèces, de l'anatomie comparée, de l'embryologie, de la génétique, de la biochimie et de la biologie moléculaire ont confirmé que toutes les espèces connues sont liées les unes aux autres par une histoire à base d'ancêtres communs. Ainsi, l'hypothèse de la descendance avec modification à partir d'ancêtres communs a depuis longtemps le statut de fait scientifique. (Nous décrivons certaines de ces preuves aux chapitres 2 et 21.)

L'explication de la manière dont les modifications se produisent et dont les ancêtres donnent naissance à divers descendants constitue la théorie scientifique de l'évolution. Nous savons aujourd'hui que l'hypothèse de Darwin selon laquelle l'évolution se produit par la sélection naturelle agissant sur la variation héréditaire est correcte. Nous savons également que les causes de l'évolution sont plus nombreuses que Darwin ne l'avait imaginé et que la sélection naturelle et la variation héréditaire sont également plus complexes. Un ensemble d'idées sur les causes de l'évolution, y compris la mutation, la recombinaison, le flux génétique, l'isolement, la dérive génétique aléatoire, les différentes formes de sélection naturelle et d'autres facteurs, constitue notre théorie actuelle de l'évolution. Comme toutes les théories scientifiques, elle est en cours d'élaboration, car nous ne connaissons pas entièrement les causes de toute l'évolution, ni de tous les phénomènes biologiques que la biologie évolutive devra expliquer. En biologie évolutive, comme dans toute autre discipline scientifique, il existe des principes « fondamentaux » qui ont résisté à des remises en question sceptiques et qu'il est très peu probable de devoir réviser, et des domaines « frontières » dans lesquels la recherche se poursuit activement. Certaines idées largement répandues sur les sujets aux frontières peuvent s'avérer erronées, mais l'incertitude qui règne à la frontière n'ébranle pas les principes fondamentaux. Les principes fondamentaux de la théorie de l'évolution, à savoir la descendance avec modification d'un ancêtre commun, en partie causée par la sélection naturelle, sont si bien étayés que presque tous les biologistes acceptent avec confiance la théorie de l'évolution comme le fondement des sciences de la vie.

1.4 L'évolution de la théorie de l'évolution

Objectifs d'apprentissage

- Décrire les deux principales hypothèses de Darwin sur l'évolution et expliquer en quoi elles diffèrent des théories antérieures sur l'origine des divers organismes.
- Décrire en quoi le concept de changement de population de Darwin était nouveau.
- Décrire comment les travaux de Mendel ont contribué à combler une lacune dans la théorie de Darwin.

Le fait que le passé soit souvent la clé du présent est peut-être un cliché, mais il se trouve que c'est vrai. Tout comme l'histoire de l'évolution a façonné les organismes d'aujourd'hui, et tout comme l'histoire sociale et politique est la clé pour comprendre les nations et les conflits d'aujourd'hui, le contenu d'une science ou d'une autre discipline intellectuelle ne peut être pleinement compris sans référence à son histoire.

Avant Darwin

La théorie de l'évolution biologique de Darwin est l'une des idées les plus révolutionnaires de la pensée occidentale, qui n'a peut-être d'égale que les théories physiques de Newton et d'Einstein. Elle a profondément remis en question la vision du monde qui prévalait alors et qui avait été élaborée en grande partie par Platon et Aristote, qui avaient développé l'idée que les espèces avaient des propriétés fixes. Plus tard, les chrétiens ont interprété littéralement le récit biblique de la Genèse et en ont conclu que chaque espèce avait été créée individuellement par Dieu sous la même forme qu'aujourd'hui (on parle de « créationnisme »). Les théologiens et les philosophes chrétiens ont soutenu que, puisque l'existence est bonne et que la bienveillance de Dieu est totale, il a dû accorder l'existence à toutes les créatures qu'il a pu concevoir. L'ordre étant supérieur au désordre, la création de Dieu doit suivre un plan : plus précisément, une gradation allant des objets inanimés et des formes de vie à peine animées, en passant par les plantes et les invertébrés, jusqu'à des formes de vie toujours plus « élevées ». L'Homme, de nature à la fois physique et spirituelle, constitue le lien entre les animaux et les anges. Cette « grande chaîne de l'être », ou *scala naturae* (« l'échelle de la nature »), doit être permanente et immuable, car le changement impliquerait qu'il y ait eu une imperfection dans la création originelle [33].

Au XIX^e siècle encore, l'histoire naturelle était justifiée en partie comme un moyen de révéler le plan de la création afin que nous puissions apprécier la sagesse de Dieu. Carl von Linné (1707-1778), qui a établi le cadre de la taxonomie moderne dans son *Systema Naturae* (1758), a acquis une renommée mondiale pour sa classification exhaustive des plantes et des animaux, entreprise dans l'espoir de découvrir le modèle de la création. Linné a classé les espèces « apparentées » en genres, les genres « apparentés » en familles, et ainsi de suite. Pour lui, la « parenté » signifiait une certaine « proximité » dans le dessein du Créateur [31].

La croyance en la vérité littérale de l'histoire biblique de la création a commencé à s'estomper au XVIII^e siècle, lorsqu'un mouvement philosophique appelé « Lumières », largement inspiré par les explications de Newton sur les phénomènes physiques, a adopté la raison comme fondement majeur de l'autorité et a marqué l'émergence de la science. Les fondements de la pensée évolutionniste ont été posés par les astronomes, qui ont élaboré des théories sur l'origine des étoiles et des planètes, et par les géologues, qui ont accumulé des preuves que la Terre avait subi de profonds changements, qu'elle avait été peuplée par de nombreuses créatures aujourd'hui disparues et qu'elle était très ancienne. Les géologues James Hutton et Charles Lyell ont exposé le principe de l'uniformitarisme, selon lequel les mêmes processus ont fonctionné dans le passé et dans le présent et que les données géologiques doivent donc être expliquées par des causes que nous pouvons observer aujourd'hui. Darwin a été fortement influencé par Lyell et a adopté le principe de l'uniformitarisme dans sa réflexion sur l'évolution.

Au XVIII^e siècle, plusieurs philosophes et naturalistes français ont suggéré que les espèces étaient apparues par des causes naturelles. L'hypothèse évolutionniste pré-darwinienne la plus importante a été proposée par le Chevalier de Lamarck dans sa *Philosophie Zoologique* (1809) [30]. Lamarck a émis l'hypothèse que les différents organismes naissent séparément par génération spontanée à partir de la matière non vivante, en commençant par le bas de la chaîne de l'être. Selon lui, un « fluide nerveux » agit au sein de chaque espèce et la fait progresser dans la chaîne ; les espèces sont nées à des époques différentes, de sorte que nous observons aujourd'hui une hiérarchie des espèces parce qu'elles diffèrent par l'âge (FIGURE 1.5A).

Selon Lamarck, les espèces diffèrent les unes des autres parce qu'elles ont des besoins différents et utilisent donc certains de leurs organes et appendices plus que d'autres. Tout comme les muscles se renforcent par le travail, les organes les plus sollicités sont attirés et agrandis par le « fluide nerveux ». Lamarck, comme la plupart des gens à l'époque, pensait que de telles modifications, acquises au cours de la



Carl von Linné



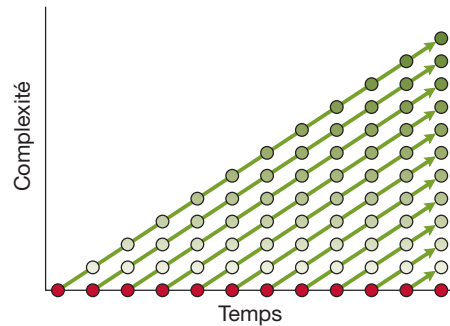
Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet, chevalier de Lamarck

FIGURE 1.5 Hypothèses de Lamarck et de Darwin sur l'histoire de l'évolution.

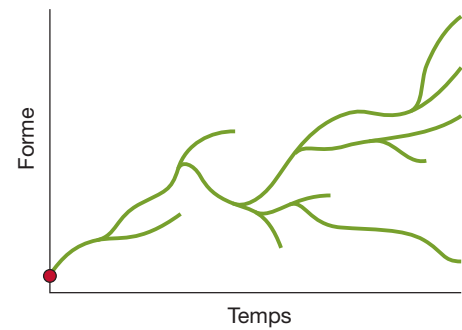
(A) Selon l'hypothèse de Lamarck, la vie est apparue de nombreuses fois (points rouges sur l'axe des abscisses). Chaque lignée qui descend de l'une de ces origines devient plus complexe. Ainsi, les organismes vont de formes de vie simples et récentes à des formes plus anciennes et plus complexes.

(B) La théorie de Darwin de la descendance avec modification, représentée par un arbre phylogénétique. À partir d'un ancêtre unique (le point rouge), différentes lignées apparaissent par spéciation, c'est-à-dire par « séparation » de lignées existantes. Certaines (comme les lignées les plus centrales) peuvent subir moins de modifications que d'autres par rapport à l'état ancestral. Darwin a supposé que les espèces se différencient les unes des autres par divers caractères, sans nécessairement devenir plus complexes. (D'après P. J. Bowler, 1989. *Evolution : The History of an Idea* [non traduit] Berkeley, CA : University of California Press).

(A) Hypothèse de Lamarck



(B) Hypothèse de Darwin



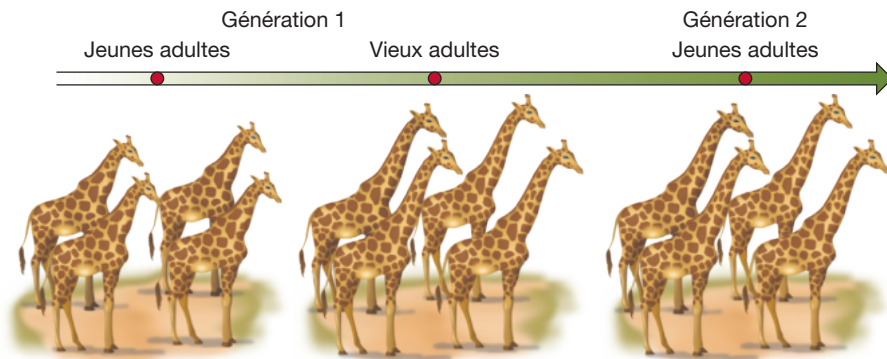
vie d'un individu, étaient héréditaires – un principe appelé « hérédité des caractères acquis ».

La théorie de l'évolution basée sur ce principe s'appelle le lamarckisme. Dans l'exemple le plus célèbre, les girafes de Lamarck ont dû étirer leur cou pour atteindre le feuillage situé au-dessus d'elles et leur cou s'est donc allongé. L'allongement du cou a été hérité et, au fil des générations, ce processus s'est répété et le cou des girafes s'est de plus en plus allongé. Ce phénomène a pu se produire chez toutes les girafes, de sorte que l'espèce entière a pu acquérir un cou plus long, car elle était composée d'organismes individuels qui se sont modifiés au cours de leur vie (FIGURE 1.6A). Les idées de Lamarck sur le fonctionnement de l'évolution étaient erronées, mais il a le mérite d'avoir été le premier à proposer une théorie de l'évolution cohérente et vérifiable.

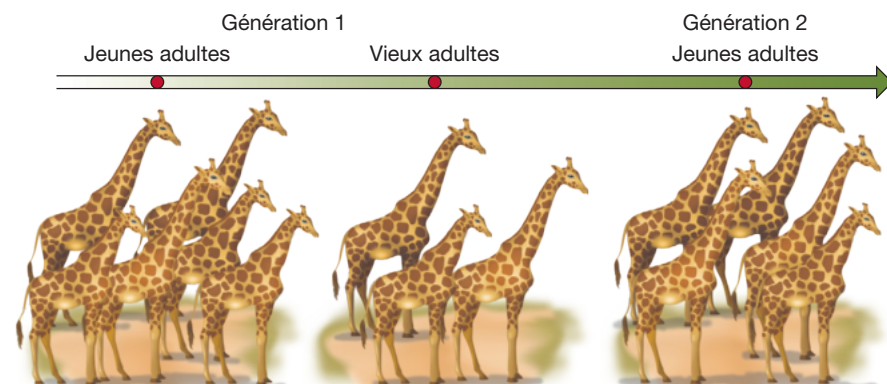
FIGURE 1.6 Contraste entre les hypothèses de Lamarck et de Darwin concernant l'évolution des caractéristiques, sur deux générations.

(A) Selon l'hypothèse de Lamarck, les caractères changent au cours de la vie des individus en raison de leurs besoins, illustrés ici par les girafes qui ont besoin d'un cou plus long pour atteindre les feuilles hautes. Les changements acquis au cours de cette génération sont transmis à la génération suivante. (B) Selon l'hypothèse de Darwin, il existe une variation entre les individus au début de chaque génération. Les individus présentant certains caractères (par exemple, un cou plus long) ont plus de chances de survivre. La variation est héréditaire, de sorte que les survivants transmettent leurs caractères à la génération suivante. Darwin avait raison, mais une cinquantaine d'années allait s'écouler avant que les scientifiques ne comprennent comment les variations héréditaires apparaissent.

(A) Hypothèse de Lamarck



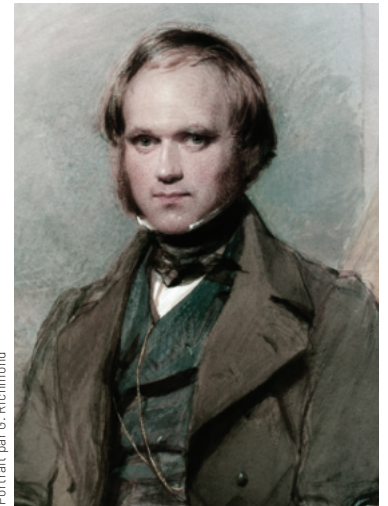
(B) Hypothèse de Darwin



Charles Darwin

Charles Robert Darwin (12 février 1809-19 avril 1882) est le fils d'un médecin anglais. Il étudia brièvement la médecine à Édimbourg, puis se tourna vers une carrière dans le clergé à l'université de Cambridge. Jeune homme, il croyait à la vérité littérale de la Bible. Il s'intéressait passionnément à l'histoire naturelle. En 1831, à l'âge de 22 ans, sa vie changea à jamais lorsqu'il fut invité à servir de naturaliste et de compagnon du capitaine sur le navire de la marine britannique HMS Beagle, chargé de cartographier la côte de l'Amérique du Sud.

Le voyage du Beagle dura du 27 décembre 1831 au 2 octobre 1836. Le navire voyagea pendant plusieurs années le long de la côte sud-américaine, où Darwin observa l'histoire naturelle de la forêt tropicale brésilienne et de la pampa argentine, puis arrêta aux îles Galápagos, qui se trouvent sur l'équateur au large de l'Équateur. Au cours de ce voyage, Darwin devint un naturaliste accompli, collecta des spécimens, fit d'innombrables observations géologiques et biologiques et conçut une nouvelle (et correcte) théorie sur la formation des atolls coralliens. Peu après le retour de Darwin, l'ornithologue John Gould fit remarquer que les spécimens d'oiseaux moqueurs des îles Galápagos étaient si différents d'une île à l'autre qu'ils représentaient des espèces différentes (FIGURE 1.7). Darwin se rappela ensuite que les tortues géantes différaient elles aussi d'une île à l'autre (FIGURE 1.8). Ces faits, ainsi que les similitudes entre les mammifères fossiles et vivants qu'il avait trouvés en Amérique du Sud, déclenchèrent sa conviction que différentes espèces avaient évolué à partir d'ancêtres communs.



Charles Robert Darwin

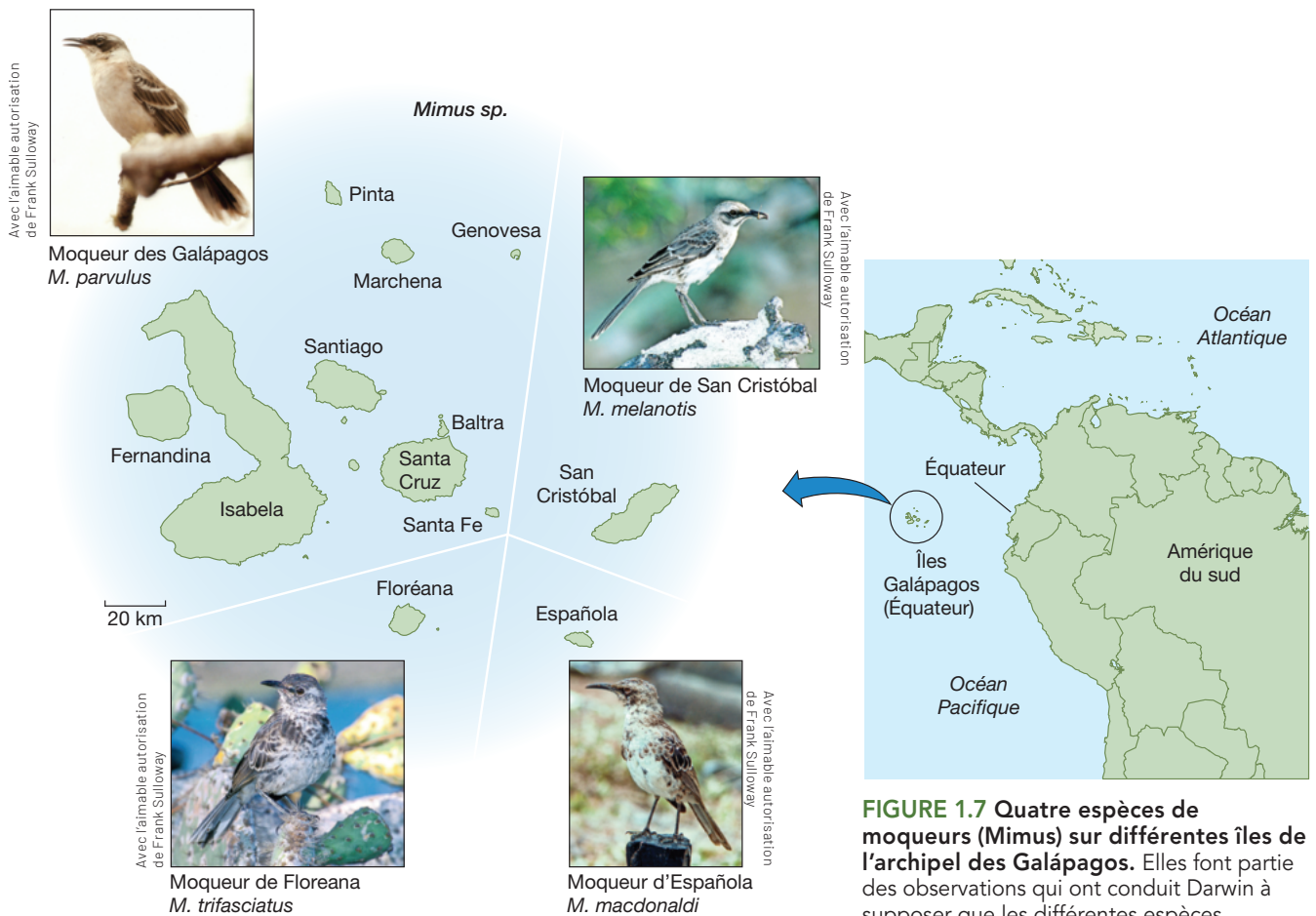


FIGURE 1.7 Quatre espèces de moqueurs (*Mimus*) sur différentes îles de l'archipel des Galápagos. Elles font partie des observations qui ont conduit Darwin à supposer que les différentes espèces évoluent à partir d'un ancêtre commun.

(A)



© ImageBROKER/Alamy Stock Photo

(B)



© Tui De Roy/Minden Pictures

FIGURE 1.8 Les tortues géantes des Galápagos (*Chelonoidis nigra*) présentent des formes de carapace différentes entre les îles. Certaines sous-espèces, surtout celles qui vivent dans des habitats présentant une végétation basse, ont une carapace bombée (A), tandis que ceux qui vivent dans des habitats secs de basse altitude ont tendance à avoir une carapace « en forme de selle » (B) qui permet à l'animal d'allonger son long cou pour atteindre la végétation située plus haut au-dessus du sol.

Les finances confortables de Darwin lui ont permis de consacrer le reste de sa vie exclusivement à ses travaux scientifiques (bien qu'il ait été chroniquement malade pendant la majeure partie de sa vie après le voyage). Il entreprit d'accumuler des preuves de l'évolution et d'essayer d'en concevoir les causes. En 1838, à l'âge de 29 ans, Darwin lut un essai de l'économiste Thomas Malthus. Selon Malthus, le taux de croissance de la population humaine est supérieur au taux d'augmentation des réserves alimentaires, de sorte qu'une croissance incontrôlée doit conduire à la famine. Cet essai inspira la grande idée de Darwin, l'une des plus importantes de l'histoire de la pensée : la sélection naturelle. Darwin écrit dans son autobiographie : « étant bien préparé à apprécier la lutte pour l'existence qui se déroule partout grâce à une observation prolongée des habitudes des animaux et des plantes, j'ai tout de suite été frappé par le fait que, dans ces circonstances, les variations favorables auraient tendance à être préservées et les variations défavorables à être détruites » [9]. En d'autres termes, parmi les nombreux individus qui naissent, tous ne survivent pas ; si certains individus aux caractéristiques supérieures survivaient et se reproduisaient avec plus de succès que les individus aux caractéristiques inférieures, et si ces différences étaient héritées, le caractère moyen de l'espèce serait modifié au fil des générations.

Conscient du caractère controversé du sujet, Darwin a ensuite passé 20 ans à développer sa théorie, à accumuler des preuves et à poursuivre d'autres recherches avant de publier ses idées. En 1844, il rédigea un essai privé exposant sa théorie et, en 1856, il commença finalement un livre qu'il avait l'intention d'intituler « *Sélection naturelle* ». Il ne l'acheva jamais, car en juin 1858, il reçut un manuscrit d'un jeune naturaliste, Alfred Russel Wallace (1823-1913). Wallace, qui collectait des spécimens dans l'archipel malais, avait conçu la sélection naturelle de manière indépendante. Les collègues scientifiques de Darwin présentèrent des extraits de son essai de 1844, ainsi que le manuscrit de Wallace, lors d'une réunion de la principale société scientifique de Londres. Darwin s'attela immédiatement à la rédaction d'un « résumé » du livre qu'il souhaitait écrire. Le résultat de 490 pages, intitulé *L'Origine des espèces par le biais de la sélection naturelle, ou la préservation des races favorisées dans la lutte pour la vie*, a été publié le 24 novembre 1859 ; il a instantanément fait de Darwin, alors âgé de 50 ans, à la fois une célébrité et un personnage controversé.

Jusqu'à la fin de sa vie, Darwin a continué à lire et à correspondre sur un grand nombre de sujets, à réviser *L'Origine des espèces*, à réaliser des expériences de toutes sortes (en particulier sur les plantes) et à publier de nombreux autres articles et livres, dont *La Filiation de l'Homme* est le plus célèbre. Les livres de Darwin révèlent un homme irrésistiblement curieux, fasciné par tous les aspects de la nature, créatif dans l'élaboration d'hypothèses et dans l'apport de preuves pour les étayer, et pro-



D'après My Life by Alfred Russel Wallace

Alfred Russel Wallace

fondément conscient que chaque fait biologique, même apparemment insignifiant, doit s'inscrire dans une compréhension cohérente et unifiée du monde. Wallace a apporté d'autres contributions importantes à la biologie, notamment en ce qui concerne la biogéographie, c'est-à-dire la répartition géographique des espèces. Il a toujours reconnu à Darwin le mérite du concept de sélection naturelle, qu'il appelait « la théorie de M. Darwin ».

1.5 La théorie darwinienne de l'évolution

Objectifs d'apprentissage

- Décrire les deux principales théories de *L'Origine des espèces*.
- Décrire en quoi l'idée de Darwin d'une descendance commune diffère du concept de Lamarck sur l'origine des divers organismes.
- Décrire la différence entre les hypothèses de Lamarck et celles de Darwin sur les causes des changements évolutifs.

L'Origine des espèces contient deux grandes théories. La première est l'idée de Darwin de la descendance avec modification. Selon cette théorie, toutes les espèces, vivantes ou éteintes, descendent, sans interruption, d'une ou de quelques formes de vie originelles (**FIGURE 1.5B**). Les espèces qui divergent d'un ancêtre commun sont d'abord très semblables, mais elles accumulent des différences sur de longues périodes de temps, de sorte qu'elles peuvent finir par différer radicalement les unes des autres. Les idées de Darwin sur le cours de l'évolution sont profondément différentes de celle de Lamarck, chez qui le concept d'ancêtre commun ne joue pratiquement aucun rôle.

La deuxième grande théorie de *L'Origine des espèces* est la sélection naturelle, que Darwin considère comme la principale cause de l'évolution. Il l'a résumée de la manière suivante : « Si des variations utiles à un être organique se produisent, il est certain que les individus possédant ces caractères auront les meilleures chances d'être préservés dans la lutte pour la vie ; et, en vertu du puissant principe de l'hérédité, ils auront tendance à produire une progéniture possédant les mêmes caractères. C'est ce principe de préservation, ou de survie du plus apte, que je l'ai appelé 'la sélection naturelle' ». Contrairement à la théorie transformationnelle de Lamarck, dans laquelle les organismes individuels changent, la théorie de Darwin est une théorie variationnelle du changement, dans laquelle la fréquence d'une forme variante (c'est-à-dire la proportion d'individus présentant cette caractéristique variante) augmente au sein d'une population de génération en génération (**FIGURE 1.6B**). Darwin a proposé (comme Wallace) que les individus en meilleure forme physique ne diffèrent que légèrement de la norme de la population, mais qu'une caractéristique telle que la taille corporelle évolue progressivement pour devenir de plus en plus différente parce que de nouveaux variants avantageux, légèrement plus prononcés, continuent d'apparaître.

