

De la diversification des êtres vivants à l'évolution de la biodiversité

Introduction :

Observée à un moment donné, la **biodiversité** représente à la fois le résultat et une étape de l'**évolution**. De génération en génération, on observe une variation des fréquences des caractères et des **allèles** au sein des populations. Ainsi, pour comprendre l'histoire d'une **population**, il faut étudier les mécanismes de la **dérive génétique** et de la **sélection naturelle** et s'intéresser à la génétique des populations (domaine de la biologie qui étudie l'évolution de la fréquence des allèles et des facteurs qui l'influencent).

La loi de Hardy-Weinberg est un pilier de cette discipline. Elle permet de décrire les relations entre les fréquences génotypiques et les fréquences alléliques.

Dans ce cours, nous nous intéresserons aux éléments fondamentaux permettant la mise en place de cette théorie et des facteurs contribuant à la diversification des êtres vivants.

Ainsi dans une première partie, nous découvrirons le modèle établi par Hardy-Weinberg, puis nous nous focaliserons sur les mécanismes limitant cette théorie et qui permettent de décrire l'évolution d'une population. Enfin, nous évoquerons les autres mécanismes associés à une diversification des êtres vivants sans modification du génome.

1 | Génétique des populations : la théorie de Hardy-Weinberg

a. La notion de population



Définition

Population :

Une population est un ensemble d'individus de la même espèce situés dans un espace donné et se reproduisant entre eux.

Une population se caractérise dans un premier temps par l'espèce et ses caractéristiques génétiques :

- la ploïdie (nombre de versions d'un même **chromosome** chez les individus) ;
- le nombre d'allèles existant pour le gène étudié.

Comme dans les études démographiques, la génétique des populations s'intéresse à des facteurs dynamiques et variables :

- la taille de la population (nombre d'individus) ;
- le mode de reproduction (sexué ou asexué) ;
- les flux d'individus (migration).

Tous ces éléments structurent une population et ont un impact sur l'évolution génétique des populations.

Nous allons maintenant voir comment la loi d'Hardy-Weinberg modélise l'évolution des fréquences alléliques dans les populations.

b. Théorie



La loi Hardy-Weinberg stipule l'existence d'un **équilibre des fréquences alléliques au cours des générations successives** pour une population donnée.

L'application de ce principe est basée sur le respect de critères par cette population. Parmi ces critères on peut citer les suivants.

- La population doit être de **grande taille** (supérieure ou égale à 1000 individus).
- La reproduction **sexuée** doit être le mode de reproduction de la population.

- La population doit être issue d'une **diploïdie** de l'espèce.
- Le **hasard** doit présider la survenue des croisements entre individus (panmixie).
- Il doit y avoir **absence d'interférence des forces évolutives**, telles que la **mutation**, la migration ou la **sélection**, au sein de cette population.

Si ces conditions sont vérifiées pour un gène possédant deux allèles distincts (les allèles A et a ayant pour fréquences respectives p et q dans la génération g1), la loi de Hardy-Weinberg suggère qu'à la génération suivante (génération g2) les fréquences des génotypes homozygotes AA et aa ainsi que celles des individus hétérozygotes Aa peuvent être retrouvées en appliquant les formules suivantes :

$$f(AA) = p^2$$

$$f(aa) = q^2$$

$$f(Aa) = 2pq$$

On peut retrouver ces résultats par la réalisation d'un échiquier de croisement :

	gamète 1	gamète 1
gamète 2	$A(p)$	$a(q)$
$A(p)$	AA p^2	Aa pq
$a(q)$	Aa pq	aa q^2

Les événements étant indépendants, il y a donc une **reproduction aléatoire** qui repose sur une **union au hasard des gamètes**.

L'équilibre de Hardy-Weinberg est donc caractérisé par la relation :

$$\rightarrow f(AA) + f(Aa) + f(aa) = p^2 + 2pq + q^2 = 1$$



Expérience

Prenons pour exemple les allèles M et N d'un gène donné où M et N sont codominants.



Rappel

Des allèles sont dits « codominants » si aucune relation de dominance ou de récessivité n'est établie. En ce sens, les deux allèles s'expriment et le **phénotype** hétérozygote qui en découle présente les caractéristiques de chacun des allèles.

Voici la composition de la population étudiée :

génotype	phénotype	nombre d'individus
MM	M	24
MN	MN	220
NN	N	486

total	730
-------	-----

On calcule alors une estimation des fréquences alléliques des allèles M et N :

$$f(M) = \frac{2 \times 24 + 220}{2 \times 730} \approx 0,18$$

$$f(N) = \frac{220 + 2 \times 486}{2 \times 730} \approx 0,82$$



Astuce

Dans le calcul des fréquences alléliques, pour un gène possédant deux allèles, le nombre d'allèles total est le double du nombre d'individus.

Ainsi, selon le modèle de Hardy-Weinberg, on peut prédire les fréquences génotypiques à la génération suivante :

$$f(MM) = 0,18^2 = 0,0324$$

$$f(MN) = 2 \times 0,18 \times 0,82 = 0,2952$$

$$f(NN) = 0,82^2 = 0,6724$$

L'équilibre de Hardy-Weinberg est bien retrouvé :

$$\rightarrow f(MM) + f(MN) + f(NN) = 0,0324 + 0,2952 + 0,6724 = 1$$

d. Limites de la théorie de Hardy-Weinberg

Rappelons que la théorie de Hardy-Weinberg repose sur un équilibre des fréquences alléliques au cours du temps dans une population donnée. Cet équilibre est basé sur une **absence de forces évolutives**.

Cependant, dans les populations prises dans un milieu naturel, cette loi est rarement vérifiée. En effet, il est peu probable qu'une population reste stable dans le temps. Ainsi, d'autres phénomènes interviennent dans la distribution des fréquences alléliques au sein d'une population : les mutations, la dérive génétique et la sélection naturelle

2 | L'évolution des populations : mutations, dérive génétique et sélection naturelle

a. L'effet du hasard dans l'évolution

Le **hasard** est un facteur décisif dans l'évolution. Il peut être à l'origine d'une diversité biologique entre les individus d'une population, et peut également avoir des conséquences sur le devenir de la population (extinction, émergence).

Le hasard s'exprime dans l'émergence des mutations mais également dans l'évolution de la population et la dérive génétique.

1 L'apparition des mutations



Les événements à l'origine d'une diversification génétique des populations liés au hasard sont nombreux :

- **mutations ponctuelles** survenant lors de la réplication ;
- **brassages chromosomiques** lors de la formation des gamètes couplés à leur rencontre lors de la fécondation ;
- **transferts horizontaux** de gènes ;
- **duplications géniques.**



La mutation est un obstacle au modèle d'Hardy-Weinberg. En effet, il y a une modification de la composition allélique avec l'apparition de nouveaux génotypes.

Nous avons vu que, lors de la séparation des chromosomes homologues en anaphase de division méiotique, on assiste à une répartition aléatoire des chromosomes (donc des allèles) dans chaque gamète.

Selon ce constat, on estime que la reproduction peut être modélisée par un tirage au sort des différents allèles des parents. Or, dans une population donnée, certains individus peuvent se reproduire plusieurs fois et d'autres non.

On peut alors affiner ce modèle et proposer que la transmission des allèles d'une génération à l'autre puisse être considérée comme un tirage au sort avec remise de billes de couleurs.

2 La dérive génétique



Dérive génétique :

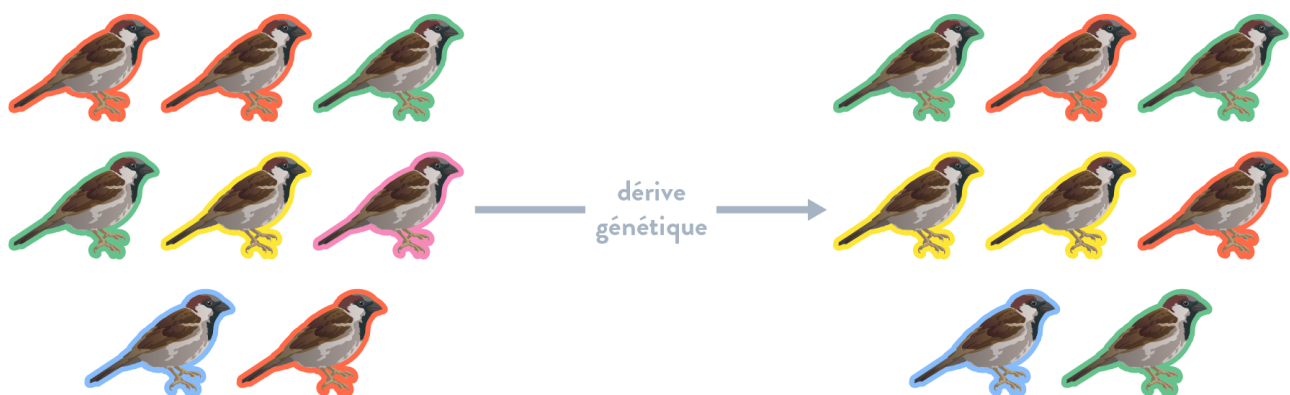
La dérive génétique représente les variations aléatoires de la fréquence des allèles au sein d'une population ou d'une espèce. Elle dépend de la taille de la population.