La théorie de l'évolution de Darwin comprend cinq éléments distincts [36] :

1. L'évolution en tant que telle est le simple constat que les caractéristiques des organismes changent au fil du temps. Darwin n'était pas le premier à avoir cette idée, mais il a rassemblé de manière si convaincante les preuves de l'évolution que la plupart des scientifiques ont rapidement accepté qu'elle s'était effectivement produite.
2. La descendance commune : se démarquant radicalement de Lamarck, Darwin fut le premier à affirmer que les espèces avaient divergé à partir d'ancêtres communs et que les espèces pouvaient être présentées comme un grand arbre généalogique représentant une ascendance réelle (voir **FIGURE 1.5B**).
3. Le gradualisme est la proposition de Darwin selon laquelle les différences entre les organismes, même radicalement différents, ont évolué par petites étapes à travers des formes intermédiaires, et non par grands sauts (« saltations »).
4. Le changement de population est l'hypothèse de Darwin qui précise que l'évolution se produit par des changements dans les proportions

(fréquences) de différents variants individuels au sein d'une population (voir **FIGURE 1.6B**). Cette idée profondément importante et totalement originale contraste avec l'origine soudaine de nouvelles espèces par saltation et avec la transformation lamarckienne des individus. Pour Darwin, la moyenne est une abstraction statistique; il n'existe que des individus variés et il n'y a pas de limites fixes à la variation qu'une espèce peut subir [21, 36].

5. La sélection naturelle est la brillante hypothèse de Darwin, conçue indépendamment par Wallace, qui explique les adaptations, c'est-à-dire les caractéristiques qui favorisent la survie ou la reproduction et qui semblent souvent « conçues » pour adapter les organismes à leur environnement. Parce qu'il fournit une explication entièrement naturelle et mécaniste à la conception adaptative qui était auparavant attribuée à une intelligence divine, le concept de sélection naturelle a révolutionné non seulement la biologie, mais aussi la pensée occidentale dans son ensemble.

Darwin a proposé que les diverses espèces qui descendent d'un ancêtre commun évoluent vers des caractéristiques différentes parce que ces caractéristiques s'adaptent à des « conditions de vie » différentes, c'est-à-dire à des habitats ou à des modes de vie différents. En outre, la pression de la concurrence favorise l'utilisation de différents aliments ou habitats par différentes espèces. Selon lui, quelle que soit l'ampleur de la divergence entre une espèce et son ancêtre, de nouvelles variations héréditaires continuent à apparaître, de sorte que, si l'on dispose de suffisamment de temps, il n'y a pas de limite évidente à l'ampleur de la divergence.

Mais d'où viennent ces variations héréditaires? C'était la grande lacune de la théorie de Darwin, et il ne l'a jamais comblée. Le problème était grave car, selon la croyance dominante en **l'hérédité par mélange**, la variation devrait diminuer et non augmenter. Étant donné que les descendants sont souvent intermédiaires entre leurs parents en ce qui concerne des caractéristiques telles que la couleur ou la taille, on pensait généralement que les caractéristiques étaient héritées comme des fluides, tels que des peintures de différentes couleurs. (Cette notion persiste aujourd'hui lorsque l'on parle de « sang » italien ou indien.) En mélangeant des peintures blanches et noires, on obtient du gris, mais en mélangeant deux peintures grises, on obtient toujours du gris, et non du noir ou du blanc. Darwin n'a jamais su que Gregor Mendel avait résolu le problème dans un article publié en 1866, mais qui n'a été largement remarqué qu'en 1900. La théorie de **l'hérédité particulaire** de Mendel proposait que l'hérédité ne repose pas sur le mélange de fluides, mais sur des particules qui passent inaltérées d'une génération à l'autre, ce qui permet à la variation de persister. Le concept de « mutation » dans ces particules (appelées plus tard gènes) n'a été développé qu'après 1900 et n'a été clarifié que bien plus tard.

L'Origine des espèces est extraordinairement riche en enseignements et en implications. Darwin a étayé ses hypothèses à l'aide d'une étonnante diversité d'informations, allant de la variation des espèces domestiquées à l'embryologie, en passant par les cartes géographiques de répartition des espèces. Il a également montré, ou du moins entrevu, comment la recherche dans tous les domaines de la biologie – taxonomie, paléontologie, anatomie, embryologie, physiologie, comportement, biogéographie, écologie – pouvait progresser et être réinterprétée à la lumière de l'évolution.

1.6 La biologie de l'évolution après Darwin

Objectifs d'apprentissage

- Décrire les relations entre la génétique et la sélection naturelle dans la théorie synthétique de l'évolution.
- Décrire ce que l'on entend par microévolution et macroévolution.
- Indiquer les relations entre la microévolution et la macroévolution présentées au cours de la synthèse évolutive.

Bien que *L'Origine des espèces* ait suscité une énorme controverse, la plupart des scientifiques ont accepté, dès les années 1870, la réalité historique de l'évolution par filiation, avec des modifications, à partir d'ancêtres communs. (Certaines preuves

seront décrites dans les chapitres suivants et brièvement résumées au chapitre 19.) Cette théorie a fourni un nouveau cadre pour l'exploration et l'interprétation de l'histoire et de la diversification de la vie, un projet particulièrement promu par le zoologiste allemand Ernst Haeckel. La fin du XIX^e siècle et le début du XX^e siècle ont donc été un « âge d'or » de la paléontologie, de la morphologie et de l'embryologie comparées, au cours duquel de nombreuses informations sur l'évolution dans le registre fossile et sur les relations entre les organismes ont été accumulées [3]. Mais le consensus ne s'est pas étendu à la théorie de Darwin sur la cause de l'évolution, la sélection naturelle. Pendant une soixantaine d'années après la publication de *L'Origine des espèces*, tous les darwiniens, à l'exception de quelques fidèles, ont rejeté la sélection naturelle, et de nombreuses théories ont été proposées pour la remplacer. Ces théories comprenaient des théories néo-lamarckiennes, orthogénétiques et mutationnistes [2].

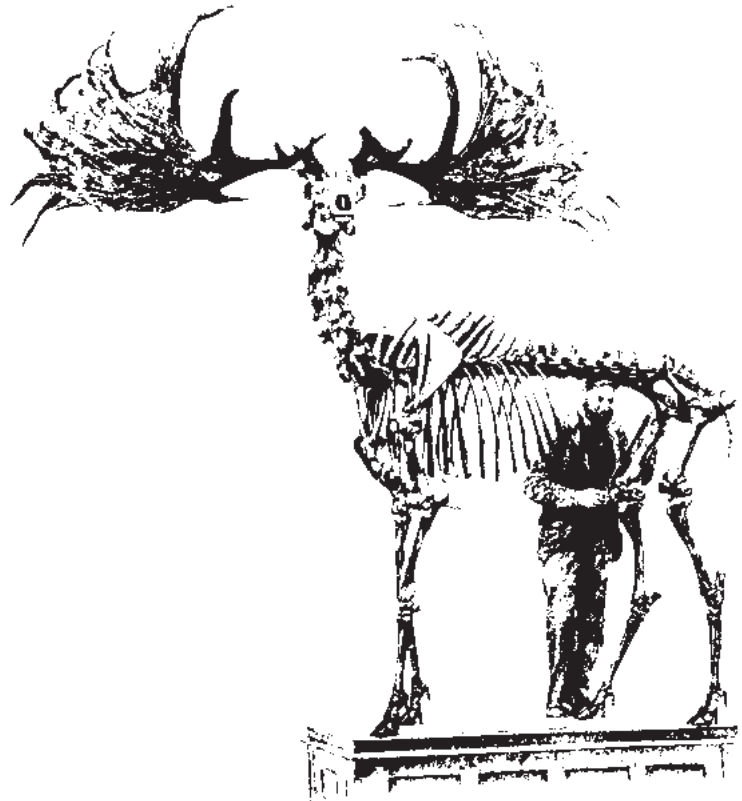
Le **néo-lamarckisme** comprend plusieurs théories basées sur l'idée ancienne de l'héritage des modifications acquises au cours de la vie d'un organisme. Dans une expérience célèbre, le biologiste allemand August Weismann a coupé la queue de souris pendant plusieurs générations et a montré que cette mutilation n'avait aucun effet sur la longueur de la queue de leurs descendants. Des recherches approfondies menées par la suite n'ont fourni aucune preuve que des mutations spécifiques peuvent être induites par des conditions environnementales dans lesquelles elles seraient avantageuses. L'ADN d'un individu élevé dans un environnement chaud n'est pas plus susceptible de subir des mutations qui rendent sa progéniture plus tolérante à la chaleur (voir chapitre 4).

Les théories de l'**orthogénèse**, ou « évolution en ligne droite », considèrent que la variation qui se produit est orientée vers des objectifs fixes, de sorte qu'une espèce évolue dans une direction prédéterminée par une sorte de moteur interne, sans l'aide de la sélection naturelle. Certains paléontologues estimaient que ces tendances n'étaient pas forcément adaptatives et pouvaient même conduire les espèces à l'extinction (**FIGURE 1.9**). Aucun des partisans de l'orthogénèse n'a jamais proposé de mécanisme.

Les **théories mutationnistes** ont été avancées par certains généticiens qui ont observé que de nouveaux phénotypes à variation qualitative (par exemple, des yeux blancs contre des yeux rouges chez les mouches des fruits) peuvent apparaître par un processus de mutation. Ils supposaient que ces formes mutantes constituaient de nouvelles espèces et estimaient donc que la sélection naturelle n'était pas nécessaire pour expliquer l'origine des espèces. Le dernier mutationniste influent était Richard Goldschmidt [19], un généticien accompli qui a néanmoins soutenu à tort que l'origine de nouvelles espèces et de taxons supérieurs est totalement différente de l'évolution au sein des espèces. Selon lui, les nouvelles espèces ou les nouveaux genres naissent de changements soudains et radicaux qui réorganisent l'ensemble du génome. Bien que la plupart de ces réorganisations soient délétères, quelques « monstres pleins d'espoir » seraient les progéniteurs de nouvelles formes de vie.

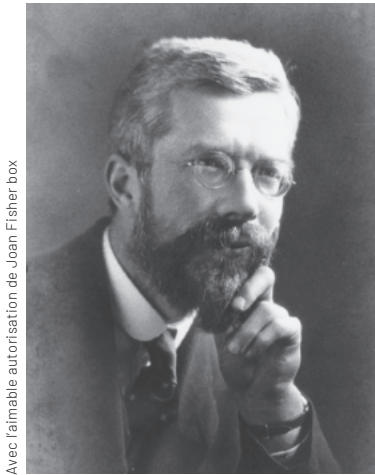
La synthèse évolutionniste

Ces idées anti-darwiniennes ont été réfutées dans les années 1930 et 1940 par des généticiens, des systématiciens et des



J. G. Millais

FIGURE 1.9 L'élan d'Irlande (*Megaloceros giganteus*), aujourd'hui disparu, avait des bois tellement énormes qu'il a été cité comme un exemple de « dynamique » orthogénétique ayant conduit l'espèce à évoluer vers une caractéristique inadaptée qui a provoqué son extinction. Depuis les années 1940, les biologistes de l'évolution ont rejeté cette idée. Les bois énormes résultaient probablement de la taille globalement massive de l'animal, et de la sélection naturelle causée par la compétition des mâles pour les femelles.



Avec l'aimable autorisation de Joan Fisher box

Ronald Fisher



Avec l'aimable autorisation de Dr. K. Patau

J.B.S. Haldane



Avec l'aimable autorisation de Doris Marie Provine

Sewall Wright

paléontologues qui ont réconcilié la théorie de Darwin avec les données de la génétique [37, 48].

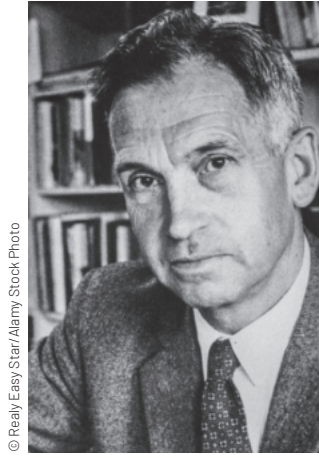
Le consensus qu'ils ont forgé est connu sous le nom de **théorie synthétique de l'évolution** et son principe fondamental, selon lequel l'évolution adaptative est causée par la sélection naturelle agissant sur la variation génétique particulière (mendélienne), est souvent appelé **néo-darwinisme**¹, mais il est plus correctement appelé théorie synthétique.

Ronald A. Fisher et John B. S. Haldane, en Angleterre, et Sewall Wright, aux États-Unis, ont développé une théorie mathématique de la génétique des populations, qui a montré que la mutation et la sélection naturelle provoquent ensemble une évolution adaptative : la mutation n'est pas une alternative à la sélection naturelle, mais en est plutôt la matière première. L'étude de la variation génétique et du changement dans les populations naturelles a été lancée en Russie par Sergei Chetverikov et poursuivie par Theodosius Dobzhansky, qui a quitté la Russie pour s'installer aux États-Unis.

Dans son ouvrage influent intitulé *Genetics and the Origin of Species* [non traduit] (1937 [13]), Dobzhansky a transmis les idées des généticiens des populations à d'autres biologistes, influençant ainsi leur appréciation de la base génétique de l'évolution. On peut citer d'autres contributeurs majeurs à la théorie synthétique : les zoologistes Ernst Mayr, dans *Systematics and the Origin of Species* [non traduit] (1942 [35]), Julian Huxley, dans *Évolution : la synthèse moderne* (1942), et Bernhard Rensch, dans *Evolution above the Species Level* [non traduit] (1959 [41]) ; le botaniste G. Ledyard Stebbins, dans *Variation and Evolution in Plants* [non traduit] (1950 [49]) ; et le paléontologue George Gaylord Simpson, dans *Rythme et modalités de l'évolution* (1944 [46]) et son successeur, *The Major Features of Evolution* [non traduit] (1953 [47]). Ces auteurs ont soutenu de manière convaincante que la mutation, le flux génétique ou la migration, la sélection naturelle et la dérive génétique sont les principales causes de l'évolution au sein des espèces (ce que Dobzhansky a appelé la **microévolution**). Poursuivies sur de longues périodes, ces mêmes causes expliquent l'origine de nouvelles espèces et la **macroévolution**, c'est-à-dire l'évolution des modifications majeures qui distinguent les **taxons d'ordres supérieurs** (genres, familles, ordres et classes). Les principales affirmations de la synthèse évolutionniste sont les fondements de la biologie évolutive moderne.

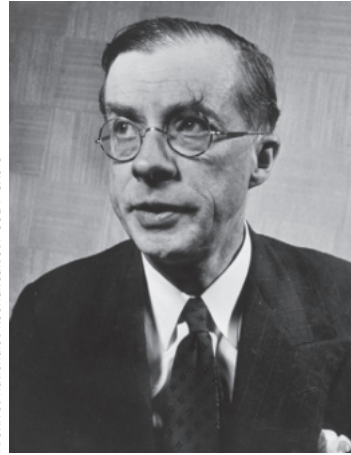
Bien que certains de ces principes aient été étendus, clarifiés ou modifiés depuis les années 1940, la plupart des biologistes évolutionnistes les acceptent aujourd'hui comme essentiellement valables. Ils sont résumés dans l'encadré 1.1.

.....
1. Le « néo-darwinisme » désigne à proprement parler la version stricte de Weismann de la théorie de l'évolution par sélection naturelle de Darwin. Darwin avait admis le rôle de l'hérédité des caractères acquis, mais Weismann l'a rejeté. Aujourd'hui, le terme « néo-darwinisme » est souvent utilisé pour désigner la théorie formulée dans la synthèse évolutionniste.



© Realy Easy Star/Alamy Stock Photo

Ernst Mayr



Archives nationales néerlandaises / CC-BY-SA3.0

Julian Huxley

D'après Levit, Simunek et Hossfeld, 2008. *Theory Biosci* 197:297-332. Avec l'autorisation de Springer.

Bernhard Rensch

La biologie de l'évolution depuis la théorie synthétique

Depuis la synthèse évolutionniste, de nombreuses recherches ont testé et étoffé ses principes de base. Ces derniers ont été largement vérifiés. Les progrès de la biologie évolutive ont modifié certaines de ces idées et en ont élargi beaucoup d'autres ; ils ont également stimulé l'élaboration de nouvelles théories pour rendre compte de nouveaux phénomènes au fur et à mesure de leur découverte. Depuis que James Watson et Francis Crick ont établi la structure de l'ADN en 1953, les progrès de la génétique, de la biologie moléculaire et des technologies moléculaires et de l'information ont révolutionné l'étude de l'évolution.

Les nouvelles technologies moléculaires et informatiques ont permis le développement de nouveaux domaines d'étude de l'évolution, dont l'évolution moléculaire (analyse des processus et de l'histoire des changements chez les gènes). Les chefs de file de la synthèse évolutionniste ont soutenu que presque toutes les caractéristiques des organismes sont adaptatives et évoluent par sélection naturelle. Mais ce principe a été remis en question par la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire, développée par Motoo Kimura [27], qui soutenait que la majeure partie de l'évolution des séquences d'ADN se produit par hasard (dérive génétique) plutôt que par sélection naturelle. La biologie évolutive du développement, issue de l'embryologie comparée et fondée en partie sur la génétique moléculaire, s'attache à comprendre comment l'évolution des processus de développement sous-tend l'évolution des caractéristiques morphologiques à tous les niveaux, des cellules aux organismes entiers. Étant donné qu'il est désormais possible de séquencer l'intégralité du génome, c'est-à-dire l'ensemble de l'ADN d'un organisme, les études sur l'évolution moléculaire se sont



Avec l'aimable autorisation de G.L. Stebbins

G. Ledyard Stebbins, George Gaylord Simpson et Theodosius Dobzhansky

ENCADRÉ 1.1

Les principes fondamentaux de l'évolution biologique

1. Il s'agit de principes fondamentaux sur l'évolution, issus de la synthèse moderne. Une grande partie du reste de ce livre est consacrée à les expliquer et à les développer. Certaines affirmations, marquées d'un astérisque (*), doivent être quelque peu nuancées, à la lumière de recherches ultérieures.
2. Le **phénotype** d'un individu (ses traits observés) est distinct de son **génotype** (son ADN). Les différences phénotypiques entre les individus sont dues à la fois à des différences génétiques et à des effets environnementaux.
3. Les caractères acquis ne sont pas hérités*.
4. Les variations héréditaires sont basées sur des particules – les gènes*? Cela est vrai pour les caractères à variation continue (par exemple, la taille du corps) comme pour ceux à variation discrète (par exemple, la couleur des yeux).
5. La variation génétique résulte d'une mutation aléatoire. Les mutations ne se produisent pas en réponse à un besoin. La variation qui survient par mutation est amplifiée par la recombinaison des allèles à différents loci.
6. L'évolution est un changement d'une population, et non d'un individu. Le processus élémentaire de l'évolution est un changement, au fil des générations, des **fréquences** des allèles ou des génotypes, qui peut modifier les fréquences des phénotypes.
7. Les modifications de la fréquence des allèles peuvent être aléatoires ou non aléatoires. La **sélection naturelle** résulte des différences entre les individus en matière de survie et de reproduction et provoque des changements non aléatoires. La **dérive génétique** provoque des changements aléatoires.
8. La sélection naturelle peut expliquer les différences légères ou importantes entre les espèces. Même une faible intensité de sélection naturelle peut entraîner des changements évolutifs substantiels au fil du temps. Les adaptations sont des caractères qui ont été façonnées par la sélection naturelle.
9. La sélection naturelle peut modifier les populations au-delà de la plage de variation initiale lorsque des changements dans la fréquence des allèles génèrent de nouvelles combinaisons de gènes.
10. Les populations présentent généralement une variation génétique considérable. De nombreuses populations évoluent rapidement, dans une certaine mesure, lorsque les conditions environnementales changent; elles ne doivent pas attendre de nouvelles mutations favorables.
11. Les différences entre les espèces évoluent par petites étapes et sont souvent basées sur des différences au niveau de nombreux gènes qui se sont accumulées au cours de nombreuses générations*.
12. Les espèces sont des groupes d'individus interféconds ou potentiellement interféconds. Il n'y a pas d'échanges de gènes avec d'autres espèces*. Les espèces ne se définissent pas simplement par des différences phénotypiques. Elles représentent plutôt des « pools génétiques » évoluant séparément.
13. La **spéciation** (le fait qu'une espèce ancestrale se divise en deux espèces) se produit le plus souvent par différenciation génétique de populations géographiquement isolées*. Les espèces ont des différences génétiques qui empêchent l'hybridation si les barrières géographiques viennent à disparaître.
14. Les taxons supérieurs résultent de l'accumulation séquentielle de petites différences, plutôt que de l'apparition soudaine de phénotypes radicalement nouveaux par mutation.
15. Tous les organismes forment un grand arbre de la vie (ou **phylogénie**) qui a évolué par la ramification d'ancêtres communs en diverses lignées, principalement par spéciation. Toutes les formes de vie descendent d'un seul ancêtre commun qui a vécu dans un passé lointain.

étendues à la génomique évolutive, qui s'intéresse aux variations et à l'évolution de plusieurs gènes, voire de génomes entiers.

La déduction des relations phylogénétiques à partir des séquences d'ADN a été initiée dans les années 1970 et 1980 par Walter Fitch [16], Allan Wilson [51] et d'autres, mais elle dépendait de méthodes statistiques d'analyse des données, telles que celles introduites par Joseph Felsenstein [15]. Aujourd'hui, les séquences génomiques permettent aux biologistes de déterminer les relations phylogénétiques avec une fiabilité toujours plus grande; elles révèlent les bases génétiques des caractéristiques adaptatives des espèces et comment et quand elles ont été modifiées par la sélection naturelle, et elles révèlent l'histoire des populations et leur répartition sur le globe. L'histoire des espèces est inscrite dans leurs gènes. Les avancées dans ces

nouveaux domaines sont complétées par des recherches très actives, de nouvelles découvertes et de nouvelles idées sur des sujets de longue date de la biologie évolutive, tels que l'évolution des adaptations et des nouvelles espèces. Depuis le milieu des années 1960, la théorie de l'évolution s'est étendue à des domaines tels que l'écologie, le comportement animal et la biologie de la reproduction. Les théories détaillées qui expliquent l'évolution de caractéristiques particulières telles que la durée de vie, la répartition écologique et le comportement social ont été élaborées par les théoriciens de l'évolution William Hamilton et John Maynard Smith en Angleterre et par George Williams aux États-Unis. L'étude de la macroévolution a été renouvelée par des interprétations spectaculaires des archives fossiles, avec l'aide de nouvelles méthodes d'utilisation des phylogénies pour reconstruire l'histoire de l'évolution. La recherche en biologie évolutive progresse plus rapidement que jamais, menée par des milliers de personnes dans le monde entier, spécialisées dans les mathématiques, la biologie moléculaire, l'écologie, la taxonomie, la paléontologie, etc. La recherche moderne sur l'évolution est souvent menée par des équipes de spécialistes dans plusieurs de ces domaines, fréquemment situées dans des pays différents.

Les recherches menées depuis l'époque de Darwin ont radicalement transformé la biologie de l'évolution. Si Darwin réapparaissait aujourd'hui, il comprendrait très peu d'articles scientifiques sur l'évolution. La biologie évolutive moderne n'est pas synonyme de darwinisme, et toute critique anti-évolutionniste de Darwin qui ne prend pas en compte la recherche moderne n'est pas pertinente pour notre compréhension de l'évolution aujourd'hui.



Avec l'aimable autorisation de W. Provine

Motoo Kimura

1.7 Comment l'évolution est-elle étudiée ?

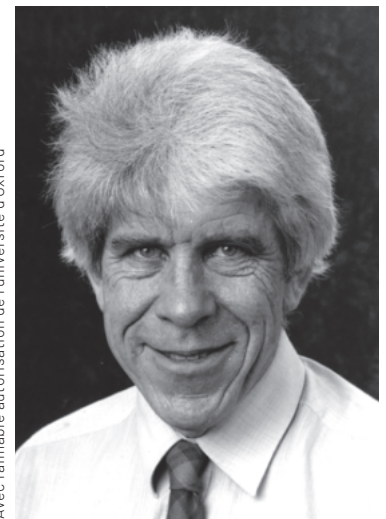
Objectifs d'apprentissage

- Décrire le rôle de l'observation et de la déduction en biologie et dans le domaine de l'évolution en particulier.
- Décrire le rôle des hypothèses en science biologique.

La biologie évolutive est une science plus historique que la plupart des autres disciplines biologiques, car l'un de ses objectifs est de déterminer l'histoire de la vie et les causes de ces événements historiques. En outre, la compréhension de la forme et de la fonction des caractéristiques des espèces dépend souvent de la connaissance de leur histoire. Par exemple, les baleines et les phoques tirent leur oxygène de l'air plutôt que de l'eau parce qu'ils ont évolué à partir d'ancêtres terrestres.

Parfois, nous pouvons documenter un changement évolutif au moment où il se produit ou reconstituer un changement récent, comme nous le faisons lorsque nous étudions l'histoire de l'humanité (voir Chapitre 3). En général, cependant, nous devons déduire l'histoire de l'évolution et ses causes en interprétant des preuves moins directes. Certains événements historiques sont déduits des fossiles, qui relèvent de la paléontologie (voir les Chapitres 17 et 19). D'autres événements évolutifs sont déduits de comparaisons entre organismes vivants ou de l'étude de leurs relations phylogénétiques, qui fournissent un cadre permettant de tirer des conclusions sur l'évolution de leurs caractéristiques phénotypiques et même de leurs gènes (voir les Chapitres 2 et 16).