La transmission des allèles étant modélisée comme un tirage au sort aléatoire des gamètes, il est important de prendre en considération la taille de la population. Plus la population est petite, plus la probabilité de tirer deux fois la même bille est forte.

→ Cette modélisation appuie l'hypothèse de variations des fréquences alléliques totalement aléatoires et imprévisibles.



La taille de la population, indissociable de la dérive génétique, limite la théorie d'Hardy-Weinberg.



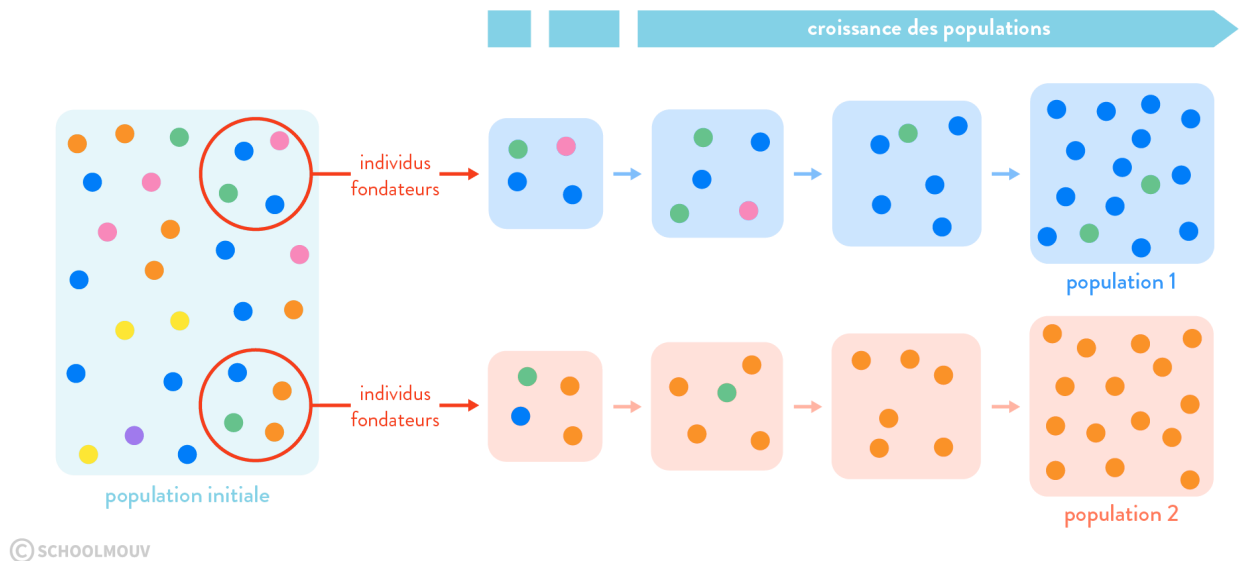
© SCHOOLMOUV

Dans une population à faible effectif, la dérive génétique va provoquer une **diminution de la variabilité génétique** de façon aléatoire (après le tirage au sort de couleurs, l'oiseau rose n'a par exemple pas été sélectionné) en compétition avec la **sélection naturelle**.

La dérive génétique s'exprime également lors de la colonisation d'un milieu par un petit groupe d'individus (par exemple par migration). En effet, lors de la colonisation d'un milieu, la fréquence allélique du groupe est différente de celle de la population initiale. Elle correspond à un échantillon aléatoire des allèles et s'apparente à l'effet de la dérive génétique.

- Cet effet est accentué par ce que l'on nomme l'**effet fondateur**, un mécanisme largement distribué dans le monde animal (oiseaux, drosophiles).

Dérive génétique due à la migration d'un groupe d'individus



Effet fondateur :

Modification de la composition allélique au sein d'un petit groupe d'individu issu d'une population de grande taille et séparée de cette dernière.

Au facteur de diversification que constitue la dérive génétique s'ajoute celui de la sélection naturelle.

b. La sélection naturelle



Sélection naturelle :

La sélection naturelle est un mécanisme qui permet la propagation des gènes favorables par l'élimination des individus les moins aptes à

survivre et à se reproduire.

Le concept de sélection naturelle a été développé par Charles Darwin en 1859. Ce mécanisme évolutif est basé sur les caractéristiques suivantes :

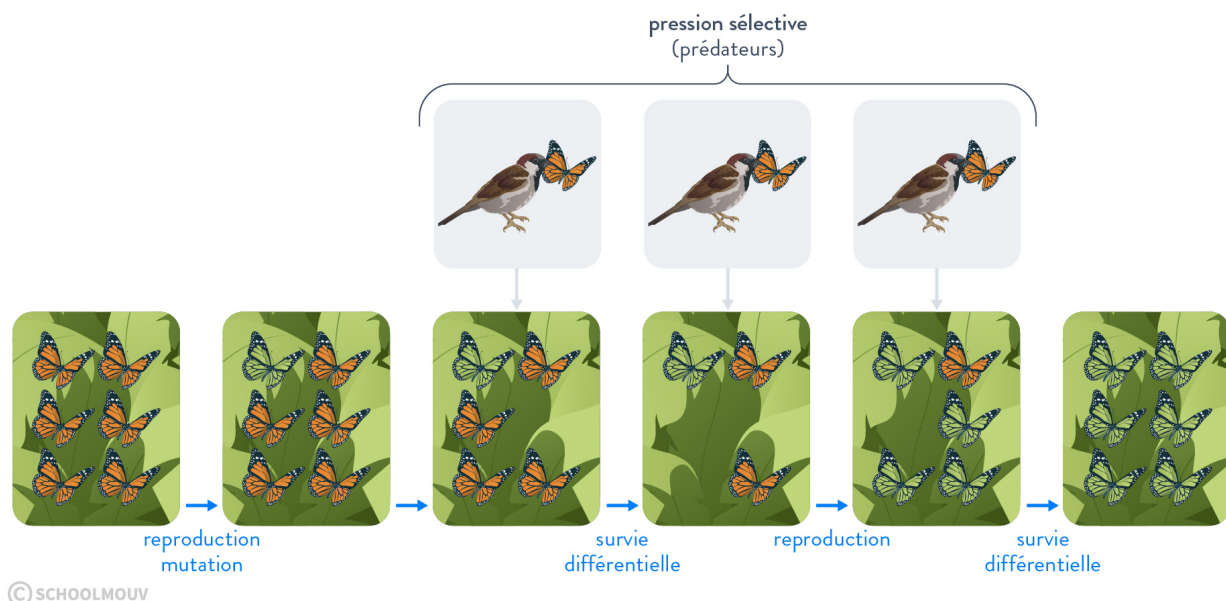
- la **variabilité des êtres vivants** dont le moteur est la mutation ;
- la **nature héréditaire** de cette variabilité ;
- la relation étroite entre cette variabilité et la **variation du succès reproducteur**.

Selon les règles de cette sélection naturelle, les **caractères avantageux** seront sélectionnés et donc davantage distribués dans la population. À l'inverse, les individus possédant des **caractères désavantageux** auront moins de descendants. Ces derniers seront alors de moins en moins représentés et, dans certains cas, éventuellement éliminés.



En biologie, le terme « population » désigne un ensemble d'individus de la même espèce qui, du fait d'un milieu de vie commun, se reproduisent majoritairement entre eux.

Les individus au sein d'une population sont soumis à une adaptation, en fonction de l'**environnement**, qui dépend des modifications aléatoires pouvant survenir.



Dans cet exemple illustré, l'individu orange, plus visible des prédateurs, est désavantagé par rapport aux autres individus et s'éteint à la génération suivante. Selon les conditions envisagées, le groupe d'individus le plus adapté aux conditions du milieu de vie est le vert.

Ci-dessous, un exemple plus concret.