Les causes de l'évolution, comme la dérive génétique et la sélection naturelle, sont souvent étudiées en comparant des données, par exemple les distributions des variations de gènes, avec ce que nous attendrions observer sur la base de modèles théoriques (voir les chapitres 4, 5, 6, 7 et 8). C'est ce qu'on appelle parfois la méthode hypothético-déductive en science. Les causes de l'évolution sont également étudiées par les méthodes de l'évolution expérimentale, dans lesquelles des populations d'organismes se reproduisant rapidement en laboratoire s'adaptent à un environnement (par exemple, une température stressante) conçu par un chercheur (voir le chapitre 7). Les raisons adaptatives de certaines caractéristiques peuvent être déduites d'études expérimentales et fonctionnelles, de leur « adaptation » à des modèles théoriques (par exemple, le cœur s'adapte à un modèle de « pompe »), ou en comparant de nombreuses populations ou espèces pour voir si leurs caractéristiques sont corrélées à des facteurs environnementaux ou à des modes de vie spécifiques (voir les Chapitres 12, 13, 14 et 15). Certains modèles de variation dans les séquences d'ADN peuvent nous



Avec l'aimable autorisation de l'université d'Oxford

William D. Hamilton

indiquer si la sélection naturelle a affecté les changements évolutifs chez les gènes (voir les Chapitres 5, 6 et 10).

Lorsque nous faisons des déductions sur l'histoire ou sur les causes passées d'un changement tel que la sélection naturelle, nous ne voyons pas les changements se produire et nous n'observons pas les causes en action.

Il en va ainsi dans tous les domaines de la science, les causes ne sont pas visibles ; elles sont plutôt déduites. La chimie, par exemple, concerne des atomes invisibles et des orbitales qui régissent l'association des atomes en molécules. Ces entités théoriquement postulées et leur comportement ont été confirmés parce que la théorie qui les emploie fait des prédictions (hypothèses) qui correspondent aux données observées. Nous savons que l'ADN se réplique de manière semi-conservative, non pas parce que quelqu'un l'a déjà vu faire, mais parce que le résultat d'une expérience célèbre (ainsi que d'autres expériences ultérieures) correspondait à la prédiction faite par l'hypothèse.

Cette méthode hypothético-déductive est un outil puissant dans toutes les sciences et constitue la base de nombreuses recherches sur l'évolution. Par exemple, prédiriez-vous que l'ADN des mitochondries porte plus de mutations nuisibles aux mâles qu'aux femelles ? Il n'y a pas de raison biochimique évidente de s'attendre à cela, mais la théorie de l'évolution fait une telle prédiction. Les mitochondries des hommes et des femmes sont héritées de la mère ; les mitochondries des hommes ne sont pas transmises par le sperme et sont donc dans une « impasse ». Si une mutation de l'ADN mitochondrial réduit la survie ou la reproduction des femelles, il est peu probable qu'elle soit transmise aux générations suivantes. En revanche, la transmission d'une mutation ne sera pas affectée si elle n'est nocive que pour les mâles, parce que les mâles ne transmettent pas l'ADN mitochondrial de toute façon. On s'attend donc à ce que les mutations mitochondriales délétères pour les mâles s'accumulent. Cette prédiction, issue de la théorie de la sélection naturelle au niveau du gène, a été vérifiée : les variants mitochondriaux affectent couramment la fertilité des mâles, mais pas celle des femelles, chez l'homme et d'autres animaux, et elles provoquent des variations dans l'expression des gènes reproducteurs chez les drosophiles mâles [18, 24]. Cet exemple illustre la manière dont les hypothèses évolutionnistes peuvent être testées et montre également comment elles peuvent prédire et révéler des aspects de la biologie auxquels nous ne nous attendions pas.

1.8 Prédictions philosophiques

Objectifs d'apprentissage

- Expliquer la différence entre « fonction » et « but » dans la description d'un caractère tel que les yeux.
- Définir le « sophisme naturaliste ».

Des milliers de pages ont été écrites sur les implications philosophiques et sociales de l'évolution. Darwin a soutenu que chaque caractéristique d'une espèce peut varier et être modifiée radicalement, si l'on dispose de suffisamment de temps. Il a donc rejeté l'accent mis sur les « types » distincts que la philosophie occidentale avait hérité de Platon et d'Aristote, et il a mis la variation à la place. Darwin a également contribué à remplacer une conception statique du monde – pratiquement identique à la création parfaite du Créateur – par un univers en perpétuel changement. C'est lui qui a étendu aux êtres vivants, y compris à l'espèce humaine, le principe selon lequel le changement, et non la stase, est l'ordre naturel. Contrairement aux conceptions traditionnelles qui élevaient l'espèce humaine à une position spéciale, distincte des autres êtres vivants, Darwin a amorcé la tendance à considérer l'homme comme faisant partie du monde naturel, une espèce animale (très remarquable, il est vrai !) soumise aux mêmes processus que les autres, y compris la sélection naturelle.

On attribue à Darwin le mérite d'avoir fait de la biologie une science, car il a proposé de remplacer les explications surnaturelles en biologie par des causes purement naturelles. Sa théorie de la variation aléatoire et sans but, influencée par une sélection naturelle aveugle et sans finalité, a apporté une réponse révolutionnaire à presque toutes les questions de biologie commençant par « Pourquoi ? ». Avant Darwin, les philosophes et les gens en général répondaient à des questions telles que « Pourquoi les plantes ont-elles des fleurs ? » ou « Pourquoi y a-t-il des pommiers ? » – ou les

maladies, ou la reproduction sexuelle – en imaginant le but possible que Dieu aurait pu avoir en les créant. Le terme « but » implique la prévoyance : envisager un objectif et agir pour l'atteindre. Ce type d'explication a été rendu complètement superflu par la théorie de Darwin : la sélection naturelle n'a pas d'intentionnalité. Les adaptations des organismes – longtemps citées comme la preuve la plus évidente de l'existence d'un dessein intelligent dans l'univers – pourraient s'expliquer par des causes purement mécanistes. Pour les biologistes de l'évolution, les pétales jaunes de la fleur d'un bouton d'or ont une fonction (attirer les insectes pollinisateurs) mais pas de but. La fleur n'a pas été conçue pour propager l'espèce, et encore moins pour nous ravir par sa beauté, mais a évolué parce que les boutons d'or aux fleurs colorées se sont reproduits de manière plus prolifique que ceux aux fleurs plus ternes. L'implication troublante de cette explication purement matérielle est que, sauf dans le cas du comportement humain, nous n'avons pas besoin d'invoquer, et nous ne pouvons trouver aucune preuve de conception, d'objectif ou de finalité dans le monde naturel.

Toute la science moderne utilise le mode de pensée que Darwin a appliqué à la biologie. Les géologues ne cherchent pas la raison d'être des tremblements de terre ou de la tectonique des plaques, ni les chimistes la raison d'être des liaisons hydrogène. Le concept de finalité ne joue aucun rôle dans l'explication scientifique.

L'éthique, la religion et l'évolution

Dans le monde de la science, la réalité de l'évolution n'a pas été mise en doute depuis plus de 100 ans, mais l'évolution reste un sujet extrêmement controversé aux États-Unis et dans quelques autres pays. Le mouvement créationniste s'oppose à l'enseignement de l'évolution dans les écoles publiques ou, du moins, exige que les croyances créationnistes bénéficient d'un « temps égal ». Cette opposition découle de la crainte que la science de l'évolution nie l'existence de Dieu et, par conséquent, qu'elle n'offre aucune base pour des règles de conduite morale ou éthique.

La science, y compris la biologie évolutive, ne se prononce pas sur l'existence d'un être surnaturel ou d'une âme humaine, car ces hypothèses ne peuvent être testées. De nombreuses personnes, y compris certains prêtres, ministres, rabbins et biologistes de l'évolution, ont à la fois des croyances religieuses et des connaissances en évolution (voir Chapitre 21). Mais pour expliquer les phénomènes du monde naturel, la science doit supposer que seules des causes naturelles agissent, tout comme la plupart des gens le font dans la vie de tous les jours : nous supposons qu'il y a une cause matérielle lorsque notre voiture, notre ordinateur ou notre cœur fonctionne mal. Les explications surnaturelles des phénomènes observables entrent souvent en conflit avec les explications naturalistes et scientifiques. Une lecture littérale de certains passages de la Bible est incompatible avec les principes de la physique, de la géologie et d'autres sciences naturelles. Notre connaissance de l'histoire et des mécanismes de l'évolution est certainement incompatible avec une lecture littérale des récits de la création dans le livre biblique de la Genèse, tout comme elle est incompatible avec des centaines d'autres mythes de la création imaginés par les Hommes.

Ce n'est probablement pas dans la science et certainement pas dans la biologie de l'évolution que se trouvent les principes éthiques et moraux. Les opposants à l'évolution ont affirmé que l'évolution par sélection naturelle justifie le principe selon lequel « la force fait le droit ». Mais la théorie de l'évolution ne peut fournir aucun précepte de ce type pour le comportement humain. Comme toute autre science, la biologie évolutive décrit la façon dont le monde est, et non la façon dont il devrait être. La supposition que ce qui est « naturel » est « bon » est appelée par les philosophes le « sophisme naturaliste ».

Divers animaux ont développé des comportements auxquels nous donnons des noms tels que la coopération, la monogamie, la compétition, l'infanticide, etc. La question de savoir si ces comportements devraient être – et s'ils sont – moraux n'est pas une question scientifique. Le monde naturel est amoral – les concepts de « moral » et d'« immoral » ne s'appliquent tout simplement pas en dehors du domaine du comportement humain. Malgré cela, les concepts de sélection naturelle et de progrès évolutif ont été considérés comme une « loi de la nature » par laquelle Karl Marx a justifié la lutte des classes, par laquelle les darwinistes sociaux de la fin du XVIII^e siècle et du début du XIX^e siècle ont justifié la concurrence économique et l'impérialisme, et par laquelle le biologiste Julian Huxley a justifié l'humanitarisme [22]. Ces justifications

sont des exemples de sophismes naturalistes. L'infanticide chez les lions et les singes langurs ne justifie pas l'infanticide chez l'Homme ; la monogamie chez les manchots n'implique pas que l'Homme doive faire de même. L'évolution ne fournit aucune base pour l'éthique humaine.

Comment apprendre la biologie de l'évolution (lisez bien cela !)

Comme nous l'avons décrit, l'évolution fournit un cadre indispensable pour comprendre des phénomènes qui vont des génomes aux interactions écologiques entre différentes espèces. Elle a également de nombreuses implications philosophiques et applications pratiques, qui vont de la compréhension de la diversité et du comportement humain à la santé et à la médecine, en passant par la production alimentaire et les sciences de l'environnement. Comment peut-on aborder un sujet aussi foisonnant ?

Votre cours sur l'évolution est susceptible de différer de presque tous les autres cours de biologie que vous avez pu suivre, et il peut représenter un défi inhabituel. Dans un cours de biologie cellulaire, vous êtes censé apprendre de nombreux aspects factuels de la structure et de la fonction cellulaires, qui s'appliquent très largement à divers types de cellules dans presque tous les organismes. Mais les cours sur l'évolution ne mettent généralement pas l'accent sur les détails factuels de l'évolution de groupes particuliers d'organismes – la quantité d'informations serait incroyablement écrasante. Il y a certainement des faits importants – par exemple, vous devriez apprendre les extinctions massives et d'autres événements majeurs dans l'histoire de la vie. Mais pour l'essentiel, votre professeur mettra probablement l'accent sur (1) les *principes généraux* de l'évolution, en particulier les *processus de changements évolutifs* qui s'appliquent à la plupart ou à l'ensemble des organismes ; (2) *la manière dont nous pouvons apprendre ce qui s'est passé dans le passé évolutif* ; et (3) les *modèles de changement les plus courants*, ceux qui ont caractérisé de nombreux groupes d'organismes différents.

Par exemple, vous apprendrez que la sélection naturelle est une différence statistique cohérente entre des groupes d'entités reproductrices (comme les grands et les petits individus d'une espèce) quant au nombre de descendants qu'ils ont. En comprenant comment un caractère peut affecter la survie ou la reproduction, nous pouvons arriver à des généralisations sur la façon dont certains caractères sont susceptibles d'évoluer. Par exemple, un caractère serait susceptible d'évoluer s'il rendait les mâles plus attirants pour les femelles, de sorte qu'ils auraient plus de descendants. Mais l'évolution par sélection naturelle explique tout aussi bien pourquoi environ la moitié du génome humain est constituée de séquences d'ADN répétées qui n'apportent rien à l'organisme humain. (La raison en est que toute séquence d'ADN qui peut faire plus de copies d'elle-même augmentera automatiquement plus qu'une séquence qui fait moins de copies. C'est l'essence même de la sélection naturelle.) Le concept abstrait de sélection naturelle a donc un large éventail d'applications et d'implications, qui constitueront une large partie de ce que vous apprendrez sur l'évolution. Vous apprendrez les processus de base de la sélection naturelle (Chapitre 5), comment elle est susceptible d'expliquer certaines caractéristiques d'un sexe ou des deux (Chapitre 12) et comment elle affecte la taille et la structure des génomes, qu'il s'agisse de bactéries, de plantes ou de mammifères (Chapitre 10). (Vous pourriez trouver un parallèle dans la biologie cellulaire, par exemple : certains traits caractérisent toutes les cellules ; d'autres traits, comme les cellules nerveuses, sont spécifiques aux animaux tandis que d'autres encore, comme les cellules stomatiques, sont spécifiques aux plantes ; et il y a encore d'autres propriétés qui sont spécifiques à chaque type de cellule).

Il est important d'apprendre comment les hypothèses évolutionnistes ont été testées, en d'autres termes, *comment nous pouvons obtenir des preuves pour (ou contre) les histoires et les causes postulées du changement évolutif*. Par exemple, si vous émettez l'hypothèse que les longues plumes de la queue des mâles d'une espèce d'oiseau ont évolué pour que ces mâles attirent plus de femelles et ont plus de descendants, vous pouvez prédire que si vous allongez les plumes de la queue des mâles, ils réussiront à s'accoupler avec plus de femelles. Au Chapitre 12, nous décrivons comment cette expérience a été réalisée avec des euplectes à longue queue, avec exactement ce résultat. Votre professeur ne vous demandera probablement pas de vous souvenir

des euplectes à longue queue, mais il s'attendra peut-être à ce que vous soyez capable de concevoir un test de sélection sexuelle chez les grillons ou les poissons (compte tenu de ce que vous devez savoir sur les espèces). Tout au long de cet ouvrage, nous développons une idée ou une hypothèse de manière théorique, puis nous présentons un ou deux exemples d'études empiriques (c'est-à-dire du monde réel) réalisées par des biologistes, qui fournissent des preuves à l'appui de cette idée. *Comprendre les idées théoriques, et comment et pourquoi les études empiriques les étayent, sont les clés de l'apprentissage de la biologie évolutive.*

C'est aussi la clé pour comprendre le fonctionnement de la science. La science ne se contente pas d'accumuler des faits. Les scientifiques tentent de développer des principes généraux qui expliquent le fonctionnement des phénomènes naturels. Souvent, plusieurs explications sont possibles. La communauté des scientifiques d'un même domaine développe une compréhension plus complète en élaborant des hypothèses alternatives et en réfléchissant au type de données qui soutiendraient l'une d'elles tout en réfutant l'autre. Il y a un fourmillement d'idées, issues d'une compétition entre scientifiques, qui permettent de se rapprocher de la réalité. Nous ne pouvons pas prouver qu'une hypothèse scientifique est absolument vraie, mais nous pouvons espérer une fiabilité très élevée – et aucune autre méthode de connaissance ne peut se montrer aussi proche. Nous pouvons être certains que l'ADN est la base de l'hérédité, que la consommation humaine de combustibles fossiles est à l'origine du changement climatique mondial et que l'Homme a évolué à partir du même ancêtre que tous les autres animaux – et provient également d'un ancêtre beaucoup plus ancien, commun à tous les êtres vivants que nous connaissons.

Dans tous les domaines scientifiques, l'inconnu dépasse largement le connu. Des milliers d'articles de recherche sur des sujets liés à l'évolution sont publiés chaque année, et nombre d'entre eux soulèvent de nouvelles questions tout en tentant de répondre à d'anciennes. Personne, et surtout pas un scientifique, ne devrait avoir peur de dire « je ne sais pas » ou « je ne suis pas sûr ». Reconnaître les incertitudes ou les lacunes de nos connaissances et de notre compréhension, c'est voir où la recherche peut être justifiée ou où de nouvelles pistes de recherche passionnantes peuvent être ouvertes. Nous espérons que certains lecteurs trouveront que l'évolution est un sujet si riche, si stimulant intellectuellement, si fertile en idées et si profond dans ses implications qu'ils embrasseront une carrière dans ce domaine. Mais tous les lecteurs, nous l'espérons, trouveront dans la biologie évolutive le plaisir de comprendre et l'excitation de trouver à la fois des réponses et de nouvelles questions intrigantes sur le monde vivant, y compris sur nous-mêmes. *Felix, qui potuit rerum cognoscere causas*, écrivait Virgile : heureux celui qui peut connaître les causes des choses.

Encore un message. Vous constaterez que nous citons des études portant sur un grand nombre d'espèces animales, végétales et microbiennes. Cela s'explique en grande partie par le fait que les chercheurs ont étudié diverses espèces pour voir dans quelle mesure un principe évolutif s'applique.

Nous voulons savoir, par exemple, si de nouvelles espèces apparaissent selon les mêmes processus chez les insectes, les poissons et les plantes. De plus, les espèces présentent des caractéristiques diverses qui demandent des explications : pourquoi, par exemple, les jeunes sont-ils pris en charge par les femelles chez certaines espèces, et par les mâles chez d'autres ? Enfin, de nombreux biologistes sont enchantés par la diversité de la vie. Certains biologistes évolutionnistes ont trouvé leur voie dans le domaine en observant les oiseaux, la vie marine ou les plantes (histoire naturelle), d'autres par la biologie moléculaire ou la biologie du développement, d'autres encore par les mathématiques, l'ingénierie ou d'autres voies. Nous, les auteurs, avons choisi la voie naturaliste et avons été séduits par la biologie évolutive, qui nous a permis de comprendre tant de choses sur les différents organismes. De même, quand les étudiants choisissent de suivre un cours sur l'évolution (ou sur de nombreux autres domaines de la biologie et d'autres disciplines), ils le font pour diverses raisons, qu'il s'agisse d'exigences, d'horaires, d'une légère curiosité, d'un intérêt passionné pour les animaux ou les plantes, ou d'une fascination pour les idées et les implications de l'évolution. Vous n'avez pas besoin de vous souvenir des noms et des détails de tous les organismes que nous citons, mais vous (et d'autres lecteurs) admirerez certainement l'exquise diversité des êtres vivants que l'on trouve dans le monde entier.

RÉSUMÉ

- L'évolution est la théorie unificatrice des sciences du vivant. La biologie évolutive vise à découvrir l'histoire de la vie, les causes de la diversité et des caractéristiques des organismes, ainsi que les mécanismes qui sous-tendent les changements évolutifs.
 - L'œuvre majeure de Charles Darwin, *L'Origine des espèces*, publiée en 1859, contient deux hypothèses majeures : premièrement, que tous les organismes descendent, avec des modifications, de formes de vie ancestrales communes ; deuxièmement, que le principal agent de modification est la sélection naturelle [8].
 - L'hypothèse de Darwin selon laquelle toutes les espèces descendent, avec des modifications, d'ancêtres communs est étayée par tant de preuves qu'elle est devenue un fait très bien établi. Sa théorie de la sélection naturelle comme cause principale de l'évolution n'a pas été largement soutenue avant la synthèse de l'évolution qui s'est produite dans les années 1930 et 1940.
 - La biologie évolutive moderne est basée sur la théorie synthétique de l'évolution, qui a réuni les idées de Darwin et la génétique mendélienne. Les principales causes de l'évolution au sein des espèces modifient les fréquences des allèles et, partant, les fréquences des phénotypes que ceux-ci peuvent engendrer.
- Différentes populations d'une même espèce peuvent subir des modifications génétiques indépendantes et, en fin de compte, devenir des espèces différentes. Sur de longues périodes, de nombreux changements légers s'accumulent pour donner lieu à de grandes différences génétiques et phénotypiques entre les espèces, mais aussi entre les espèces actuelles et leurs ancêtres.
- La biologie évolutive apporte d'importantes contributions à d'autres disciplines biologiques et à des préoccupations sociales dans des domaines tels que la médecine, l'agriculture, l'informatique, et aide à notre compréhension de nous-mêmes.
 - Les implications de la théorie de Darwin, qui a révolutionné la pensée occidentale, comprennent l'idée que le changement, plutôt que la stase, est l'ordre naturel ; que les phénomènes biologiques, y compris ceux qui semblent conçus, peuvent être expliqués par des causes purement matérielles plutôt que par une création divine ; et qu'aucune preuve de finalité ou de but ne peut être trouvée dans le monde vivant, si ce n'est dans les actions d'êtres intelligents.
 - Comme d'autres sciences, la biologie évolutive ne peut être utilisée pour justifier des croyances en matière d'éthique ou de morale.

SUGGESTIONS DE LECTURE

Les lectures à la fin de chaque chapitre comprennent des ouvrages majeurs qui fournissent un traitement complet et une entrée dans la littérature professionnelle. Les références citées dans chaque chapitre remplissent également cette fonction-clé.

Le *Princeton Guide to Evolution* [non traduit] (éd. Losos, 2014) est une collection de 107 courts essais rédigés par d'éminents biologistes évolutionnistes qui traitent de tous les sujets majeurs de la biologie évolutionniste et de sa relation avec la société moderne [32].

Personne ne devrait manquer de lire au moins une partie de *L'Origine des espèces* de Darwin, que ce soit dans la première édition (1859) [8] ou dans la sixième édition (1872). Après quelques ajustements à la prose victorienne, vous serez captivé par l'art, les détails, l'exhaustivité et la perspicacité des arguments de Darwin. C'est un livre étonnant.

La *Cambridge Encyclopedia of Darwin and Evolutionary Thought* (Ruse, 2013) [non traduit] est un ensemble d'essais remarquables sur l'histoire de la pensée évolutionniste et sur l'influence de Darwin et de l'évolution sur la

science et d'autres domaines tels que la littérature, la théologie et la philosophie [43].

Parmi les biographies de Darwin, les meilleures sont *Darwin*, de Desmond et Moore (1991) [12], et l'ouvrage en deux volumes de Janet Browne, *Charles Darwin : Voyaging* [non traduit] et *Charles Darwin : The Power of Place* [non traduit] (1995 et 2002) [4, 5]. Une biographie populaire très appréciée est *The Reluctant Mr Darwin : An Intimate Portrait of Charles Darwin and the Making of His Theory of Evolution* [non traduit] de D. Quammen (2006) [40].

Parmi les ouvrages importants sur l'histoire de la biologie de l'évolution, citons P. J. Bowler, *Evolution : The History of an Idea* [non traduit] (1989) [2] ; E. Mayr, *The Growth of Biological Thought : Diversity, Evolution, and Inheritance* [non traduit] (1982) [36] ; et E. Mayr et W. B. Provine (eds.), *The Evolutionary Synthesis : Perspectives on the Unification of Biology* [non traduit] (1980), qui contient des essais d'historiens et de biologistes, y compris certains des principaux contributeurs à la synthèse évolutionniste [37].

Quelques ouvrages traitant des implications philosophiques et pratiques de l'évolution sont D. C. Dennett, *Darwin est-il dangereux ?* (1995) [11]; M. Ruse, *The Philosophy of Human Evolution* [non traduit] (2012) [42]; et N. A. Johnson, *Darwin's Reach : 21st Century Applications of Evolutionary Biology* [non traduit] (2022) [25].

E. C. Scott, dans *Evolution versus Creationism : An Introduction* [non traduit] (2009), décrit les erreurs du créationnisme [44]. Les preuves de l'évolution sont présentées dans deux ouvrages remarquables : *Evolution, les preuves*, de J. A. Coyne (2009) [7], et *Le Plus Grand Spectacle du monde*, de R. Dawkins (2009) [10].

La naissance de Darwin, en 1809, a été marquée en 2009 par de nombreuses célébrations du bicentenaire et par la publication de nombreux ouvrages. L'un d'entre eux est *Evolution Since Darwin : The First 150 Years* [non traduit], édité par M. A. Bell et al. (2010) [1].

Plusieurs excellents sites web proposent de bonnes introductions à l'évolution ; la plupart d'entre eux contiennent

également des informations sur l'enseignement de l'évolution et sur le créationnisme.

Le *National Center for Science Education* (ncse.com) se consacre à la défense de l'enseignement de l'évolution et de la science du climat.

Understanding Evolution (<http://evolution.berkeley.edu>) est un excellent site développé par le musée de paléontologie de l'université de Californie à Berkeley.

Des vidéos remarquables sur l'évolution sont disponibles à l'adresse www.hhmi.org/biointeractive/evolution-collection.

Darwin Online (<http://darwin-online.org.uk>), compilé par John van Wyhe, fournit tous les écrits de Darwin, y compris de nombreuses traductions de *L'Origine des espèces* et de ses autres livres, dans diverses langues. Van Wyhe a également créé *Wallace Online* (<http://wallace-online.org>), un site web similaire sur Alfred Russel Wallace.