En Afrique, les éléphants sont chassés pour leur ivoire (élément constituant leurs défenses). Influencée par ces activités humaines, leur population a ainsi subi une pression de sélection puisqu'elle est chassée de façon intensive pour alimenter le commerce de l'ivoire.

→ Ainsi, la population d'éléphants possédant des défenses a baissé, tandis que celle d'éléphants n'en possédant pas à l'état naturel a augmenté.

En l'absence de pression de sélection, les défenses confèrent un avantage reproductif aux individus qui en possèdent. Cependant, c'est également leur présence qui aboutit à une pression de sélection puisque



ces individus sont braconnés. Leur succès reproducteur diminue alors fortement.



En l'absence de pression de sélection, les individus sans défenses sont minoritaires. Or, comme ils ne sont pas braconnés pour l'ivoire de leurs défenses, ils deviennent, sous la pression de sélection induite par le braconnage, majoritaires.



Astuce

Remarque :

Notons toutefois que, depuis l'interdiction du braconnage, on assiste à une augmentation importante des populations avec défenses.



À retenir

- La sélection naturelle résulte donc d'une adaptation parfois très étroite des espèces à leur milieu et à leurs conditions de vie.
- Les individus au sein d'une population sont soumis à une pression de sélection en fonction de l'environnement qui dépend des modifications aléatoires (ou anthropiques) pouvant survenir.

- Ce mécanisme est automatique car non dirigé c'est-à-dire dépourvu d'intention vis-à-vis du résultat produit.

Pour autant, l'environnement des populations d'une espèce est en perpétuelle modification, notamment du fait des activités humaines, comme le braconnage et le réchauffement climatique anthropique, mais aussi du fait de modifications naturelles.

→ Il en résulte une **différenciation génétique** au cours du temps et l'apparition de **nouveaux caractères**.

Ces nouveaux caractères peuvent avoir pour conséquence la limitation des échanges entre les populations, voire même l'empêchement de la reproduction entre des populations d'une même espèce.

Un isolement de ce type peut alors conduire à la formation d'une nouvelle espèce, distincte du groupe de départ d'un point de vue génétique.



Exemple

Ces divergences génétiques peuvent notamment impacter la reproduction en milieu naturel : modification des signaux de reconnaissance, divergence du chant etc.

Les espèces peuvent ainsi être considérées comme des ensembles hétérogènes de populations qui, soumis à des forces évolutives, évoluent de façon continue dans le temps.

Mais il existe aussi des mécanismes d'évolution indépendants du génome.

3 | Mécanismes de diversification sans modification du génome



a. Transmission culturelle des comportements

Chez la plupart des vertébrés, certains comportements sont qualifiés de **culturels**. Ils sont la conséquence d'une **transmission d'attributs comportementaux** qui confèrent des avantages sélectifs dans le milieu de vie d'une société d'individus.





Les comportements ainsi transmis ne sont **pas déterminés génétiquement** mais sont **acquis au contact du groupe**.

Plusieurs espèces, dont les singes, les oiseaux, les cétacés et les rats, développent cette transmission de comportement.
Prenons pour exemple le chant chez les pinsons.



On a pu montrer que les pinsons élevés sans la présence d'adulte(s) présentent un chant déstructuré comportant certains motifs caractéristiques de l'espèce, mais dont la modulation est incomplète. Les résultats de ces observations permettent de conclure que c'est en imitant le chant des autres individus que celui-ci se développe chez le groupe et participe à son uniformité.

Tableau comparatif d'étude du chant du pinson dans différentes situations

condition expérimentale	chant final du pinson
adulte témoin	
animal élevé avec des congénères dont un adulte	
animal élevé complètement seul	
animal sourd de naissance	

© SCHOOLMOUV

La transmission culturelle de comportements est également très présente chez les macaques japonais. Au contact de leurs congénères, l'apprentissage d'éléments non génétiquement hérités confèrent à leur groupe certaines spécificités.

→ On peut citer par exemple leur aptitude à tailler et jouer avec des pierres, laver leurs aliments, mais également leurs baignades dans les eaux chaudes.

L'acquisition d'un comportement chez les macaques japonais se fait généralement entre un jeune et sa mère. Elle peut aussi se faire ensuite directement entre jeunes, si l'un des deux a reçu l'empreinte.



Définition

Empreinte :

L'empreinte désigne le processus d'apprentissage initié pendant le développement des jeunes et qui produit une modification durable du comportement



b. Associations entre êtres vivants

Les associations entre êtres vivants sont multiples.

→ Un des mécanismes contribuant à diversifier les espèces sans modification obligatoire du génome est la **symbiose**.

Dans certains cas, l'association entre deux êtres vivants peut entraîner la synthèse de nouvelles substances, la mise en place de nouvelles structures ou encore l'acquisition de comportements qui n'existent pas individuellement chez chacun des partenaires.

 À retenir

La **symbiose** pourra donc générer l'apparition de nouveaux phénotypes pour une espèce ; voire même, dans certains cas, la création d'une nouvelle espèce (comme nous l'avons vu dans la théorie endosymbiotique).

Un exemple de symbiose, important pour certains organismes végétaux, est la formation des **mycorhizes** : il s'agit d'associations symbiotiques entre des champignons du sol et des racines de végétaux favorisant la croissance des deux acteurs de l'association.

- Le développement d'un réseau de filaments retenant facilement l'eau et les sels minéraux autour des racines permet au champignon de favoriser l'absorption racinaire et donc la croissance du végétal.
- Le champignon, qui est un organisme hétérotrophe, va quant à lui bénéficier de matières organiques produites par la plante.



 À retenir

Cette association conduit à la diversification des espèces, sans pour autant que les informations génétiques des partenaires ne soient modifiées.

Les êtres vivants associés peuvent exercer une influence réciproque et provoquer ainsi des modifications de leurs phénotypes.

- c. Autres mécanismes contribuant à l'évolution du phénotype étendu des espèces



Définition

Phénotype étendu :

On parle de « phénotype étendu » en référence à l'extension du phénotype résultat de l'expression des gènes (synthèse des protéines, formation des tissus) à toutes les manifestations qui découlent de son expression : comportement de l'animal dans son environnement.

La diversification au sein des espèces peut également se faire par le **recrutement de composants inertes du milieu de vie** qui conduisent à **moduler le phénotype**.



Exemple

La mise en place d'une parure est surtout un comportement que l'on retrouve dans l'espèce humaine. Il révèle le fonctionnement social des individus pouvant porter ces ornements. Dans nos sociétés modernes, une parure est associée à l'embellissement, mais peut aussi, par exemple, signaler une appartenance religieuse.

L'apparition de ces comportements, symboles de capacités cognitives, permet d'établir et de montrer que, dès la Préhistoire, la mise en place de comportements axés sur ces ornements contribue à la diversification des différents groupes et peut conférer un avantage sélectif.



À retenir

Les traits appris culturellement sont transmis entre contemporains et sont généralement retrouvés dans les générations suivantes. Ils peuvent

subir une évolution avec notamment l'apparition de nouveaux traits pouvant être sélectionnés, contre sélectionnés, ou perdus par hasard.

Conclusion :

Comme nous l'avons vu tout au long de ce chapitre, le vivant est en constante évolution. Celle-ci peut être expliquée par des modèles prédictifs simples, comme l'expose la loi Hardy-Weinberg, basés sur des conditions strictes. Ces conditions suggèrent que les fréquences alléliques observées dans une population s'équilibrent au cours des générations successives. Cependant, la stricte délimitation de ces conditions les rend difficilement transposables à l'état naturel.

À l'état naturel, d'autres phénomènes visent à expliquer la distribution des fréquences alléliques : la mutation (apparition de nouveaux génotypes), la dérive génétique (variations aléatoires de la fréquence des allèles) et la sélection naturelle (avantage sélectif d'un groupe dans une population en fonction d'attribut spécifique). Ces forces évolutives sont des éléments moteurs de l'évolution.

Enfin, d'autres phénomènes contribuent à la diversification du vivant sans modification obligatoire des génomes. Parmi ces mécanismes on retrouve :

- la symbiose qui repose sur une association entre des êtres vivants qui tirent un bénéfice réciproque de cette interaction ;
- la transmission culturelle des comportements.

D'autres phénomènes, non développés dans ce cours, peuvent expliquer l'évolution de la biodiversité. Des événements brutaux peuvent entraîner le bouleversement de l'évolution des espèces. Les crises biologiques, comme celles observées à la fin du Crétacé (disparition des dinosaures) se caractérisent par une extinction d'espèces contre-sélectionnées par les nouvelles conditions de l'environnement, et une émergence et/ou expansion d'espèces plus adaptées.