PROBLÈMES ET SUJETS DE DISCUSSION

1. Theodosius Dobzhansky a écrit : « Rien en biologie n'a de sens si ce n'est à la lumière de l'évolution ». Que voulait-il dire par là ? Comment l'évolution unifie-t-elle les sciences biologiques ? Quels autres principes pourraient le faire ?
2. Analysez ces vers de Ralph Waldo Emerson : *S'efforçant d'être un Homme, le ver monte à travers tous les degrés de la forme.* Quels sont les concepts pré-darwiniens qu'elle exprime ? Quel défaut y trouverait un darwinien ?
3. Les deux hypothèses révolutionnaires proposées par Darwin dans *L'Origine des espèces* étaient la descendance avec modification et la sélection naturelle comme principal mécanisme de l'évolution. En quoi les idées de Darwin contrastent-elles avec les notions dominantes sur l'origine des espèces à l'époque ?
4. Certains scientifiques ont vigoureusement rejeté les idées de Darwin lors de la publication de *L'Origine des espèces*. Richard Owen (1860) [39], probablement le biologiste le plus respecté d'Angleterre, a écrit (parmi de nombreuses autres objections) : « Toutes les formes organiques reconnues à ce jour sont-elles si différenciées, si complexes, si supérieures à la simplicité primordiale concevable de la forme et de la structure, qu'elles témoignent des effets de la sélection naturelle opérant continuellement depuis des temps immémoriaux ? Incontestablement non. Les êtres vivants les plus nombreux [...] sont précisément ceux qui offrent une telle simplicité de forme et de structure, qui correspond le mieux [...] à ce prototype idéal à partir duquel [...] la vie végétale et animale aurait pu diverger ». Darwin, ou vous-même, que pourriez-vous opposer à la logique d'Owen ?
5. En vous appuyant sur les sources disponibles dans une bonne bibliothèque, discutez de la façon dont la « révolution darwinienne » a affecté l'un des domaines suivants : la philosophie, la littérature, la psychologie ou l'économie.



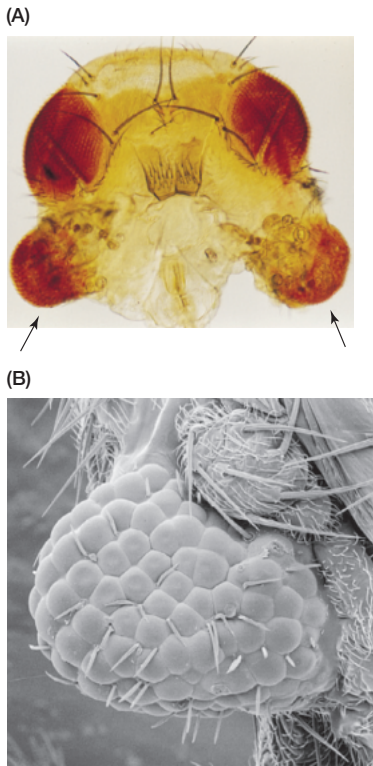


L'arbre de la vie

En 1915, Mildred Hoge, qui étudiait la génétique de la mouche du vinaigre *Drosophila melanogaster*, trouva une mutation qu'elle appela *eyeless* car elle supprimait les yeux de la drosophile ou réduisait leur taille [13]. On en conclut que l'allèle sauvage du gène *Eyeless* doit être important pour le développement de l'œil. Des années plus tard, des mutations similaires ont été trouvées chez la souris et l'Homme, et finalement, il a été mis en évidence que les séquences d'ADN des gènes de mammifères correspondants étaient similaires à celles du gène de drosophile. En 1995, Georg Halder et ses collègues ont publié une expérience étonnante. En insérant une copie supplémentaire de l'allèle sauvage du gène *Eyeless* de drosophile dans une larve de drosophile, ils ont induit le développement d'yeux miniatures supplémentaires, quasi parfaits, sur les ailes, les pattes et ailleurs sur le corps de la drosophile adulte. Mais de manière plus surprenante, les chercheurs ont obtenu exactement le même effet lorsqu'ils ont inséré la version murine du gène. Le gène de souris (maintenant appelé Pax6) a ainsi contrôlé le développement des yeux chez les mouches (FIGURE 2.1). Ultérieurement, le même résultat a été obtenu avec le gène humain.

Halder et ses collègues ont noté que plus de 2 000 gènes différents semblaient contribuer au développement d'un œil de drosophile. L'allèle sauvage du gène *Eyeless* intervient au début d'une cascade de contrôles génétiques : il active d'autres gènes, qui en activent encore d'autres et ainsi de suite, pour

Un mammifère qui pond des œufs. Les mammifères monotrèmes – les échidnés épineux et cet ornithorynque australien (*Ornithorhynchus anatinus*) – représentent l'une des deux branches les plus anciennes de la phylogénie des mammifères. Les monotrèmes pondent des œufs, tandis que tous les autres mammifères donnent naissance à des petits.



Courtesy of W. Gehring and S. Halder

FIGURE 2.1 Preuve d'une similitude génétique profonde entre espèces très éloignées. Des yeux ont été induits à se développer dans des endroits inhabituels chez la mouche du vinaigre en insérant des copies supplémentaires (A) du gène *eyeless* de la mouche ou (B) du gène correspondant de la souris, *Pax6*. La photo (A) montre des yeux supplémentaires sur les pièces buccales de la mouche (indiqués par des flèches). La photo (B) montre un œil induit par l'expression du gène de la souris dans la région de la patte de la mouche. (D'après G. Halder et al. 1995. *Science* 267 : 1788-1792.)

produire toutes les structures de l'œil. Cette expérience montre que, même si les yeux d'insectes et de vertébrés sont radicalement différents dans leur structure et sont produits par des groupes de gènes quelque peu différents, le système qui active ces gènes est très similaire chez les insectes et les vertébrés. Le génome de la drosophile répond au signal du gène *Pax6* de mammifère, comme il le ferait d'un gène équivalent d'insecte. Il s'agit seulement d'un des nombreux systèmes d'interactions génétiques qui sont maintenant connus pour être partagés par les insectes et les vertébrés – et d'ailleurs par tous les animaux.

Une version encore plus radicale de cette idée est que plus d'un tiers des gènes du génome de la Levure (un champignon) ont des ressemblances visibles avec les gènes humains. Dans une expérience, des biologistes ont étudié 414 gènes nécessaires à la survie de la levure et les ont remplacés par les gènes humains équivalents [15]. Près de la moitié des gènes humains testés ont permis à la levure de survivre !

Qu'est-ce qui explique ces résultats étonnants ? Ces organismes partagent des caractéristiques fondamentales car ils – et leur gènes – descendent d'un ancêtre commun, dans un lointain passé. Dans l'ensemble de la biologie et des sciences de la santé, l'ancêtre commun entre les humains et tous les autres êtres vivants est un principe fondamental qui explique d'innombrables faits. L'ancêtre commun explique pourquoi des espèces non-humaines peuvent être utilisées comme modèles dans la recherche biomédicale humaine. La descendance d'un ancêtre commun est l'un des deux principaux thèmes dans *L'origine des espèces* de Darwin [7]. Avec la sélection naturelle, il est l'un des deux grands principes de l'évolution.

2.1 L'arbre de la vie, de Darwin à aujourd'hui

Objectifs d'apprentissage

- Décrire quel aspect de l'évolution est représenté par un arbre phylogénétique.
- Apprendre les relations entre Bactéries, Archée, algues vertes, plantes, champignons et animaux ainsi que l'origine des mitochondries et des chloroplastes.

Quand Darwin raconte son séjour dans les îles Galápagos dans *Le Voyage du Beagle* (1845), il écrit à propos des pinsons (**FIGURE 2.2**) : « En voyant cette gradation et cette variété de structures dans un petit groupe d'oiseaux étroitement liés, on pourrait vraiment penser qu'à partir d'une faible diversité d'oiseaux dans cet archipel, une espèce a été prise et modifiée pour différents objectifs. » Il en est venu à émettre l'hypothèse que les différentes formes de pinsons, notamment, provenaient d'un ancêtre commun, de même que les tortues variées qui habitaient les différentes îles. Mais cette idée, si on la suit, suggérerait que l'ancêtre de ces pinsons descendait lui-même d'un ancêtre plus ancien qui a pu donner naissance à encore d'autres descendants – les pinsons d'Amérique du Sud par exemple. En 1937, un an après le retour de son voyage, Darwin a esquissé un diagramme ramifié illustrant l'idée de descendance à partir d'ancêtres communs. (**FIGURE 2.3**). Au moment où il publia *L'origine des espèces* (1859) [7], il put écrire, « Je ne doute pas que la théorie de la descendance avec modifications concerne tous les membres de la même classe ». En élargissant cette idée, il a poursuivi : « L'analogie me pousserait un peu plus loin, c'est-à-dire à croire que tous les animaux et plantes descendent d'un seul et même prototype. » Et enfin, dans l'une des pensées les plus audacieuses que quiconque ait jamais eues : « j'en conclurais par analogie que probablement toutes les formes de vie qui ont existé sur cette Terre descendent d'une forme de vie primordiale. » Associant son premier croquis à une grande métaphore, Darwin propose que toutes les espèces, actuelles et passées, forment une grande « Arbre de la Vie » ou **arbre phylogénétique**. Des rameaux étroitement voisins représentent des espèces vivantes dérivées seulement récemment de leurs **ancêtres communs** (ancêtres partagés).

Des ramifications sur des branches plus éloignées représentent des espèces dérivées d'ancêtres communs plus anciens. Pour les lecteurs qui apprécient Dickens et les autres auteurs victoriens, nous offrons la métaphore de Darwin, dans sa partie la plus poétique :

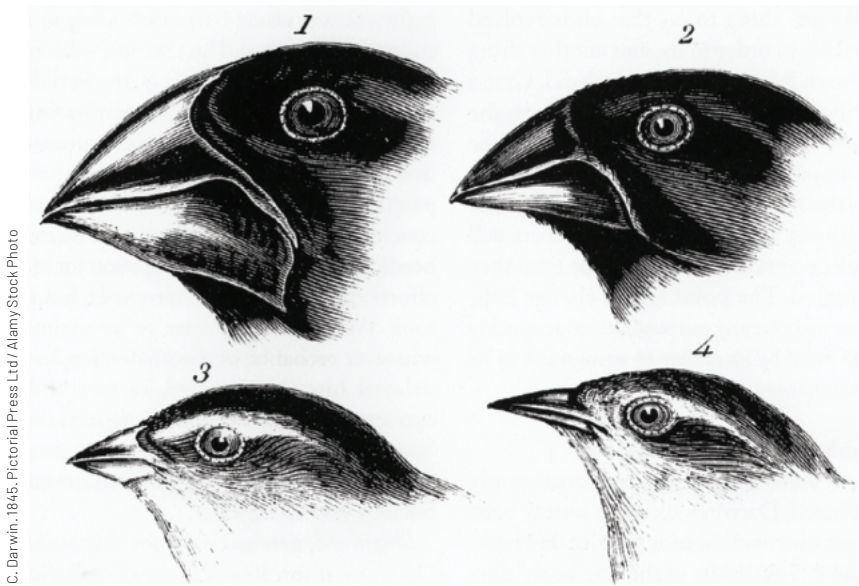


FIGURE 2.2 Quatre espèces de pinsons des îles Galápagos, dessinées d'après les spécimens de Darwin.

Les becs sont adaptés en fonction des différences de régime alimentaire de chaque espèce. Le pinson chanteur (4) se nourrit principalement d'insectes; les trois espèces de pinsons terrestres (*Geospiza*, 1-3) se nourrissent surtout de graines de tailles différentes; le grand bec de *G. magnirostris* (1) est utilisé pour casser des graines grandes et dures. Ces espèces sont aujourd'hui communément appelées les « pinsons de Darwin ».

Les affinités de tous les êtres vivants d'une même classe ont parfois été représentées par un grand arbre. Je crois que cette représentation dit largement la vérité. Les jeunes pousses vertes représenteraient les espèces actuelles; et celles produites au cours des années précédentes indiqueraient la longue succession des espèces éteintes. À chaque période de croissance, les jeunes pousses en développement ont cherché à se ramifier de tous côtés et à dépasser et tuer les pousses et branches voisines, de la même manière que des espèces et des groupes d'espèces ont de tout temps dominé d'autres espèces dans la grande bataille pour la vie. Les branches principales divisées en grosses branches et ces dernières divisées en branches de plus en plus fines, étaient elles-mêmes autrefois, quand l'arbre était jeune, de jeunes pousses et cette relation entre les pousses anciennes et actuelles permise par la ramification des branches doit bien représenter la classification de toutes les espèces actuelles et passées dans des groupes subordonnés à d'autres groupes. Parmi les nombreuses pousses qui prospéraient quand l'arbre n'était qu'un simple buisson, seules deux ou trois se sont maintenant développées en branches principales, ont survécu et portent les autres branches. Il en va de même pour les espèces qui ont vécu durant de longues périodes géologiques passées. Peu ont laissé de descendants vivants et modifiés. Depuis la toute première croissance de l'arbre, de nombreuses branches et pousses sont mortes et sont tombées; et ces rameaux tombés, de différentes tailles, doivent représenter ces ordres entiers, familles ou genres, qui maintenant n'ont plus de représentants vivants et qui nous sont connus uniquement à l'état de fossile. Comme nous voyons, çà et là, une fine branche traînante jaillir d'une fourche basse dans un arbre et qui par chance a été favorisée et est encore en vie à son sommet, nous voyons parfois un animal comme l'Ornithorynque ou le *Lepidosiren*,¹ qui à un degré moindre, connecte par ses affinités deux larges branches de l'arbre de la Vie et qui a apparemment été sauvé de la compétition fatale en habitant un endroit protégé. Comme les bourgeons donnent naissance à de jeunes pousses et que celles-ci, si elles sont vigoureuses, se ramifient et recouvrent de tous côtés une branche plus faible, je crois qu'à travers les générations, cela a été le cas pour le grand Arbre de la Vie qui remplit avec ses branches mortes et cassées, l'écorce de la Terre et couvre la surface avec des ramifications toujours plus étendues et magnifiques.

Aujourd'hui, les biologistes s'accordent pour dire que Darwin avait raison : tous les organismes que nous connaissons descendent d'un unique ancêtre qui a vécu entre 4 et 3,7 milliards d'années. Et grâce aux recherches de centaines de biologistes, nous pouvons dresser un tableau de plus en plus complet de l'histoire par laquelle des millions d'espèces vivantes, ainsi qu'un grand nombre d'espèces éteintes, ont évolué

1. *Ornithorhynchus*, l'ornithorynque (platypus à bec de canard), est un mammifère primitif qui pond des œufs. *Lepidosiren* est un genre de poissons pulmonés vivants, un groupe étroitement apparenté à l'ancêtre des vertébrés tétrapodes (à quatre membres) et connu grâce à d'anciens fossiles.

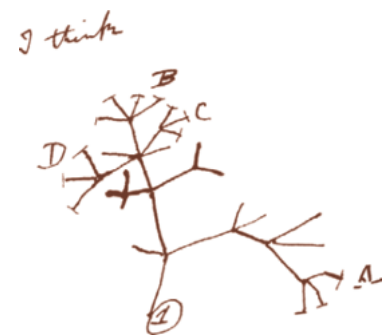


FIGURE 2.3 Premier schéma spéculatif de Darwin concernant un arbre phylogénétique, dans un carnet de notes de 1837.

Le chiffre 1 représente l'ancêtre des groupes A à D.

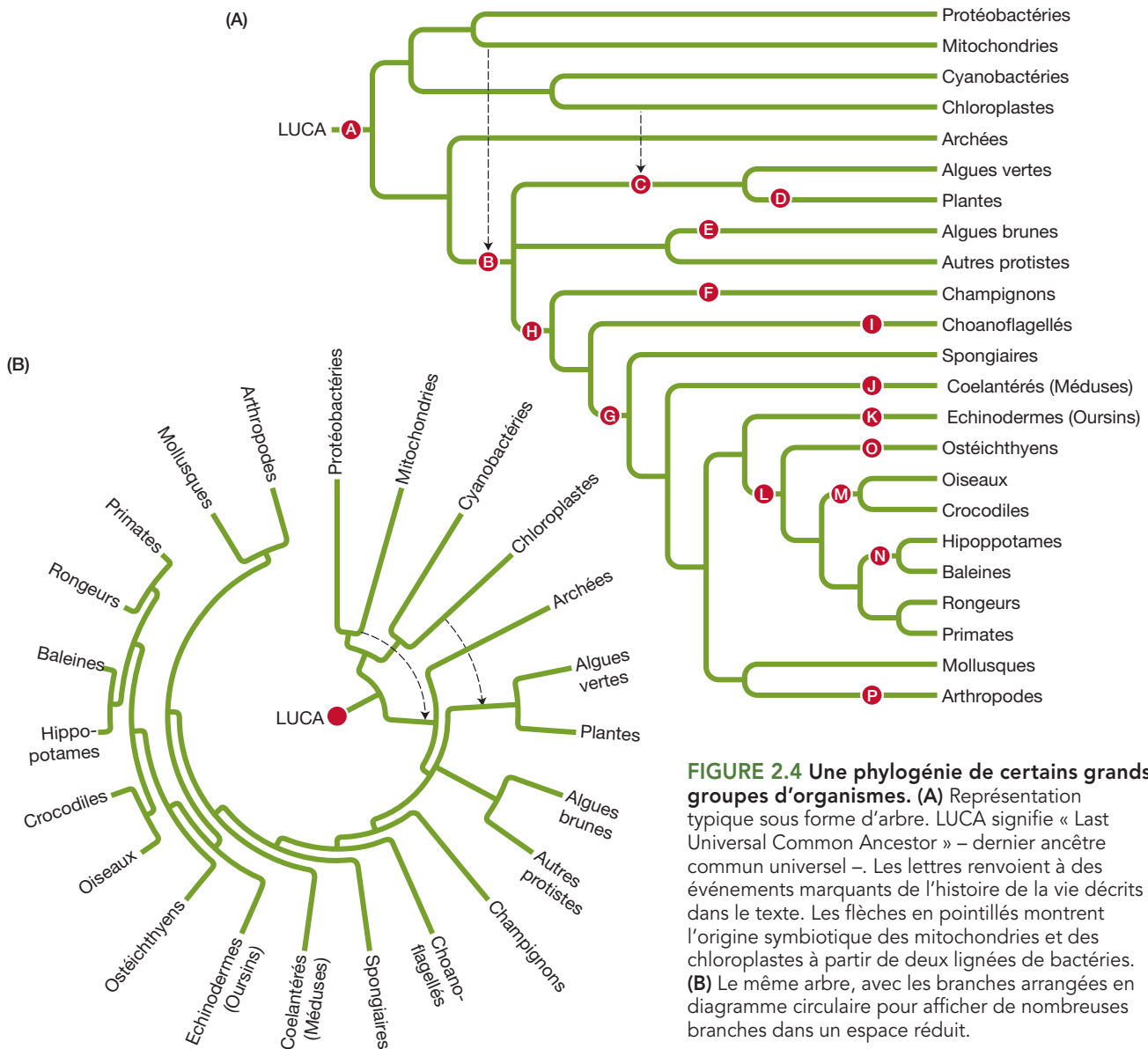


FIGURE 2.4 Une phylogénie de certains grands groupes d'organismes. (A) Représentation typique sous forme d'arbre. LUCA signifie « Last Universal Common Ancestor » – dernier ancêtre commun universel –. Les lettres renvoient à des événements marquants de l'histoire de la vie décrits dans le texte. Les flèches en pointillés montrent l'origine symbiotique des mitochondries et des chloroplastes à partir de deux lignées de bactéries. (B) Le même arbre, avec les branches arrangées en diagramme circulaire pour afficher de nombreuses branches dans un espace réduit.

à partir d'ancêtres communs. Nous reviendrons sur cette histoire incroyable dans le Chapitre 17, mais nous précisons ici quelques points dans la **FIGURE 2.4**. Les premiers organismes cellulaires que nous connaissons étaient des procaryotes qui ont évolué en deux grands groupes (A dans la Figure 2.4), les Bactéries et les Archées. Les eucaryotes ont évolué à partir d'une association symbiotique (B) entre une archée et une bactérie, une évolution qui a conduit à la formation des mitochondries. Ainsi, les mitochondries dans chacune de nos cellules sont plus étroitement liées aux bactéries *E. coli* qu'aux noyaux des mêmes cellules! Les premiers eucaryotes ont évolué en lignées diverses. L'une d'elles a constitué les algues vertes, qui ont acquis des cyanobactéries photosynthétiques symbiotiques, évoluant en chloroplastes (C). Les algues vertes ont donné naissance aux vraies plantes (D).

Fait remarquable, les formes complexes de vie multicellulaire ont évolué à plusieurs reprises. Parmi ces groupes, figurent les plantes, les algues brunes (E), certains champignons (F) et les animaux (G). Les champignons et les animaux proviennent d'un seul ancêtre (H), ce qui signifie que nous sommes plus étroitement liés aux champignons qu'aux plantes. Les plus proches parents des animaux sont les choanoflagellés unicellulaires (I), qui ressemblent beaucoup à certaines cellules des éponges (voir Figure 17.8).

Plusieurs groupes d'animaux n'ont pas de tête. Certains, comme les méduses, n'en ont jamais eu dans leur passé évolutif (J). D'autres en avaient une mais l'ont ensuite perdue. Les échinodermes, comme les étoiles de mer, ont évolué en une

symétrie radiale à partir d'ancêtres qui étaient bilatéralement symétriques et, ce faisant, sont devenus sans tête (K).

Dans cet arbre, les vertébrés (L) ont le plus fort degré de parenté avec les échinodermes (K). Parmi les vertébrés tétrapodes (à quatre membres), des recherches utilisant des fossiles, l'anatomie comparée et l'ADN ont révélé des relations surprenantes. Les oiseaux sont plus étroitement liés aux crocodiles qu'à tout autre animal vivant (M). Les primates – y compris les humains – sont plus proches des rongeurs que de la plupart des autres ordres de mammifères. Les baleines sont clairement des mammifères plutôt que des poissons, et il se trouve qu'elles sont liées aux hippopotames (N). La diversité des espèces au sein des différents groupes est extrêmement inégale. Avec environ 33 000 espèces, les poissons osseux (O) constituent le groupe de vertébrés le plus diversifié. Tous les autres vertébrés réunis totalisent environ 30 000 espèces connues. Mais le prix de la diversité revient à un ordre d'insectes, les coléoptères : il y a environ 350 000 espèces connues de scarabées (P). Parmi les familles de plantes à fleurs (Angiospermes), les tournesols (23 000 espèces) et les orchidées (19 500 espèces) sont incroyablement diversifiés. À l'autre extrémité du spectre de la diversité, la lignée la plus ancienne de toutes les Angiospermes vivantes ne compte qu'une seule espèce actuelle, *Amborella trichopoda*, qui ne survit que dans les forêts tropicales isolées de l'île de Nouvelle-Calédonie dans le Pacifique Sud. (Remarquez qu'ici et ailleurs, nous utilisons les termes ordre, famille et autres termes de la taxonomie, la classification des organismes. L'ENCADRÉ 2.1 passe en revue certains aspects importants de la classification.)

ENCADRÉ 2.1

Classification, pratique de la taxonomie et nomenclature

Le schéma de classification utilisé aujourd'hui a été développé par le botaniste suédois Carl Linné (1707-1778). Linné a introduit la **nomenclature binominale**, un système de noms à deux parties, composé d'un nom de genre et d'un épithète spécifique (comme *Homo sapiens*). Les noms sont en latin, la langue de la majorité des discours savants au XVIII^e siècle. Linné a proposé un système de regroupement des espèces dans une classification hiérarchique, avec des groupes emboîtés dans des groupes plus larges (comme les genres emboîtés dans les familles). Les niveaux de classification – tels que règne, embranchement, classe, ordre, famille, genre et espèce – sont appelés **catégories taxonomiques**, tandis qu'un groupe particulier d'organismes assigné à l'un de ces niveaux est un **taxon**. Les **taxons supérieurs** sont ceux situés au-dessus du niveau des espèces. Ainsi, l'espèce du macaque rhésus (*Macaca mulatta*) est placée dans le genre *Macaca*, dans la famille des Cercopithecidae ; *Macaca* et Cercopithecidae sont des taxons supérieurs qui illustrent respectivement les catégories taxonomiques de genre et de famille. Plusieurs catégories taxonomiques intermédiaires, comme la superfamille et la sous-espèce, sont parfois utilisées en plus des catégories plus familières et universelles.

Pour garantir que les noms sont standardisés, la taxonomie a développé des règles de procédure. Par exemple, puisque les noms sont en latin, et que les noms latins ont un genre (comme dans la plupart des langues européennes), le nom du genre et l'épithète spécifique doivent s'accorder en genre : *Rattus norvegicus*, et non *Rattus norvegica*, pour le rat brun. (Les noms masculins se terminent souvent en -us, les noms féminins en -a,

et les noms neutres en -um.) Aucune espèce animale ou végétale ne peut porter le même nom. Le nom valide d'un taxon est le nom le plus ancien disponible qui lui a été attribué. Il arrive parfois que deux auteurs décrivent indépendamment la même espèce sous des noms différents ; dans ce cas, le nom valide est le plus ancien. Parfois, deux ou plusieurs espèces ont été confondues sous un même nom ; dans ce cas, le nom est appliqué aux espèces que l'auteur a décrites. Pour éviter toute ambiguïté, il est de pratique courante pour l'auteur de désigner un spécimen unique (le *spécimen type*, ou *holotype*) comme « porteur du nom » afin que les chercheurs ultérieurs puissent déterminer laquelle des espèces similaires porte légitimement ce nom. L'holotype, habituellement accompagné d'autres spécimens (*paratypes*) qui montrent la gamme de variation, est déposé et soigneusement conservé dans un musée ou un herbier.

Les règles de dénomination des taxons supérieurs ne sont pas aussi strictes que celles des espèces et des genres. Les noms des sous-familles, familles et parfois ordres sont formés à partir du nom du genre type (le premier genre décrit). Les noms de famille des plantes se terminent en -aceae. En zoologie, les noms de sous-familles se terminent en -inae et les noms de familles en -idae. Ainsi, *Columba* (latin pour « pigeon »), le genre du pigeon commun, est le genre type de la famille Columbidae et de la sous-famille Columbinae ; *Rosa* (rose) est le genre type de la famille Rosaceae. Les noms des genres et des espèces sont toujours en italique ; les taxons au-dessus du genre ne sont pas en italique, mais sont toujours écrits avec une majuscule.

Ce ne sont que quelques aperçus fascinants de l'histoire de la vie que les études phylogénétiques ont révélés. Nous devons cependant nous demander comment les relations entre différentes espèces peuvent être déterminées, comment les événements de l'histoire évolutive, tels que la perte de la tête chez les échinodermes, peuvent être déduits de ces relations, et ce que nous pouvons apprendre d'autre des études phylogénétiques. Ce chapitre et le chapitre 16 explorent ces questions.

2.2 Arbres phylogénétiques

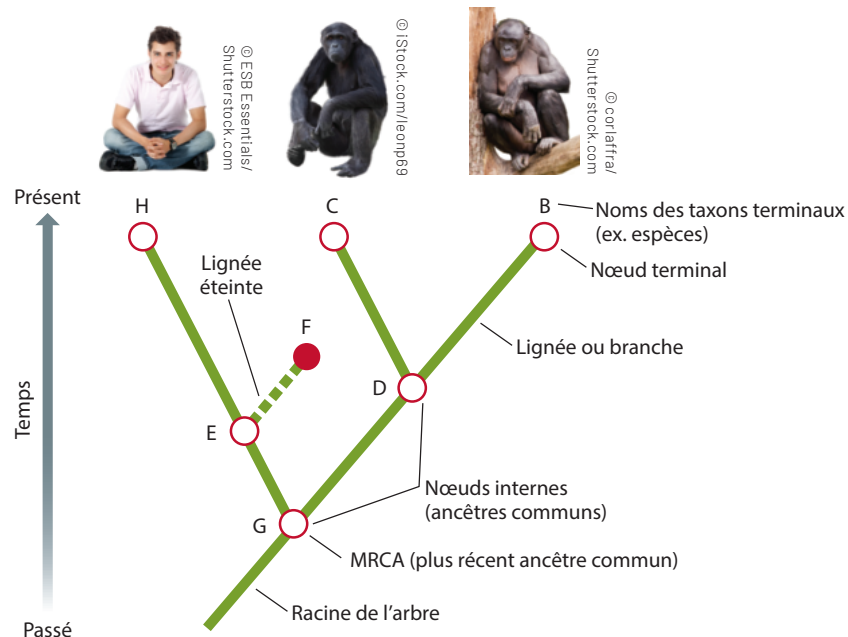
Objectifs d'apprentissage

- Apprendre la terminologie utilisée pour discuter des arbres phylogénétiques
- Expliquer quelles informations sont transmises par la phylogénie et ce qui ne l'est pas

Il existe trois processus majeurs dans l'évolution d'un **taxon supérieur**, qui est un groupe d'organismes situé au-dessus du niveau de l'espèce (genre, famille, ordre). Ces processus incluent l'**anagenèse**, qui est le changement progressif des caractéristiques au sein d'une seule lignée (espèce), et la **cladogenèse**, ou la ramification d'une lignée en deux ou plusieurs lignées descendantes. De plus, l'**extinction** affecte la diversité d'un taxon supérieur. Après la cladogenèse, l'anagenèse dans chacune des lignées descendantes les fait devenir de plus en plus différentes les unes des autres (**divergence**, ou **évolution divergente**). Une **phylogénie** est l'histoire des événements cladogénétiques par lesquels des espèces ou d'autres taxons sont apparus successivement à partir d'ancêtres communs. Le diagramme arborescent qui représente cette histoire est appelé **arbre phylogénétique** (FIGURE 2.5). D'autres types d'événements évolutifs sont parfois également représentés dans de tels diagrammes, tels que l'extinction (par exemple, le taxon F dans la figure 2.5) et la réticulation, qui se produit lorsque deux lignées fusionnent ou forment un descendant hybride, donnant à l'arbre une structure en réseau. Nous nous concentrerons ici sur les arbres à branches.

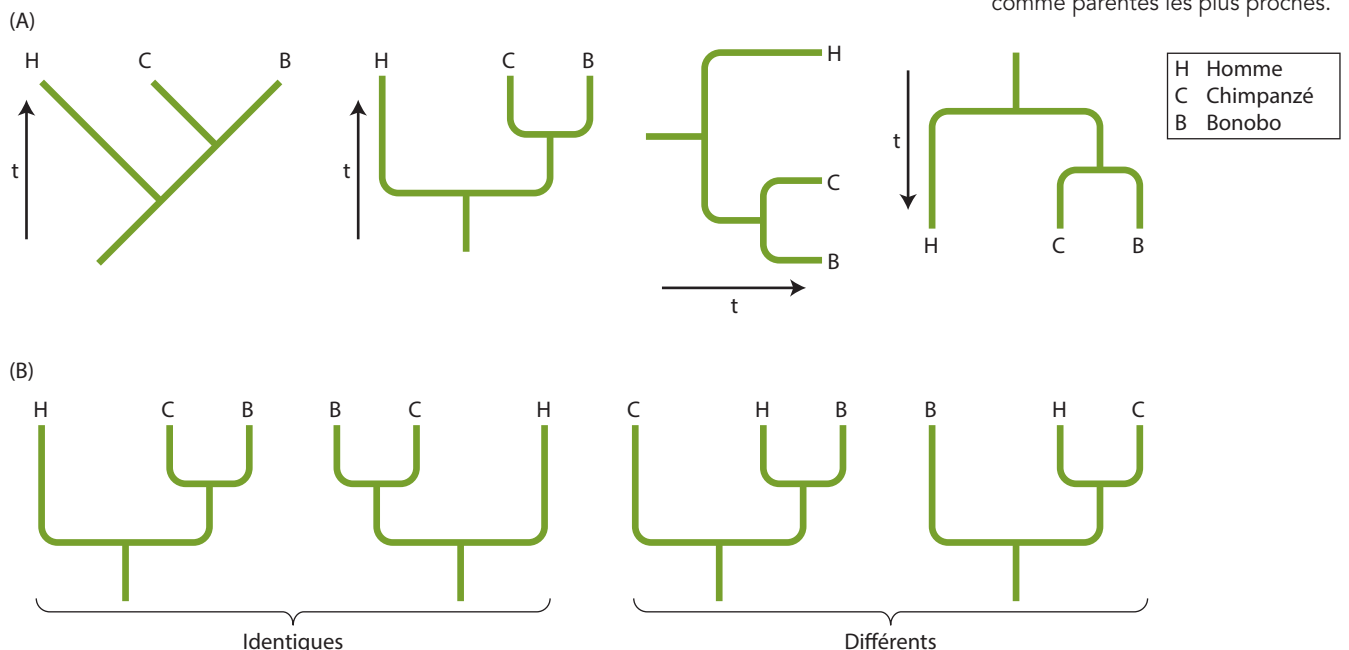
L'arbre phylogénétique de la figure 2.5 montre trois espèces vivantes : l'humain (H), le chimpanzé (C) et le bonobo (B). (Un arbre similaire pourrait également représenter trois taxons supérieurs, tels que les lézards [A], les crocodiles [B], et les oiseaux [C].) Chaque segment dans l'arbre est une **lignée**, ou **branche**, qui peut se diviser à un

FIGURE 2.5 Arbre phylogénétique de trois taxons : Homme (H), chimpanzé (C) et bonobo (B), illustrant des termes phylogénétiques clés. L'échelle de temps dans la plupart des arbres phylogénétiques est relative, mais l'arbre implique toujours le passage du temps depuis la racine de l'arbre jusqu'à l'extrémité des branches.



point de branchement interne ou **nœud** (tel que D), représentant la formation de deux lignées descendantes (C et B) par spéciation à partir de leur ancêtre commun. Tous les descendants d'un ancêtre forment un clade (également appelé *groupe monophylétique*) ; ainsi C et B forment un clade qui est « imbriqué » dans le plus grand clade H + C + B. Deux clades issus d'un même ancêtre commun sont appelés groupes-frères. (Ici, parce que C et B sont des espèces, on les appelle des espèces-sœurs.) L'arbre de la figure 2.5 représente les *relations généalogiques* entre les taxons, signifiant l'ordre temporel de ramification par lequel ils ont pris naissance à partir d'un ancêtre commun (G dans ce cas). La lignée qui mène au plus récent ancêtre commun (« MRCA » pour Most Recent Common Ancestor) de toutes les espèces dans la phylogénie est appelé la racine de l'arbre. Ainsi, un arbre a une échelle de temps implicite du passé (à la racine) vers le temps plus récent (par exemple, le présent). Cette échelle de temps (qui est souvent omise dans les arbres phylogénétiques) est souvent relative, impliquant seulement l'ordre de ramification : il dit simplement que le long de n'importe quel chemin de la racine à une extrémité, les nœuds qui sont plus près de la racine sont plus vieux que ceux qui sont plus proches des extrémités. Dans certains cas, cependant, on utilise une échelle de temps absolue, et les points de ramification sont positionnés pour correspondre aux dates auxquelles les événements de ramification sont supposés avoir eu lieu. Comme nous le verrons, les arbres phylogénétiques peuvent fournir des informations non seulement sur les relations entre les espèces et leur temps de divergence, mais aussi sur les changements évolutifs des caractéristiques phénotypiques et génétiques et des distributions géographiques. L'ordre de ramification dans un arbre phylogénétique définit quelles espèces sont les plus étroitement apparentées et celles qui sont les plus éloignées. Deux espèces sont plus étroitement apparentées entre elles qu'à une troisième si elles sont dérivées d'un ancêtre commun plus récent. Par analogie, deux frères et sœurs sont plus étroitement liés qu'ils ne le sont à un cousin parce qu'ils partagent des ancêtres communs plus récents (leur parents) entre eux qu'avec leur cousin (grand-parent). Un arbre phylogénétique peut être dessiné de plusieurs manières équivalentes. Les nœuds peuvent être angulaires ou rectangulaires (FIGURE 2.6A) et avec le temps qui s'écoule vers le haut, vers le bas ou latéralement. Les deux arbres de la FIGURE 2.6B montrent que les clades provenant d'un point de ramification peuvent être pivotés sans changement de signification du diagramme : les espèces C et B sont les plus proches l'une de l'autre dans les deux cas. Cependant, les deux autres arbres de la figure 2.6B montrent des relations différentes, les lignées les plus proches étant H et B ou H et C. Ces diagrammes montrent que *les relations entre les taxons sont définies par la séquence de branchements, et non par l'ordre linéaire des extrémités de l'arbre*.

FIGURE 2.6 Une phylogénie peut être représentée de plusieurs façons. (A) Ces quatre arbres montrent tous que les espèces C et B sont les plus proches parentes. L'arbre peut être dessiné avec des branches angulaires ou rectangulaires (deux arbres à gauche) et avec des orientations différentes (deux arbres à droite) ; dans tous les cas, le temps s'écoule de la racine vers les extrémités. **(B)** Les deux arbres à gauche sont équivalents : ils montrent tous deux les espèces B et C comme parentes les plus proches. Ils diffèrent des deux autres arbres, à droite, qui montrent différentes paires d'espèces (H et B, ou H et C) comme parentes les plus proches.



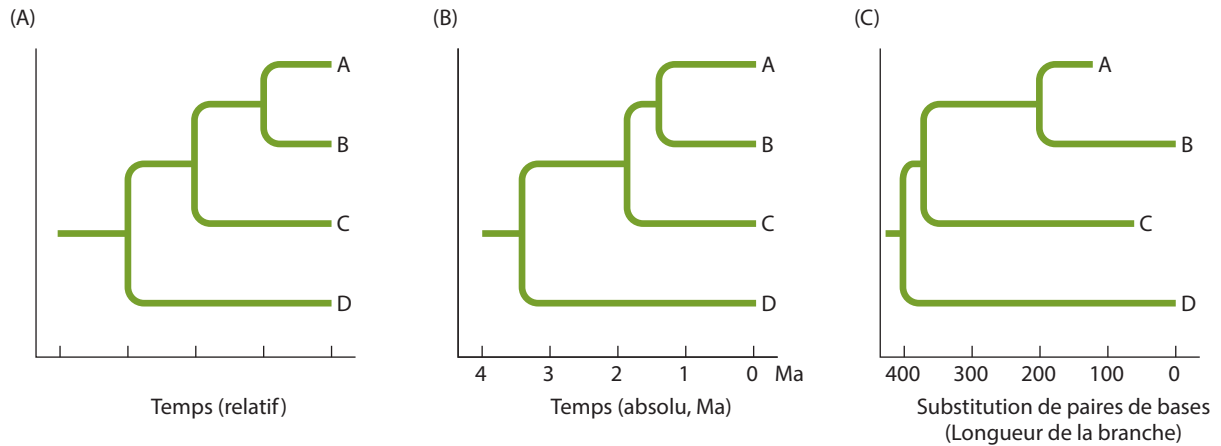
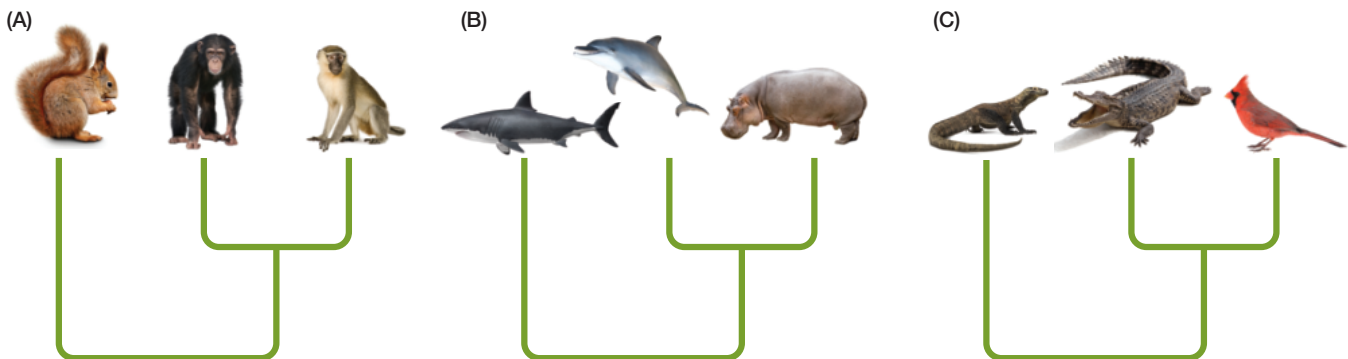


FIGURE 2.7 La longueur des branches d'un arbre phylogénétique peut exprimer différentes informations. (A) En général, l'échelle exprime l'ordre des événements de divergence : les taxons A et B ont divergé plus récemment que la lignée C n'a divergé de leur ancêtre commun. (B) Ici, l'échelle de temps exprime le temps géologique absolu : A et B ont divergé il y a

environ 1,3 million d'années (Ma). (C) Parfois, la longueur des branches représente le nombre de substitutions de paires de bases dans une séquence d'ADN. Remarquez, par exemple, que les taxons A, B et C ont tous exactement le même temps écoulé jusqu'à leur ancêtre commun, mais que plus de substitutions se sont produites chez B que chez C ou (surtout) A.

La longueur des branches dans un arbre phylogénétique peut ou non avoir une signification (**FIGURE 2.7**). Si l'arbre ne montre que l'ordre de ramification, les longueurs relatives des branches n'ont aucune importance. Cependant, si l'arbre est accompagné d'une échelle temporelle absolue, les positions des points de ramification indiquent quand ces événements de ramification ont eu lieu. Dans certaines phylogénies, la longueur d'une branche indique le nombre de changements évolutifs (par exemple, des substitutions de nucléotides dans l'ADN) qui ont eu lieu sur cette branche.

Le degré de parenté n'est pas la même chose que la ressemblance. Une personne peut ressembler davantage à son cousin qu'à sa sœur en ce qui concerne la couleur des yeux ou de nombreuses autres caractéristiques, mais elle est tout de même plus étroitement apparentée à sa sœur. De même, deux espèces étroitement apparentées peuvent partager moins de ressemblances qu'une d'entre elles n'en partage avec une espèce plus éloignée (**FIGURE 2.8**). Par exemple, les dauphins sont plus étroitement apparentés aux hippopotames et aux humains qu'ils ne le sont aux requins, même



Rodent, © nelik/Shutterstock.com; Chim, © Eric Isselee/Shutterstock.com; Macaque, © Eric Isselee/Shutterstock.com; Shark, © Triduza Studio/Shutterstock.com; Dolphin, © SiiKA Photo/Shutterstock.com; Hippo, © J. Lekavicius/Shutterstock.com; Lizard, © Eric Isselee/Shutterstock.com; Crocodile, © nattan726/Shutterstock.com; Bird, © Charles Brutlag/Shutterstock.com

FIGURE 2.8 Ressemblance versus parenté. (A) Les chimpanzés et les singes sont plus proches parents l'un de l'autre que des rongeurs, et ils sont également plus semblables entre eux. (B) Les dauphins sont étroitement liés aux hippopotames et à d'autres mammifères, même s'ils ressemblent morphologiquement davantage aux requins. (C) Les crocodiles et les oiseaux partagent un ancêtre commun plus récent entre eux qu'avec les lézards, mais les oiseaux paraissent très différents car ils ont subi plus de changements évolutifs que les crocodiles.

s'ils ressemblent aux requins à certains égards. Les dauphins ont acquis indépendamment au cours de l'évolution des nageoires et une forme de corps adaptée à la natation. Les crocodiles et les lézards se ressemblent morphologiquement plus qu'ils ne ressemblent aux oiseaux, mais les crocodiles sont plus étroitement apparentés aux oiseaux qu'ils ne le sont aux lézards. L'ancêtre commun le plus récent (MRCA) des lézards, des crocodiles et des oiseaux avait certainement une forme corporelle ressemblant à celle des lézards, mais les oiseaux ont accumulé davantage de différences par rapport à cette forme ancestrale que les crocodiles. *Bien que certains aspects de la ressemblance puissent être utilisés comme données pour déterminer les relations entre les espèces, une phylogénie représente la relation (l'ancêtre commun), et non la ressemblance.*

Construire des phylogénies : une introduction

Il peut être difficile de déterminer les relations phylogénétiques, c'est pourquoi les biologistes de l'évolution développent des méthodes de plus en plus sophistiquées. Nous aborderons certaines des difficultés et des méthodes dans le chapitre 16. À ce stade, nous considérons une approche simplifiée afin de transmettre les idées de base.

Notre estimation de la manière dont les taxons sont liés les uns aux autres est basée sur des caractères qui sont **homologues** entre les taxons, tels que les os des membres antérieurs des vertébrés tétrapodes (à quatre membres) (**FIGURE 2.9**). Les caractères sont homologues entre les espèces s'ils ont été hérités d'ancêtres communs. L'homologie décrit non seulement les caractéristiques morphologiques et d'autres traits phénotypiques, mais aussi les séquences d'ADN. Par exemple, la séquence du gène de l'hémoglobine peut être comparée chez toutes les espèces de mammifères, car elles l'ont héritée de leur ancêtre commun.

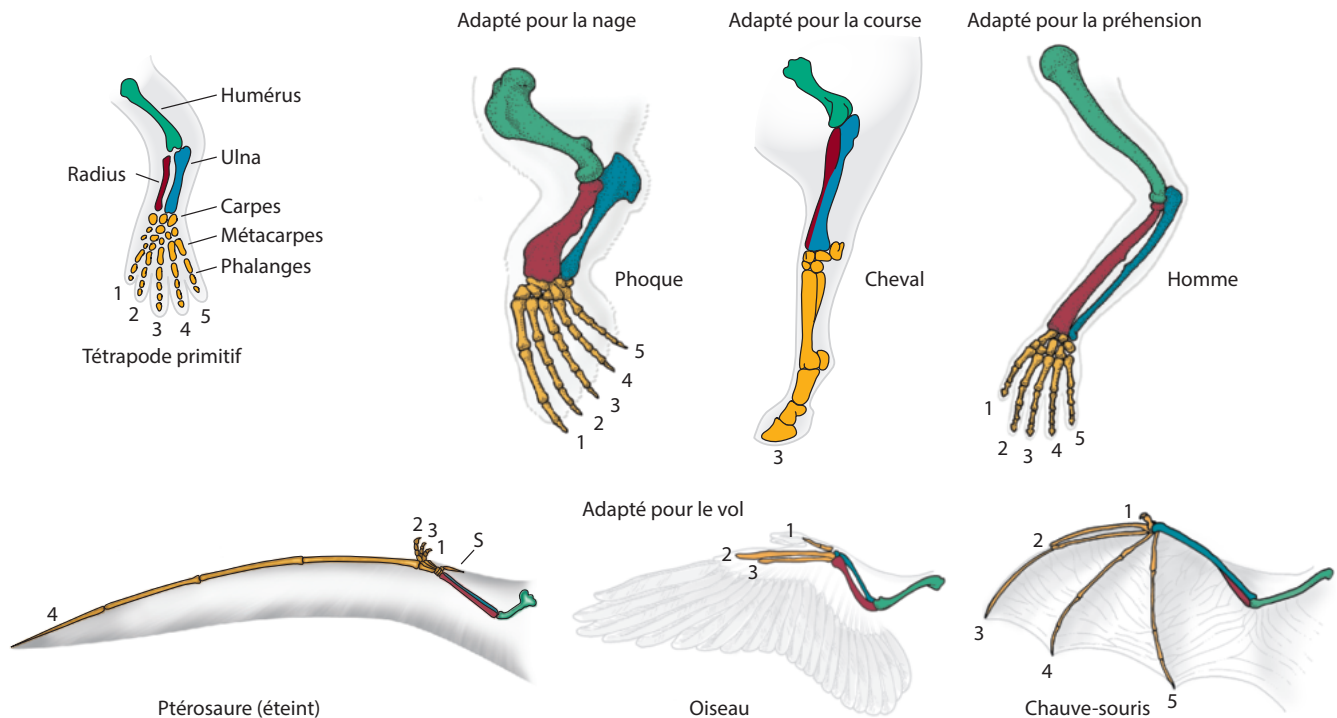
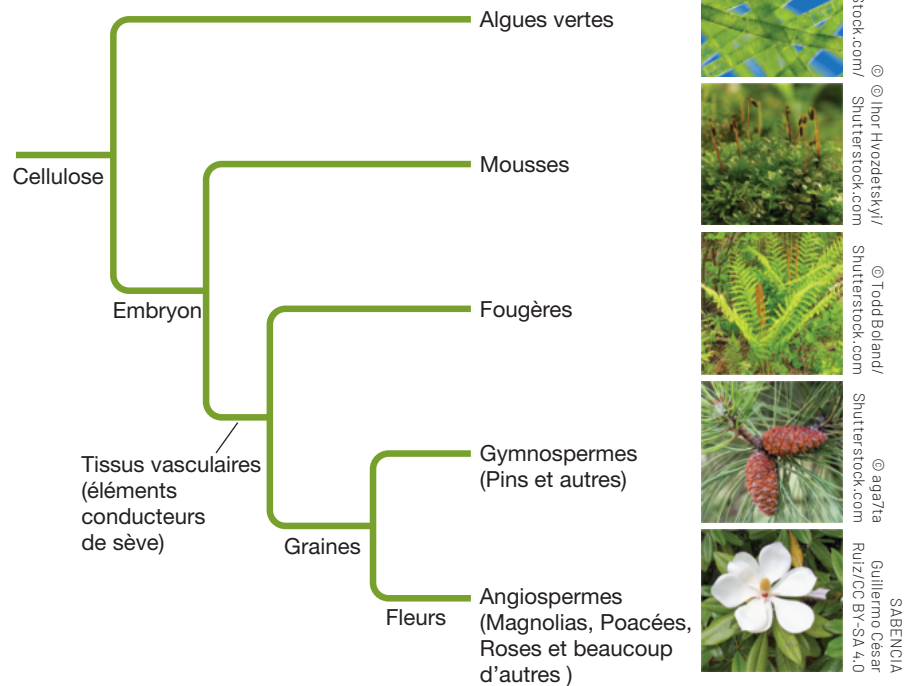


FIGURE 2.9 Squelettes des membres antérieurs de certains vertébrés tétrapodes, montrant des os homologues, c'est-à-dire dérivés au cours de l'évolution des os présents chez l'ancêtre commun des tétrapodes. Par rapport au « plan de base », comme observé chez les premiers tétrapodes, certains os ont été perdus ou fusionnés (par exemple, chez le cheval et l'oiseau) ou modifiés en taille et en forme. Des adaptations pour la nage se sont mises en

place chez le phoque, pour la course chez le cheval, pour la préhension chez l'humain et pour le vol chez l'oiseau, la chauve-souris et le ptérosaure. Tous les os illustrés sont homologues parmi ces organismes, sauf pour l'os sésamoïde (S) chez le ptérosaure; cet os a une origine de développement différente du reste du squelette du membre. (D'après D. J. Futuyma, 1995. *Science on Trial : The Case for Evolution*. Sunderland, MA : Oxford University Press/Sinauer.)

FIGURE 2.10 Relations phylogénétiques entre quelques grands groupes de plantes. Chaque clade (à droite) est déterminé par une ou deux caractéristiques morphologiques dérivées (à gauche) qui définissent des groupes monophylétiques. Les gymnospermes et les angiospermes (plantes à fleurs) sont regroupées sous le nom de plantes à graines, et ces groupes, avec les fougères (et certains autres groupes non montrés ici), forment les plantes vasculaires.



Dans certains cas, les fossiles fournissent des informations très importantes sur l'histoire évolutive d'un groupe, y compris les relations entre ses membres (voir le chapitre 16). Mais de nombreux groupes d'organismes n'ont laissé aucun enregistrement fossile, et même dans les meilleurs cas, le registre fossile est incomplet. Nous allons donc nous concentrer principalement sur la manière de construire des phylogénies à partir de données sur les organismes vivants. Chaque caractéristique d'un organisme (par exemple, le nombre d'orteils sur un membre postérieur) est appelée **caractère**, et peut avoir différents **états de caractère** (par exemple, cinq orteils chez les humains, trois chez les rhinocéros, un chez les chevaux). Tous les types de caractères phénotypiques ont été utilisés, en particulier les caractéristiques morphologiques (**FIGURE 2.10**). Les phylogénies des taxons fossilisés éteints sont généralement basées sur des traits morphologiques.

L'étude phylogénétique des organismes vivants a été révolutionnée par le séquençage de l'ADN, qui révèle des variations à des milliers, voire des millions de positions de paires de bases dans des séquences d'ADN homologues. Chaque position (« site ») sur un brin de la double hélice représente un caractère, et l'identité de sa base nucléotidique (A, T, C ou G) représente un état de caractère. Les états de caractères homologues communs à plusieurs espèces constituent une preuve d'une origine commune, à condition qu'ils soient apparus une seule fois au cours de l'évolution. En utilisant les données de séquences d'ADN, nous commencerons notre explication par un exemple théorique montrant comment les phylogénies sont construites. Supposons que nous voulions trouver les relations évolutives entre trois espèces d'écureuils du genre *Sciurus*. Nous avons séquencé une partie du gène de l'hémoglobine d'un individu de chacune des quatre espèces : l'écureuil gris de l'Est (*Sciurus carolinensis*), l'écureuil gris de l'Ouest (*S. griseus*), l'écureuil fauve (*S. niger*) et le spermophile (*Spermophilus citellus*) (**FIGURE 2.11A**). Les extraits de séquence homologues du gène de l'hémoglobine sont montrés dans la **FIGURE 2.11B**.

Le spermophile sert d'**extra-groupe**. C'est un taxon dont nous sommes assez sûrs (sur la base de preuves antérieures) qu'il est plus éloigné des trois espèces d'intérêt qu'elles ne le sont entre elles. Ces trois espèces constituent le **groupe interne**. La distinction extra-groupe/groupe interne nous donne immédiatement un cadre de base pour l'arbre phylogénétique : l'extra-groupe et le groupe interne forment deux branches à partir de la racine de l'arbre. Compte tenu de ce cadre, il existe trois arbres évolutifs possibles pour ces espèces (**FIGURE 2.11C**).

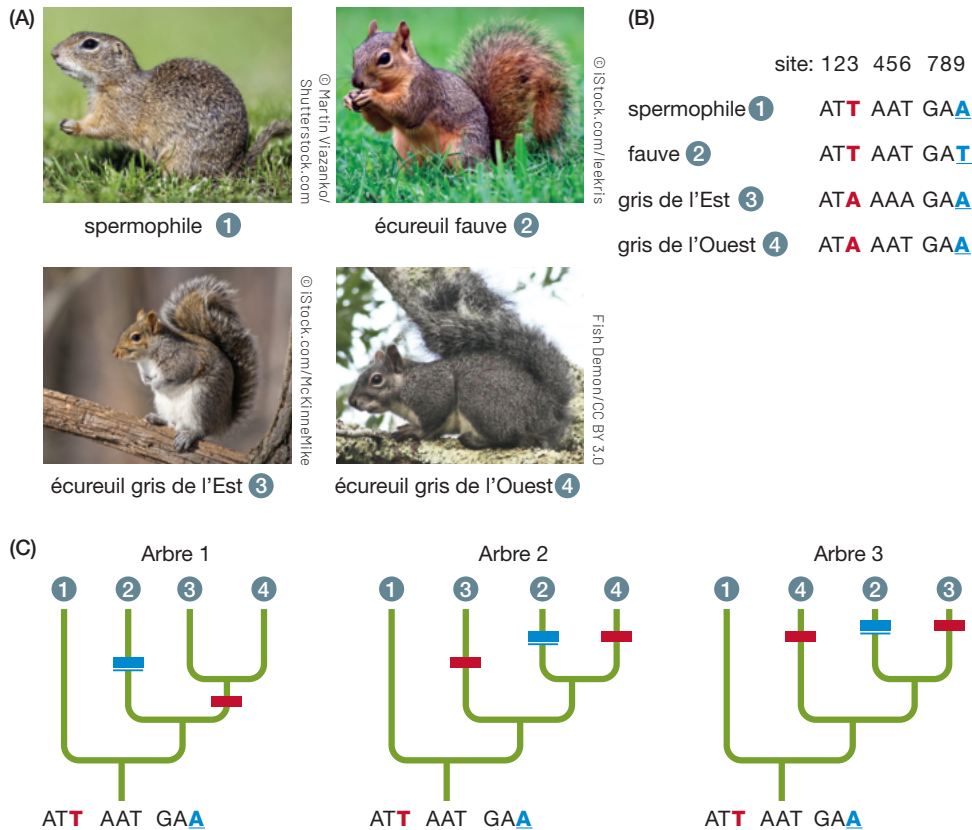


FIGURE 2.11 Un exemple simple de construction d'une phylogénie par parcimonie.

(A) Le but est de déterminer les relations entre trois espèces de *Sciurus* (espèces 2, 3 et 4). Le spermophile sert de groupe externe. (B) Séquences d'une petite portion d'un gène de l'hémoglobine chez les quatre espèces. Notez les différences entre les espèces aux sites 3 et 9. (C) Il existe trois relations possibles (arbres 1, 2 et 3) entre les trois taxons du groupe étudié (l'écreuil fauve, l'écreuil gris de l'Est et l'écreuil gris de l'Ouest). Dans l'arbre 1, la barre rouge indique le changement évolutif unique au site 3 de T à A chez l'ancêtre des espèces 3 et 4 (écreuils gris de l'Est et de l'Ouest). La barre bleue dans la lignée de l'espèce 2 marque l'évolution de A à T au site 9. Les arbres 2 et 3 nécessiteraient de supposer que des changements évolutifs se sont produits deux fois au site 3, indiqués par deux barres rouges. En partant du principe que l'arbre le plus probable est celui avec le moins de changements, l'arbre 1 est le bon arbre.

Nous savons, grâce à de nombreuses études sur le gène de l'hémoglobine, que les changements de séquence sont rares sur de courtes périodes évolutives. Cela signifie que, si nous comparons les phylogénies possibles, *celles qui nécessitent moins de changements évolutifs sont plus susceptibles de refléter les relations réelles que celles qui en nécessitent plus*. Cette logique simplifie la recherche de l'arbre évolutif qui représente le mieux l'histoire des quatre séquences d'ADN et, par conséquent, des quatre espèces d'écreuils.

Regardez la figure 2.11B et l'arbre 1 de la figure 2.11C. Au site 3, les écreuils gris de l'Est et de l'Ouest partagent un A, et ils diffèrent des deux autres espèces, qui partagent un T. En commençant par la séquence d'ADN à la racine de l'arbre, l'évolution du T vers le A (indiquée par la barre rouge sur l'arbre) s'est produite chez l'ancêtre commun de ces deux espèces. Au site 9, l'évolution du A vers le T s'est produite chez l'ancêtre de l'écreuil fauve (indiquée par la barre bleue). L'arbre 1 implique donc deux changements évolutifs.

Maintenant, considérons l'arbre 2. Au site 3, il y a eu deux changements de T vers A (indiqués par les deux barres rouges) et encore un changement au site 9 (barre bleue), pour un total de trois changements. La même conclusion s'applique à l'arbre 3 : au moins trois changements doivent avoir eu lieu pour produire les données aux extrémités de l'arbre, c'est-à-dire les séquences d'ADN des quatre espèces. (Nous pouvons imaginer d'autres scénarios sur les lieux et les moments où les changements apparaissent dans l'arbre, mais ils nécessitent tous au moins trois changements évolutifs.)

Pour résumer, la phylogénie qui nécessite le moins de changements évolutifs est l'arbre 1. Étant donné notre hypothèse selon laquelle les changements évolutifs de la séquence de l'hémoglobine sont rares, c'est la phylogénie la plus probable. Ce principe pour estimer les phylogénies est appelée **parcimonie**. Une dernière question que vous pourriez avoir est de savoir comment nous aurions pu connaître la séquence d'ADN de l'ancêtre à la racine de l'arbre. Par exemple, cette espèce aurait pu avoir un A plutôt qu'un T au site 3. Mais si c'était le cas, les trois phylogénies nécessiteraient au moins trois changements évolutifs. (Convainquez-vous en essayant!) Donc, l'hypothèse la plus probable est que l'ancêtre avait la séquence montrée à la racine, et que cette espèce a ensuite donné naissance aux quatre espèces vivantes selon la phylogénie représentée dans l'arbre 1.

Cet exemple aborde deux points sur lesquels nous reviendrons en détail dans le chapitre 16. Premièrement, la logique derrière notre approche est de trouver l'arbre le plus probable. Dans cet exemple, c'est l'arbre dans lequel un changement à une base donnée se produit une seule fois. Cependant, dans d'autres cas, cela n'est plus vrai. (La même mutation est susceptible de se produire plus d'une fois si les taux de mutation sont très élevés, si l'échelle de temps évolutive est très longue, ou s'il y a de nombreuses espèces dans la phylogénie.) Deuxièmement, l'arbre évolutif du gène de l'hémoglobine reflète probablement l'arbre évolutif des espèces d'écureuils, mais il existe des situations où cela ne sera pas le cas. Par exemple, si deux espèces d'écureuils distantes se sont hybridées dans le passé, le gène de l'hémoglobine d'une espèce pourrait s'être répandu dans l'autre. Les séquences de leur gène d'hémoglobine rapprocheraient plus les espèces qu'elles ne le sont réellement. Parfois, les informations sur les séquences d'ADN ou d'autres caractéristiques sont tout bonnement insuffisantes pour résoudre les relations. (Souvent, l'arbre sera alors montré avec une polytomie, un nœud à partir duquel émergent trois lignées ou plus.) C'est souvent le cas si les événements de spéciation successifs se sont produits si rapidement qu'il n'y a pas eu assez de temps pour que de nombreuses mutations soient fixées dans les différentes lignées.

Comme vous pouvez le constater à partir de ces trois derniers paragraphes, estimer la phylogénie d'un groupe d'espèces nécessite que nous fassions des hypothèses sur la façon dont elles ont évolué (par exemple, l'hypothèse selon laquelle chaque mutation s'est produite une seule fois). La phylogénie est l'un des nombreux domaines de la biologie évolutive dans lesquels les données sont analysées à l'aide de méthodes qui dépendent d'un modèle, ou d'une série d'hypothèses, souvent représentées mathématiquement. Le concept et l'application des modèles en biologie évolutive sont abordés dans l'**ENCADRÉ 2.2**.

ENCADRÉ 2.2

Les modèles en biologie évolutive

Une grande partie de la recherche en biologie évolutive consiste à comparer les données avec ce à quoi nous nous attendons, en nous basant sur des modèles de ce que nous pensons être le fonctionnement de l'évolution. Par modèle, nous entendons un ensemble de déductions basées sur des hypothèses concernant les processus qui ont produit les données que nous étudions et les implications logiques de ces hypothèses. Notre exercice de construction de phylogénie simple est basé sur un modèle conceptuel de l'évolution, dans lequel nous déduisons logiquement l'histoire évolutive la plus probable si certaines hypothèses sont faites. Nous supposons que les lignées se séparent et ne se rejoignent pas par la suite, et qu'un changement évolutif particulier à un site d'ADN est si rare qu'il ne se serait probablement produit qu'une

seule fois dans l'histoire des espèces étudiées. En appliquant ce modèle à certaines données, cela nous permet de consolider l'une des nombreuses hypothèses possibles sur les processus de divergence dans ce groupe d'animaux.

Dans d'autres cas, d'autres hypothèses seront plus appropriées. Par exemple, si la phylogénie s'étend très loin dans le passé, nous voudrions probablement utiliser un modèle qui suppose que la même mutation peut se produire plus d'une fois. Cette utilisation des modèles est un exemple important de l'usage des modèles dans toute la science : pour estimer ce que nous voulons savoir sur la nature, nous avons besoin à la fois de données et de modèles qui nous permettent d'interpréter ces données de manière quantitative.

2.3 Variations sur le thème de la phylogénie

Objectifs d'apprentissage

- Définir hybridation et transfert horizontal de gène et indiquer comment ils sont représentés sur un arbre phylogénétique.
- Définir orthologue, paralogue et homologue.

La diversité de la vie, allant des virus aux animaux et aux plantes, est si vaste, et a évolué sur une période si longue, qu'il serait surprenant que toutes les histoires phylogénétiques correspondent aux hypothèses de notre modèle simple. Et ce ne sont pas seulement les espèces qui ont des histoires de ramification ; dans une certaine mesure, il en va de même pour les séquences d'ADN, les cellules, et même les langues humaines et les éléments de la culture.

Les branches d'un arbre phylogénétique se rejoignent parfois

Les résultats des études phylogénétiques sont souvent cohérents avec l'hypothèse selon laquelle les différentes lignées issues d'ancêtres communs restent séparées et divergent les unes des autres – l'arbre ne se compose alors que de bifurcations. Cependant, les branches se rejoignent parfois, totalement ou en partie, et les relations entre les organismes peuvent former un réseau plutôt qu'un simple arbre ramifié. Par exemple, certaines espèces ont évolué à partir d'hybridations entre deux ancêtres différents, un phénomène particulièrement courant chez les plantes (**FIGURE 2.12**). Dans ces cas de spéciation hybride, divers traits phénotypiques et divers marqueurs ADN dans tout le génome révèlent la présence de deux ancêtres.

Plus couramment, l'analyse d'un ou de quelques gènes suggère une phylogénie radicalement différente de celle révélée par la plupart des autres gènes. Par exemple, les pucerons sont évidemment des insectes, d'après leur morphologie et la quasi-totalité des séquences d'ADN. Cependant, quelques espèces de pucerons, contrairement à presque tous les autres animaux, peuvent synthétiser des pigments caroténoïdes. Une analyse phylogénétique des gènes permettant cette biosynthèse a placé ces pucerons parmi les champignons, preuve évidente qu'ils ont acquis ces gènes d'un champignon (**FIGURE 2.13**). Contrairement à l'héritage « vertical » des gènes transmis des parents à la descendance, un tel transfert non reproductif de gènes entre organismes est appelé **transfert horizontal de gène (THG)** (voir Chapitre 4). Les génomes de la plupart des eucaryotes, y compris les humains, contiennent au moins quelques gènes qui ont été acquis horizontalement [5,9].

Chez les procaryotes, tant durant les premières étapes de l'évolution de la vie que chez les bactéries actuelles, le transfert horizontal de gènes (THG) a joué un rôle évolutif majeur [10]. Les bactéries acquièrent des gènes provenant d'autres espèces par divers mécanismes, tels que le transfert de plasmides et la transformation naturelle :

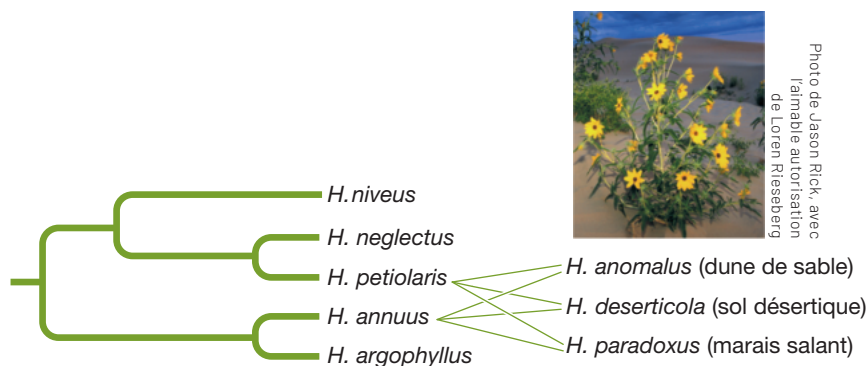


FIGURE 2.12 Origine hybride de certaines espèces diploïdes de tournesols. La phylogénie, basée sur les séquences d'ADN des chloroplastes et d'ADN ribosomal nucléaire, montre que *Helianthus anomalus*, *H. paradoxus* et *H. deserticola* sont issus d'hybridations entre *H. annuus* et *H. petiolaris*. (D'après B. L. Gross et L. H. Rieseberg, 2005. *J Hered* 96 : 241-252.)

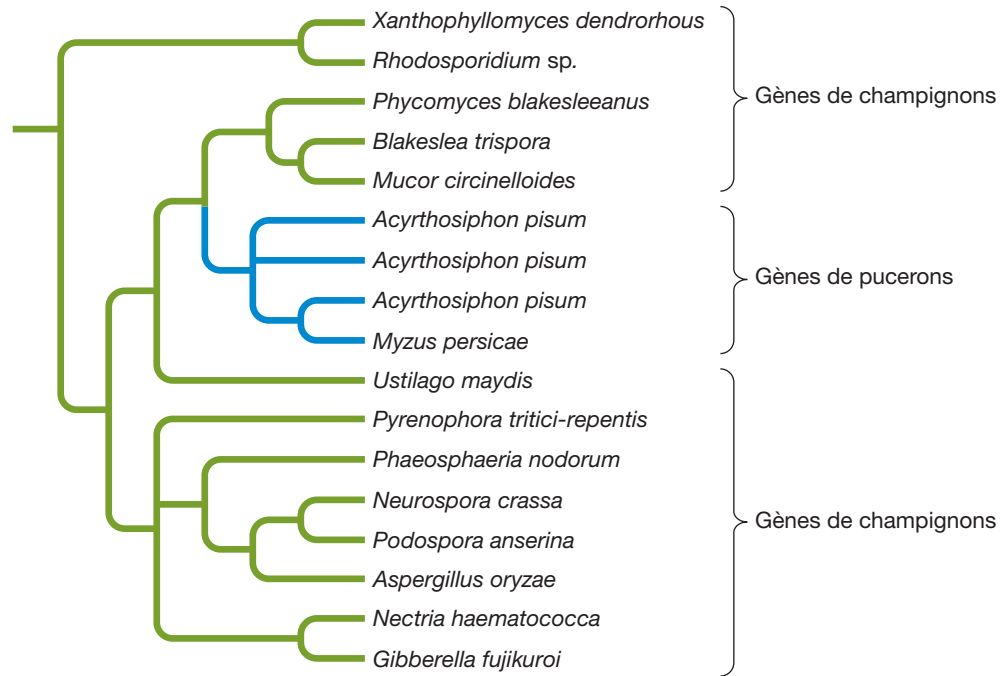


FIGURE 2.13 Les gènes codant les enzymes responsables de la synthèse des caroténoïdes se trouvent dans un groupe de pucerons, mais chez aucun autre animal.

Cet arbre génétique montre que l'ancêtre de ces pucerons a acquis le gène d'un champignon. La photo montre des pucerons du pois qui possèdent ce gène. (D'après N. A. Moran et T. Jarvik, 2010. *Science* 328 : 624-627.)

prélèvement d'ADN libéré dans l'environnement suite à la mort d'autres cellules bactériennes. Chez certaines bactéries, le THG peut être si fréquent que leurs relations de parenté ressemblent plus à un réseau qu'à un arbre. Le THG a permis à certaines bactéries de métaboliser de nouveaux substrats nutritionnels et de s'adapter à des environnements toxiques, y compris aux antibiotiques. *Staphylococcus aureus* résistant à la méthicilline (SARM) est un pathogène dangereux, particulièrement répandu dans les hôpitaux, qui a développé une résistance à presque tous les antibiotiques, en partie grâce au THG avec d'autres bactéries. *Clostridium difficile* et *Escherichia coli*, parmi d'autres espèces pathogènes, ont également acquis une résistance aux antibiotiques par THG [14]. Une préoccupation majeure est que les pathogènes humains puissent acquérir une résistance aux antibiotiques des bactéries présentes chez le bétail et d'autres animaux d'élevage régulièrement traités avec des antibiotiques pour favoriser une croissance rapide [17, 23].

Il n'y pas que les organismes qui possèdent des phylogénies

Jusqu'à présent, nous nous sommes concentrés sur la construction des arbres phylogénétiques des espèces. Cependant, les mêmes méthodes peuvent éclairer l'histoire de divers objets ayant émergé par un processus de divergence à partir d'ancêtres communs. Par exemple, différentes copies d'un gène, que ce soit au sein d'une seule espèce ou dans plusieurs espèces, possèdent une histoire de descendance depuis des gènes ancestraux communs. (Nous avons déjà rencontré cette notion dans l'exemple des écureuils.) Un arbre ramifié qui illustre l'histoire des séquences d'ADN d'un gène est souvent appelé un **arbre génétique** ou une **généalogie des gènes** (voir Chapitre 7). Par exemple, l'arbre illustrant un gène acquis par les pucerons provenant de champignons (voir Figure 2.13) est un arbre génétique. Un type plus courant d'arbre génétique est illustré pour un gène mitochondrial chez la paruline des buissons (**FIGURE 2.14**). Il montre que la plupart des séquences d'ADN des populations d'oiseaux mexicaines sont plus étroitement apparentées entre elles qu'avec celles des oiseaux des États-Unis. Pour plusieurs raisons (comme le THG), différents gènes peuvent parfois avoir des histoires phylogénétiques distinctes – différents arbres

FIGURE 2.14 Un arbre génétique montrant les relations entre les séquences d'ADN du gène mitochondrial du cytochrome b chez la Paruline des buissons en utilisant une séquence de la Paruline triste comme groupe externe. Les séquences sont plus étroitement liées au sein d'une même région qu'entre les régions, ce qui suggère peu de mélange entre les populations de parulines au Mexique et aux États-Unis. (D'après B. Milá et al., 2000. *Proc R Soc London B* 267 : 1033-1040.)

génétiques (voir Chapitre 16). Ainsi, un arbre génétique peut différer de l'arbre des espèces, la phylogénie des espèces d'où les gènes sont échantillonnés. Pour cette raison (entre autres), il est préférable d'utiliser plusieurs gènes afin de déterminer les relations phylogénétiques entre les espèces.

Les organismes varient considérablement dans le nombre de gènes fonctionnels présents dans leur génome. L'un des processus les plus importants par lesquels les génomes ont augmenté en taille est la duplication de gènes (voir Chapitres 4 et 10). Une nouvelle copie d'un locus (disons, β) apparaît par duplication d'un gène préexistant (α), de sorte qu'un seul locus génique chez un ancêtre est représenté par deux loci chez le descendant. Ces deux gènes subiront ensuite des changements évolutifs différents dans leur séquence (**FIGURE 2.15**).

Ce processus peut se produire à plusieurs reprises au cours de l'évolution, générant une **famille multigénique**. L'histoire de la duplication des gènes et de la divergence des séquences peut être déterminée par des méthodes phylogénétiques classiques. Dans le génome humain, par exemple, les 12 membres de la famille des gènes de la globine incluent des gènes qui codent pour la myoglobine et plusieurs chaînes d'hémoglobine α et β (**FIGURE 2.16**). L'origine de la myoglobine et de l'hémoglobine par duplication d'un gène ancestral de la globine est survenue chez l'ancêtre des vertébrés, car ceux-ci possèdent tous les deux gènes. Les hémoglobines α et β sont apparues par duplication génique chez l'ancêtre des vertébrés à mâchoires, tandis que les vertébrés sans mâchoires (ex. : les lampiroies) n'ont qu'une seule chaîne d'hémoglobine. L'origine des autres gènes de la globine peut être retracée de manière similaire en se basant sur leurs séquences et leur distribution phylogénétique. Une description plus détaillée de l'évolution des familles de gènes et de la taille des génomes est fournie au Chapitre 10.

Les cellules forment des lignées par division, et ces lignées peuvent être retracées par les mutations somatiques qui apparaissent et sont transmises aux cellules descendantes. Les biologistes commencent à utiliser la « phylogénie » des cellules pour retracer l'histoire du développement du cerveau et d'autres organes [16], les phylogénies des cellules tumorales sont importantes pour étudier l'origine et la propagation des cancers [18]. Une étude exhaustive a utilisé les séquences génomiques de cellules humaines individuelles pour retracer les lignées cellulaires marquées par des mutations somatiques [3]. Les lignées issues des premières divisions cellulaires contribuent généralement à

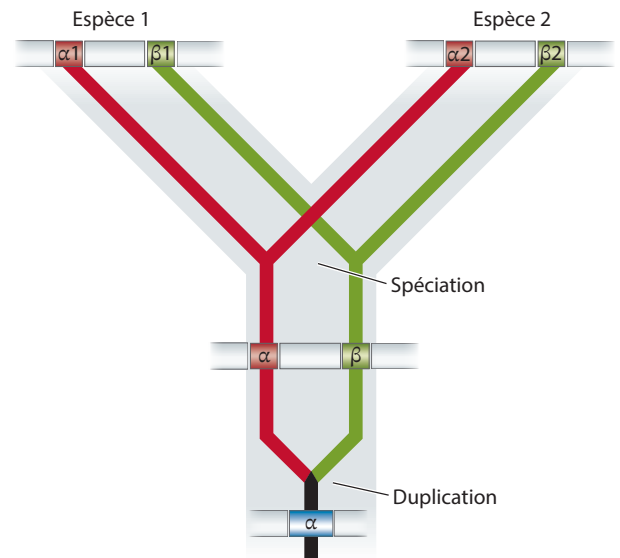
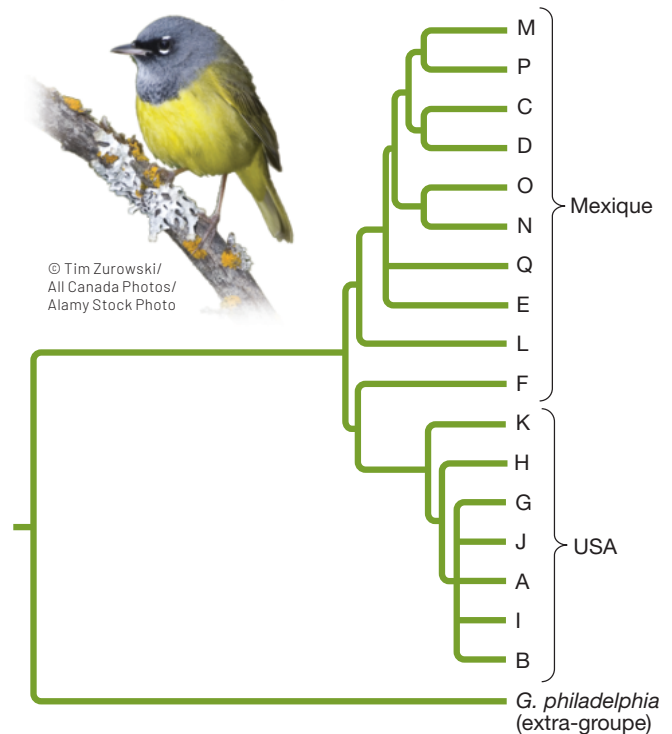
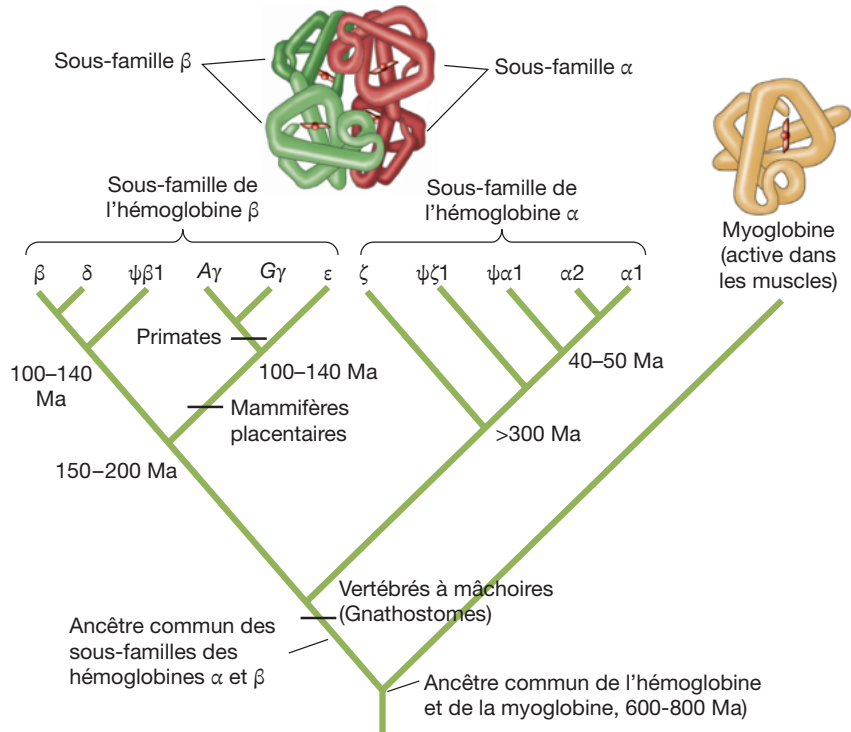


FIGURE 2.15 Lorsqu'une duplication de gène est suivie d'une spéciation, deux types de relations existent parmi les quatre copies du locus. Les loci dans des espèces différentes qui descendent du même locus chez leur ancêtre commun le plus récent ($\alpha 1$ et $\alpha 2$, indiqués en rouge, ou $\beta 1$ et $\beta 2$, indiqués en vert) sont appelés gènes orthologues. Les loci dans la même espèce ou dans différentes espèces qui descendent de gènes dupliqués différents dans l'espèce ancestrale sont indiqués par des couleurs différentes, comme $\alpha 1$ et $\beta 2$. Ils sont appelés gènes paralogues. Les loci homologues dans différentes espèces sont plus étroitement liés que les loci paralogues au sein de la même espèce.

FIGURE 2.16 Phylogénie des gènes de la famille des globines dans le génome humain.

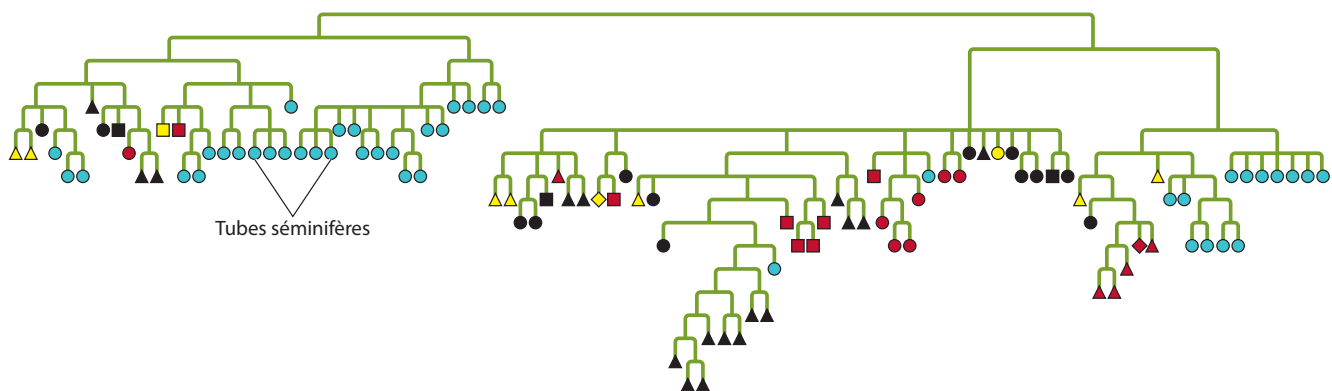
La myoglobine se compose d'une seule unité protéique, tandis que les hémoglobines des mammifères se composent de quatre sous-unités, deux de chaque sous-famille α et β . Chaque nœud sur l'arbre indique un événement de duplication de gène; certains de ces événements sont marqués avec des estimations du moment où la duplication a eu lieu. L'origine de l'hémoglobine et de la myoglobine à partir d'un gène ancestral commun s'est produite chez l'ancêtre de tous les vertébrés, mais les sous-familles d'hémoglobine α et β ont émergé par duplication chez un ancêtre des vertébrés à mâchoires. La duplication de l'hémoglobine β en deux gènes a eu lieu chez l'ancêtre des mammifères placentaires, puisque les gènes $A\gamma$, $G\gamma$ et ϵ sont absents chez les monotrèmes et les marsupiaux. Dans certains cas, l'une des paires de gènes formées par duplication est devenue un pseudogène non fonctionnel, symbolisé par Ψ (D'après L. H. Hartwell et al., 2000. *Genetics : From Genes to Genomes*. Boston, MA : McGraw-Hill Higher Education ; W. H. Li et al., 1996. *Mol Phy Evol* 5 : 182-187.)



plusieurs tissus, et un tissu tel que le tissu exocrine du pancréas comprend des cellules issues de diverses lignées (FIGURE 2.17).

La phylogénie des cellules confirme que la lignée germinale, représentée par les tubes séminifères dans les testicules, se sépare très tôt des tissus somatiques, car elles ont des lignées cellulaires uniques. Néanmoins, plusieurs lignées cellulaires ont contribué à la fois aux tubes séminifères et à d'autres tissus. Il existe une certaine variation entre les individus quant aux pourcentages de différentes lignées cellulaires pouvant contribuer à un tissu donné.

Les méthodes phylogénétiques sont utilisées au-delà de la biologie : le français, l'espagnol et les autres langues romanes ont évolué à partir du latin, un exemple d'évolution culturelle non génétique. Les chercheurs en évolution culturelle utilisent de plus en plus les méthodes phylogénétiques, empruntées à la biologie évolutive, pour analyser l'histoire des langues et d'autres traits culturels (voir Chapitre 16).

**FIGURE 2.17 Une phylogénie des cellules dans certains tissus d'un seul humain.**

Les symboles représentent différents tissus. Les lignées cellulaires qui prédominent dans les tubes séminifères (en bleu, à gauche) ont peu de représentants dans d'autres tissus, ce qui montre que ce tissu se sépare des autres tissus assez tôt dans le développement. (D'après T. H. H. Coorens et al., 2021. *Nature* 597 : 387-392.)

2.4 Comment les phylogénies sont-elles utiles ?

Objectifs d'apprentissage

- Définir un groupe monophylétique et expliquer comment l'analyse phylogénétique permet de définir des taxons monophylétiques dans les classifications.
- Décrire comment l'évolution des caractères est déduite de l'information phylogénétique.
- Décrire comment des taux d'évolution de séquence sont estimés et comment ils peuvent être utilisés comme « horloges moléculaires ».
- Décrire comment les phylogénies sont utilisées pour fournir des preuves sur des modèles évolutifs tels que l'évolution graduelle, l'évolution en mosaïque, l'homoplasie et la convergence.

Classification

Classer les organismes diversifiés en groupes définis est indispensable : il est tout simplement impossible de parler de biologie sans se référer aux « mammifères » ou à *Escherichia*, et les objets de ces catégories doivent partager certaines propriétés unificatrices. L'encadré 2.1 décrit certains aspects des classifications biologiques. Darwin a écrit que, si sa vision devait être largement acceptée, « nos classifications deviendraient, autant que possible, des généalogies », reflétant les relations historiques réelles entre les espèces. Aujourd'hui, les systématiciens s'appuient sur la phylogénie pour classer les organismes.

Un taxon **monophylétique** est un groupe qui inclut tous les descendants nommés d'un ancêtre commun particulier (par exemple, la classe traditionnelle des Aves, qui comprend tous les oiseaux, est monophylétique). La plupart des systématiciens estiment aujourd'hui que les classifications ne devraient comporter que des taxons monophylétiques, et ainsi refléter les relations phylogénétiques. Un taxon **paraphylétique** comprend certains, mais pas tous les descendants d'un ancêtre particulier. (La classe traditionnelle des Reptiles est paraphylétique parce qu'elle n'inclut pas les oiseaux, qui partagent un ancêtre commun avec les dinosaures et les crocodiles. La classe des Reptiles serait monophylétique si nous abolissions la classe des Aves et que nous incluions les oiseaux dans la classe des Reptiles.) Un taxon **polyphylétique** inclut des espèces qui ne partagent pas exclusivement un ancêtre commun. (Les faucons, les buses et les aigles étaient autrefois regroupés dans un seul ordre, Falconiformes. Nous savons maintenant, grâce à des données ADN, que les faucons sont plus étroitement liés aux perroquets et aux passereaux. L'ordre Falconiformes était polyphylétique et avait été défini par des caractéristiques qui, comme nous le savons désormais, ont évolué de manière convergente, telles qu'un bec court et crochu et des pattes fortes avec des griffes courbées et acérées pour saisir les proies. Les buses et les aigles sont désormais classés dans un ordre distinct de celui des faucons.) Aujourd'hui, les systématiciens visent à débarrasser les classifications des taxons paraphylétiques et polyphylétiques.

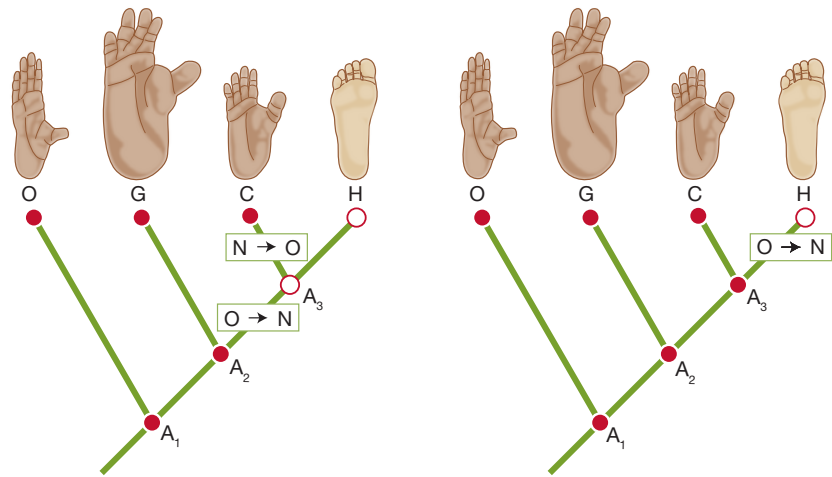
Reconstitution de l'histoire de l'évolution des caractères

Les études phylogénétiques, parfois en complément des informations issues des archives fossiles, permettent aux biologistes de reconstituer l'histoire évolutive des organismes et de leurs caractéristiques, qu'il s'agisse de séquences d'ADN ou de distributions géographiques. Elles documentent des modèles d'évolution – caractéristiques de transformation communes à de nombreux groupes d'organismes. Certains de ces schémas étaient déjà connus de Darwin, mais ils ont été étudiés en profondeur grâce aux méthodes phylogénétiques.

L'un des usages les plus importants des informations phylogénétiques est la reconstitution de l'histoire des changements évolutifs de caractères informatifs *en déduisant* leur état chez chaque ancêtre commun, jusqu'à la racine de tout l'arbre. Dans les méthodes les plus simples, nous attribuons aux ancêtres les états des caractères qui nécessitent de postuler le moins de changements évolutifs pour lesquels nous manquons de preuves indépendantes. Cette méthode nous permet de déduire

FIGURE 2.18 Identifier les états ancestraux des caractères.

Deux histoires possibles de l'évolution des orteils opposables (O) par rapport aux orteils non opposables (N) chez les hominidés (O, orang-outan ; G, gorille ; C, chimpanzé ; H, humain) sont présentées. À gauche, si on émet l'hypothèse de la présence d'orteils non opposables (cercles ouverts) chez A₃, l'ancêtre commun du chimpanzé et de l'humain, deux changements d'état doivent être postulés. À droite, on émet l'hypothèse d'orteils opposables chez A₃, et un seul changement doit être postulé. En supposant que les changements d'état des caractères sont rares, l'hypothèse la plus probable est que les humains ont évolué à partir d'un ancêtre avec des orteils opposables.



quand (c'est-à-dire sur quelle branche d'une phylogénie) les changements de caractères se sont produits, et donc de retracer leur histoire.

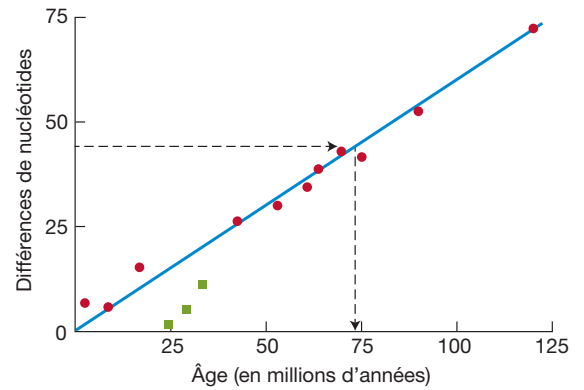
L'orang-outan, le gorille et le chimpanzé ont un gros orteil opposable (comme notre pouce), tandis que nous ne l'avons pas. Dans la **FIGURE 2.18**, nous envisageons deux scénarios évolutifs possibles. Les ancêtres communs sont étiquetés A₁, A₂ et A₃, du plus ancien au plus récent. Si nous supposons que A₁ et A₂ avaient des orteils opposables et que A₃, l'ancêtre commun immédiat des chimpanzés et des humains, avait des orteils non opposables, nous devons postuler deux changements, avec le chimpanzé revenant à l'état ancestral (côté gauche de la figure). Si, cependant, nous supposons que A₃, comme A₁ et A₂, avait des orteils opposables, nous n'avons besoin de postuler qu'un seul changement évolutif, à savoir le passage aux orteils non opposables dans la lignée humaine, illustré sur le côté droit de la figure. Si nous supposons que les changements entre ces états sont très rares, l'arbre avec le moins de changements est le plus probable. Cela mène à la conclusion que l'ancêtre commun des humains et des chimpanzés avait des orteils opposables. Il s'agit d'un exemple très simple, mais de nombreuses études sont plus complexes ; par exemple, les chercheurs analysent souvent comment deux ou plusieurs caractéristiques peuvent avoir évolué en relation les unes avec les autres (par exemple, la Figure 16.21).

Estimation du temps de divergence

Dans les années 1970, lorsque le séquençage de l'ADN était très difficile, les chercheurs comparaient les séquences d'acides aminés des protéines entre des paires d'espèces qui avaient divergé de leurs ancêtres communs à différents moments dans le passé. Par exemple, les porcs et les vaches appartiennent à des groupes qui apparaissent pour la première fois dans les archives fossiles à l'Éocène, il y a environ 50 millions d'années (Ma), ce qui signifie qu'ils ont divergé de leur ancêtre commun il y a au moins aussi longtemps. Lorsqu'un petit nombre de protéines a été séquencé dans différentes espèces et que les différences de séquences d'ADN correspondantes ont été corrélées aux estimations des temps de divergence, une relation étroite a été observée (**FIGURE 2.19**). Autrement dit, la proportion de paires de bases qui diffèrent entre des séquences d'ADN homologues de deux espèces augmente avec le temps écoulé depuis que les espèces ont divergé de leur ancêtre commun. Cette découverte a eu un impact considérable sur le développement ultérieur de la biologie évolutive.

Tant que l'augmentation est constante dans le temps (comme montré dans la Figure 2.19), la différence de séquence peut servir d'horloge moléculaire. La figure montre que si vous séquencez les mêmes gènes pour deux espèces de mammifères et trouvez 45 différences nucléotidiques, vous pouvez lire horizontalement jusqu'à la droite de régression linéaire, puis descendre jusqu'à l'axe temporel. Même si les espèces de mammifères appartiennent à des lignées sans archives fossiles, vous pourriez estimer qu'elles ont divergé il y a environ 74 Ma — à condition de supposer que les gènes de ces lignées ont évolué au même rythme que dans les lignées de mammifères avec des archives fossiles utilisées pour déterminer la corrélation initiale entre la différence de séquence et le temps. Les fossiles ont été utilisés pour calibrer le taux, *r*, auquel ces gènes ont évolué

FIGURE 2.19 Certains gènes évoluent à des taux approximativement constants et peuvent être utilisés comme « horloges moléculaires ». Chaque point représente une paire d'espèces vivantes de mammifères dont l'ancêtre commun le plus récent, basé sur des preuves fossiles, est survenu à l'époque indiquée sur l'axe des x. (Le fossile indiquerait l'âge minimal de la lignée à laquelle appartient une espèce vivante.) L'axe des y montre le nombre de différences de paires de bases entre les espèces, déduit des séquences d'acides aminés de sept protéines. Les trois cercles verts représentent des paires d'espèces de primates hominoïdes, qui ont divergé plus lentement que d'autres groupes de mammifères. Les flèches montrent comment nous pourrions estimer qu'une paire d'espèces avec 45 différences de paires de bases partageait un ancêtre commun il y a environ 74 millions d'années. (D'après C. H. Langley et W. M. Fitch, 1974. *J Mol Evol* 3 : 161-177.)



chez les mammifères. Si r est à peu près constant au sein d'un clade d'organismes, la différence attendue D entre deux espèces, chacune évoluant à un taux r , est $D = 2rt$, où t est le temps écoulé depuis leur divergence de leur ancêtre commun ; ainsi, t est estimé par $t = D/2r$. (Le facteur 2 apparaît parce que les gènes ont évolué le long de chacune des deux lignées descendantes du plus récent ancêtre commun.)

Les taux d'évolution diffèrent entre les différentes positions des codons et entre les différents gènes du génome (voir Chapitre 7). Les taux d'évolution des séquences varient également entre les groupes d'organismes, en particulier chez les taxons très éloignés : il n'existe pas d'horloge moléculaire universelle. Par exemple, l'évolution des séquences chez les primates hominoïdes (grands singes, y compris les humains) a été plus lente que chez les autres primates et mammifères (voir Figure 2.19). Les différences de temps de génération et de taux de mutation font partie des facteurs proposés pour expliquer pourquoi les taux d'évolution des séquences varient entre les taxons [11].

Les modèles d'évolution

Une perspective phylogénétique permet aux biologistes de retracer les modèles d'évolution de divers caractères. Les modèles suivants sont typiques de nombreux, voire de la plupart des groupes d'organismes multicellulaires. Ces modèles fournissent des preuves marquantes que des organismes divers ont évolué à partir d'ancêtres communs, soutenant ainsi le fait de l'évolution (**ENCART 2.3**).

LA PLUPART DES CARACTÉRISTIQUES DES ORGANISMES ONT ÉTÉ MODIFIÉES À PARTIR DE CARACTÉRISTIQUES PRÉEXISTANTES. L'analyse phylogénétique repose sur des traits homologues, dérivés d'ancêtres communs. Elle est rendue possible par l'un des principes les plus importants de l'évolution : les caractéristiques des organismes évoluent presque toujours à partir de traits préexistants chez leurs ancêtres. (Nous examinerons l'origine de nouvelles caractéristiques aux chapitres 11 et 19.) En analysant les caractères homologues, les biologistes ont documenté de nombreux changements fascinants de forme et de fonction au cours de l'évolution. Les os de l'oreille moyenne des mammifères, par exemple, proviennent des os de la mâchoire des reptiles (voir chapitre 19). Les ailes des oiseaux, des chauves-souris et des ptérosaures sont des membres antérieurs fortement modifiés (voir figure 2.9) ; elles ne proviennent pas des épaules (comme chez les anges et les dragons), probablement parce que les ancêtres de ces animaux n'avaient pas de structures d'épaule qui auraient pu être modifiées pour le vol. Les caractères morphologiques homologues de différentes espèces ont généralement des bases génétiques et développementales similaires, bien que ces bases aient parfois subi une plus grande divergence que les structures finales. De même, la majorité des protéines ont été modifiées à partir de protéines ancestrales (voir chapitre 10).

Un caractère peut être homologue entre espèces (par exemple, les orteils), mais un état particulier de ce caractère peut ne pas l'être (par exemple, le nombre d'orteils dans certains cas). L'état à cinq orteils est homologue chez les humains et les crocodiles : les deux possèdent une histoire continue de pentadactylie remontant à leur ancêtre commun. Mais l'état à trois orteils chez les cochons d'Inde et les rhinocéros n'est pas

ENCADRÉ 2.3 Les preuves de l'évolution

Avant et depuis Darwin, les systématiciens ont classé les organismes en comparant leurs caractères. Darwin s'est appuyé sur une grande partie de ces informations comme preuve de sa théorie de la descendance à partir d'ancêtres communs. Depuis l'époque de Darwin, la quantité d'informations comparatives a considérablement augmenté, et aujourd'hui, elle inclut des données provenant non seulement des domaines traditionnels de la morphologie et de l'embryologie, mais aussi de la biologie cellulaire, de la biochimie et de la biologie moléculaire.

Toutes ces informations sont cohérentes avec l'hypothèse de Darwin selon laquelle les organismes vivants descendent d'ancêtres communs. En effet, d'innombrables observations biologiques sont difficiles à concilier avec l'hypothèse alternative, selon laquelle les espèces ont été créées individuellement par un être surnaturel, à moins que cet être ne soit crédité d'arbitraire, de caprices ou d'une intention sournoise de faire en sorte que les organismes semblent avoir évolué. À partir des données comparatives accumulées par les systématiciens, nous pouvons identifier plusieurs arguments qui confirment la réalité historique de l'évolution et qui n'ont de sens que si l'évolution a eu lieu :

1. **Homologie.** La similarité de structure malgré des différences de fonction découle de l'hypothèse selon laquelle les caractéristiques des organismes ont été modifiées à partir des caractéristiques de leurs ancêtres, mais il est difficile de concilier cela avec l'hypothèse d'un dessein intelligent. Le dessein ne nécessite pas que les mêmes éléments osseux forment le cadre des mains des primates ; les membres antérieurs fouisseurs de taupes ; les ailes de chauves-souris, d'oiseaux et de ptérosaures ; et les nageoires de baleines et de pingouins (voir Figure 2.9). La modification de structures pré-existantes, et non le dessein, explique pourquoi les « piqures » des guêpes et des abeilles sont des outils de ponte modifiés (ovipositeurs) et pourquoi seules les femelles les possèdent. Toutes les protéines sont composées d'acides aminés lévo-

gyres (L) même si les isomères optiques dextrogyres (D) fonctionneraient tout aussi bien si les protéines étaient uniquement composées de ceux-ci. Mais une fois que les ancêtres de tous les êtres vivants ont adopté les acides aminés L, leurs descendants y ont été contraints ; introduire des acides aminés D serait aussi désavantageux que de conduire à droite au Royaume-Uni ou à gauche aux États-Unis. De même, le code génétique presque universel et arbitraire n'a de sens qu'en tant que conséquence d'une ascendance commune.

2. **Ressemblances embryologiques.** Les caractères homologues incluent certaines caractéristiques qui apparaissent pendant le développement mais qui seraient inutiles si le développement d'un organisme n'était pas une modification de l'ontogénie de ses ancêtres. Par exemple, des primordia dentaires apparaissent puis sont perdus dans les mâchoires des fourmiliers fœtaux. Les os des membres d'un oiseau se développent exactement comme ceux d'un crocodile, mais plusieurs d'entre eux fusionnent pour former le membre adulte. Au début du développement, les embryons humains affichent brièvement des poches branchiales similaires aux fentes branchiales des embryons de poissons, et ils possèdent une longue queue perdue par la suite par mort cellulaire.
3. **Caractères vestigiaux.** De nombreuses plantes ont des fleurs qui sont fonctionnellement soit femelles, soit mâles, mais ont un rudiment de l'organe de l'autre sexe. Les poissons et autres animaux vivant dans des grottes présentent des yeux à différents stades de dégénérescence. Les coléoptères incapables de voler conservent des ailes rudimentaires, dissimulées chez certaines espèces sous des élytres fusionnées qui ne permettraient pas aux ailes d'être déployées, même s'il y avait une raison pour que les coléoptères les déploient. Dans *The Descent of Man* (1871), Darwin a listé une douzaine de caractéristiques vestigiales dans le corps humain, y compris

homologue, car cette condition a évolué indépendamment chez ces animaux à partir d'un état ancestral à cinq orteils.

Déterminer si les caractères de deux espèces sont homologues peut être difficile. Les critères les plus courants pour formuler une hypothèse d'homologie des caractères anatomiques sont la correspondance de la position par rapport aux autres parties du corps et la correspondance de la structure (les parties dont une structure anatomique complexe est composée). La correspondance de la forme ou de la fonction n'est pas un critère utile pour déterminer l'homologie (Considérez les membres antérieurs d'un cheval et d'un aigle). Les études embryologiques sont souvent importantes pour formuler des hypothèses sur l'homologie. Par exemple, la correspondance structurelle entre les membres postérieurs des oiseaux et des crocodiles est plus évidente chez l'embryon que chez l'adulte, car de nombreux os des oiseaux fusionnent au fur et à mesure du développement. L'homologie entre les séquences

ENCADRÉ 2.3 (suite)

l'appendice, le coccyx (quatre vertèbres de queue fusionnées) et les molaires postérieures, ou dents de sagesse qui ne réussissent pas à sortir ou le font de manière aberrante, chez de nombreuses personnes. Au niveau moléculaire, le génome de chaque eucaryote contient de nombreuses séquences d'ADN non fonctionnelles, y compris des pseudogènes – des séquences qui conservent une certaine similitude avec les gènes fonctionnels dont elles dérivent (voir Chapitre 10). La seule explication scientifique de ces caractéristiques inutiles et de bien d'autres est qu'elles sont dérivées d'un changement évolutif à partir de caractères utiles d'un point de vue évolutif.

4. **Convergence.** Il existe de nombreux exemples, comme les yeux des vertébrés et des calmars, où des caractéristiques fonctionnellement similaires diffèrent en réalité profondément par leur structure. De telles différences sont attendues si les structures sont modifiées à partir de caractéristiques ancestrales très différentes. De même, l'histoire évolutive est une explication logique (et la création ne l'est pas) pour les cas où différents organismes utilisent des structures très différentes pour la même fonction, comme les diverses structures modifiées qui permettent à différentes vignes de grimper.
5. **Conception suboptimale.** L'histoire évolutive explique de nombreuses caractéristiques qu'aucun ingénieur intelligent ne serait censé concevoir. Par exemple, les voies empruntées par la nourriture et l'air se croisent dans le pharynx humain, nous risquons donc de nous étouffer avec de la nourriture. L'œil humain a un « point aveugle », que vous pouvez trouver à environ 15° à droite ou à gauche de votre ligne de vue. Cela est causé par l'agencement fonctionnellement absurde des axones des cellules rétinienne, qui se dirigent vers l'avant dans l'œil puis convergent pour former le nerf optique. Celui-ci repart vers le cerveau en traversant la rétine.
6. **Distributions géographiques.** L'étude de la systématique inclut les distributions géographiques

des espèces et des taxons supérieurs. Ce sujet, connu sous le nom de biogéographie, est traité au chapitre 18. Il suffit de dire que les distributions de nombreux taxons ne font sens que si elles ont émergé d'ancêtres communs. Par exemple, comme de nombreuses autres îles océaniques, l'archipel des Galápagos possède des oiseaux qui ressemblent à des espèces continentales mais manquent d'amphibiens et de la plupart des groupes de mammifères, qui sont moins susceptibles de traverser l'océan ouvert. De nombreuses espèces continentales prospèrent sur des îles où les humains les ont involontairement transportées. Elles doivent avoir émergé sur leur continent d'origine mais n'ont pas réussi à coloniser les îles sans l'aide humaine.

7. **Formes intermédiaires.** L'hypothèse de l'évolution par des changements successifs et petits prédit les innombrables cas où les caractéristiques varient par degrés parmi les espèces et les taxons supérieurs. Parmi les espèces vivantes d'oiseaux, nous voyons des gradations dans les becs ; parmi les serpents, des lignées phylogénétiques archaïques conservent un vestige d'une ceinture pelvienne, tandis que la plupart des autres serpents l'ont complètement perdue. Au niveau moléculaire, la différence dans les séquences d'ADN pour la même protéine peut être minimale parmi les espèces très étroitement liées et augmenter à mesure que nous comparons des taxons plus éloignés.

Pour chacune des catégories précédentes, des centaines ou des milliers d'exemples pourraient être cités à partir des études sur les espèces vivantes. Le registre fossile, bien sûr, fournit également des preuves robustes (voir le chapitre 17), mais même s'il n'y avait pas de registre fossile, les preuves provenant des espèces vivantes seraient plus que suffisantes pour démontrer la réalité historique de l'évolution : tous les organismes descendent avec modification, d'ancêtres communs. Nous pouvons être encore plus confiants que Darwin et affirmer que tous les organismes que nous connaissons descendent d'une seule forme de vie originale. L'évolution est un fait.

d'ADN est déterminée en trouvant un alignement qui maximise la correspondance entre les nucléotides ; il y a souvent des « espaces » causés par des suppressions ou des duplications passées (voir chapitre 16).

LES TAUX D'ÉVOLUTION DES CARACTÈRES DIFFÉRENT. Tout comme les séquences d'ADN, différents caractères phénotypiques évoluent à des rythmes différents, comme le montre l'observation simple que deux espèces quelconques diffèrent par certaines caractéristiques mais pas par d'autres. Certains caractères, souvent appelés **caractères conservateurs**, sont conservés avec peu ou pas de changement sur de longues périodes parmi les nombreux descendants d'un ancêtre. Par exemple, tous les amphibiens et reptiles possèdent des artères paires qui transportent le sang du cœur,

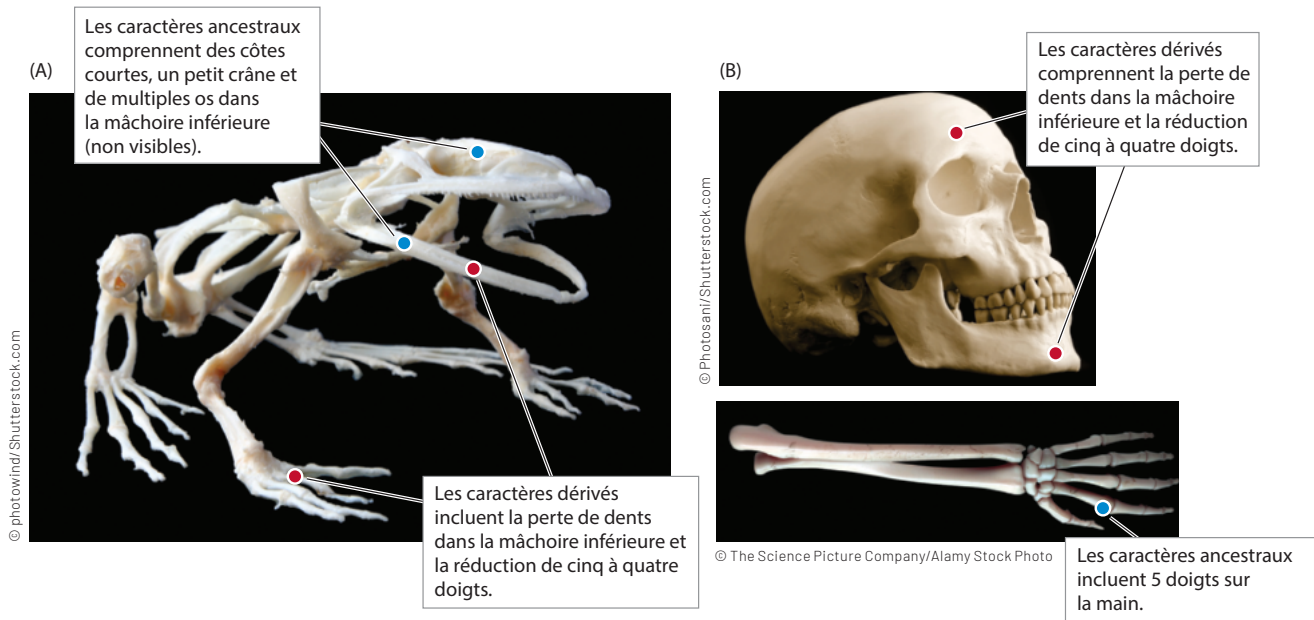


FIGURE 2.20 Évolution en mosaïque. (A) Le squelette d'une grenouille montre des caractères ancestraux (« primitifs ») tels que des côtes courtes, un petit crâne et plusieurs os dans la mâchoire inférieure (non visibles sur la photo). (B) Chez les mammifères tels que les humains, les côtes sont reliées à un sternum, la mâchoire inférieure a un os unique et le crâne

agrandi abrite un cerveau plus gros. Les caractères qui sont plus dérivés chez les grenouilles que chez les humains comprennent la perte de dents dans la mâchoire inférieure, la réduction de cinq à quatre doigts, la fusion du tibia et de la fibula dans la patte arrière, et la fusion des os de la queue en une tige (urostyle).

tandis que tous les mammifères n'ont que l'artère gauche. En revanche, la taille corporelle évolue plus rapidement ; au sein des ordres de mammifères, elle peut varier d'au moins un facteur 100.

L'évolution de différents caractères à des rythmes différents au sein d'une lignée est appelée **évolution mosaïque** (FIGURE 2.20). C'est l'un des principes les plus importants de l'évolution, car cela signifie qu'une espèce n'évolue pas dans son ensemble, mais par parties : *beaucoup de ses caractéristiques évoluent plus ou moins indépendamment*. Chaque espèce est une mosaïque de caractères *plésiomorphes* (ancestraux ou « primitifs ») et *apomorphes* (dérivés ou « avancés »). Par exemple, la lignée amphibienne menant aux grenouilles s'est séparée de la lignée menant aux mammifères avant que les ordres mammaliens ne se diversifient, de sorte qu'en termes d'ordre de ramification, les grenouilles représentent une branche plus ancienne que les vaches ou les humains.

Dans ce sens, les grenouilles peuvent être considérées comme plus ancestrales. Les grenouilles ont effectivement certaines caractéristiques ancestrales (par exemple, cinq orteils sur la patte arrière, plusieurs os dans la mâchoire inférieure), mais elles possèdent également des caractéristiques (par exemple, quatre doigts, absence de dents dans la mâchoire inférieure) qui sont plus dérivées que celles de nombreux mammifères, en ce sens qu'elles ont évolué davantage par rapport à l'état ancestral. Dans l'ensemble, les grenouilles et les mammifères diffèrent considérablement de leurs ancêtres communs, les tétrapodes terrestres primitifs (voir la figure 17.16). De plus, de nombreuses différences entre les espèces de grenouilles ont évolué récemment, tout comme chez les mammifères. Par exemple, certaines grenouilles donnent naissance à des jeunes et non des larves. Les humains possèdent également à la fois des caractères ancestraux (par exemple, cinq doigts ; dents dans la mâchoire inférieure) et des caractères dérivés par rapport à ceux des grenouilles (par exemple, un seul os de la mâchoire inférieure, un cerveau beaucoup plus complexe). *En raison de l'évolution mosaïque, il est inexact, voire erroné, de considérer une espèce vivante comme étant plus « avancée » qu'une autre.*

L'ÉVOLUTION EST SOUVENT GRADUELLE. Darwin a soutenu que l'évolution se déroule par de petits changements successifs (*gradualisme*) plutôt que par de grands « sauts » (*saltationnisme*). La fréquence à laquelle les phénotypes évoluent par changement discret plutôt que graduel a été et est encore débattue. De nombreux taxons

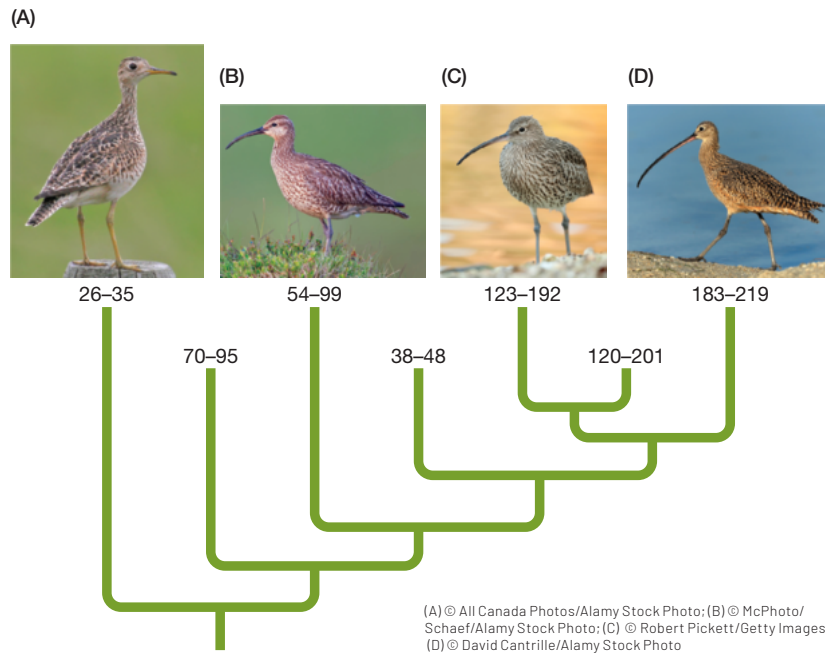


FIGURE 2.21 Les différences graduelles de longueur de bec chez ces membres étroitement liés de la famille des bécasseaux suggèrent que l'évolution a été progressive. L'intervalle de longueur de bec (en centimètres) au sein d'une espèce est donné à l'extrémité de chaque branche pour les quatre espèces montrées et pour trois autres espèces de *Numenius*. (A) Bécasseau des champs. (B) Courlis corlieu (C) Courlis cendré. (D) Courlis à long bec. (Données de 1986. *Shorebirds : An Identification Guide to the Waders of the World*, Boston et al. MA : Houghton Mifflin ; phylogénie d'après R. Gibson et A. Baker, 2012. *Mol Phy Evol* 64 : 66-72.)

supérieurs qui ont divergé dans un passé lointain (par exemple, les phyla animaux ; de nombreux ordres d'insectes et de mammifères) sont très différents et ne sont pas reliés par des formes intermédiaires, ni parmi les espèces vivantes ni dans le registre fossile. Dans certains cas, cela est sûrement dû à des lacunes dans le registre : les intermédiaires n'ont pas été fossilisés ou n'ont pas été trouvés. Le registre fossile documente cependant des intermédiaires dans l'évolution de certains taxons supérieurs (voir les chapitres 17 et 19). Les gradations parmi les espèces vivantes sont très courantes, comme nous nous y attendrions si les caractères évoluent de manière graduelle. Par exemple, la longueur et la forme du bec diffèrent considérablement parmi les espèces de bécasseaux, mais les formes les plus extrêmes sont reliées par des espèces ayant des becs intermédiaires (FIGURE 2.21).

L'HOMOPLASIE EST FRÉQUENTE L'homoplasie – l'évolution indépendante d'un caractère ou de l'état d'un caractère dans différents taxons – comprend l'évolution convergente (convergence), l'évolution parallèle (parallélisme) et la réversion évolutive.

Nous avons déjà rencontré un exemple d'évolution convergente dans la morphologie des dauphins et de certains requins (Figure 2.8). Les yeux des vertébrés et des mollusques céphalopodes (comme les calmars et les pieuvres) constituent un exemple plus complexe de convergence. Les deux possèdent un cristallin et une rétine, mais leurs nombreuses différences profondes et leur éloignement phylogénétique (Figures 2.4 et 17.7) indiquent qu'ils ont évolué indépendamment. Par exemple, les axones proviennent de l'arrière des cellules rétinienne chez les céphalopodes, mais de l'avant chez les vertébrés (FIGURE 2.22).

Les caractéristiques convergentes sont souvent des adaptations de différentes lignées à des conditions environnementales similaires. En fait, une corrélation entre un caractère convergent particulier dans différents groupes et une caractéristique de l'environnement ou de la niche écologique de ces organismes constitue souvent la meilleure preuve initiale du rôle adaptatif de cette caractéristique. Par exemple, des fleurs longues et tubulaires ont évolué indépendamment dans de nombreuses familles de plantes (FIGURE 2.23). Elles sont adaptées à la pollinisation par des animaux ayant des pièces buccales longues et fines, comme les colibris et les souimangas.

La convergence est également observée au niveau moléculaire. Les glycosides cardiaques (GC) sont des composés toxiques synthétisés et utilisés pour la défense par plusieurs lignées de plantes (par exemple, les asclépiades, famille Apocynaceae) et d'animaux (par exemple, les crapauds, famille Bufonidae). Ils inhibent la pompe Na^+/K^+ et perturbent les potentiels de membrane cellulaire en affectant le transport ionique. De nombreux insectes se nourrissant de plantes contenant des GC y sont résistants et parviennent même à se protéger en stockant ces toxines dans leurs propres

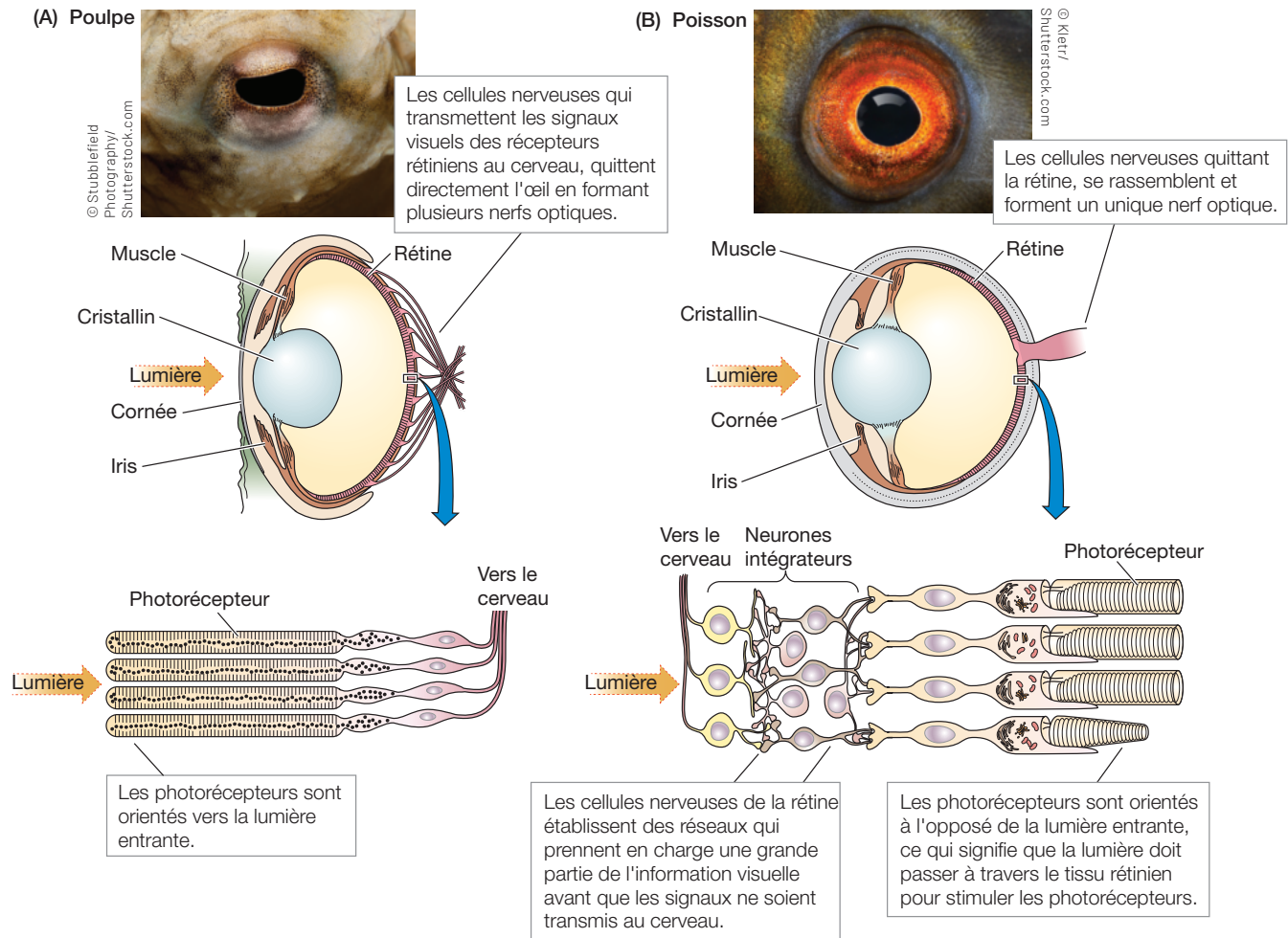


FIGURE 2.22 Un exemple extraordinaire d'évolution convergente. Les yeux (A) d'un poulpe (mollusque céphalopode) et (B) d'un vertébré présentent de nombreuses similitudes, mais notons plusieurs différences, y compris l'interruption de la rétine par le nerf optique chez le vertébré, mais pas chez le céphalopode. (A d'après M. J. Wells, 1966.

Dans K. M. Wilbur et C. M. Yonge [éds.], *Physiology of Mollusca*, vol. 2, pp. 523-545. New York : Academic Press; J. Z. Young, 1971. *The Anatomy of the Nervous System of Octopus vulgaris*. Londres : Oxford University Press; B d'après G. J. Walls, 1942. *The Vertebrate Eye and Its Adaptive Radiation*. Oxford : Oxford University Press.)

tissus (par exemple, le papillon monarque, *Danaus plexippus*). Les crapauds sont résistants à leur propre toxine, et cette résistance a également évolué indépendamment chez divers animaux, notamment certains rongeurs, hérissons, serpents et lézards, qui consomment des crapauds ou des insectes contenant des GC (FIGURE 2.24).

Dans tous ces cas, seuls quatre des acides aminés qui composent la protéine de la pompe ont été remplacés, avec exactement les mêmes substitutions d'acides aminés dans certains cas. La lignée australasienne des varans, incluant le gigantesque dragon de Komodo, a perdu cette résistance, et les deux positions d'acides aminés sont revenues précisément à leurs états ancestraux (glutamine et glycine) [25].

L'évolution parallèle est un terme utilisé pour décrire des cas dans lesquels l'évolution indépendante d'un état de caractère est supposée avoir des bases génétiques et développementales similaires, en particulier chez des espèces étroitement apparentées. Des mutations dans un gène spécifique, *Pitx1*, sont à l'origine de la perte indépendante de la ceinture pelvienne et des nageoires chez de nombreuses populations d'eau douce d'un petit poisson, l'épinoche à trois épines (voir Figure 11.15). Cependant, la distinction entre l'évolution parallèle et l'évolution convergente peut ne pas être très significative, car, comme nous le verrons, le même gène contribue souvent à des changements évolutifs similaires chez des organismes éloignés sur le plan évolutif.

Les réversions évolutives constituent un retour d'un état de caractère dérivé à un état plus ancestral [21]. Les insectes ailés ont évolué à partir d'ancêtres sans ailes, mais de nombreuses lignées d'insectes ont perdu leurs ailes au cours de l'évolution ultérieure.

« Un manuel essentiel pour comprendre comment la science révèle, jour après jour, l'histoire de la vie sur Terre. »

L'évolution est un champ scientifique en perpétuel mouvement. Dans ce livre, vous découvrirez une discipline en pleine effervescence et nourrie par les progrès fulgurants de la génétique, de la modélisation et des données empiriques.

Les auteurs nous montrent à travers plus de 2 000 illustrations comment les biologistes testent leurs hypothèses, interprètent les résultats et construisent une vision cohérente de la diversité du vivant. Schémas explicatifs, figures détaillées et illustrations accompagnent chaque concept pour en faciliter la compréhension et en révéler toute la richesse.

Ce livre, plébiscité par les experts, s'impose comme une référence incontournable. Il retrace les mécanismes fondamentaux de l'évolution et les grandes étapes de l'histoire de la vie... jusqu'à l'émergence de notre propre espèce.

UN LIVRE PÉDAGOGIQUE AVEC :

- Des **objectifs** clairs ;
- Des **encadrés** qui illustrent les sujets ;
- Un **résumé** des sujets ;
- Des **problèmes et sujets** de discussion ;
- Des **compléments en ligne** pour les profs et les étudiants



Valérie Boutin, Audrey Proust et Jean-François Bonello sont tous trois enseignants en BCPST, agrégés et normaliens. Auteurs de plusieurs ouvrages et traductions en biologie et en géologie, ils sont également membres de jurys de concours nationaux.

64,90 €

ISBN : 978-2-8073-6943-6



www.deboecksuperieur.com



Chez le même éditeur

