

Chapitre 3 - De la diversification à l'évolution de la biodiversité

Dans le chapitre précédent, nous avons vu les mécanismes non permettant la diversification du vivant. Dans certains cas, ces processus conduisent à l'apparition d'une nouvelle espèce.

Quelles sont les modalités d'apparition et de disparition d'une espèce ?

Comment peut-on définir une espèce ?

I. L'évolution des populations au cours du temps

L'évolution est l'ensemble des mécanismes par lesquels les populations varient, les espèces se transforment, naissent, s'adaptent. Elles correspondent également à l'histoire des espèces et leur succession dans les temps géologiques.

1 – Population et diversité génétique : l'importance des mutations

Une population est un ensemble d'individus d'une même espèce mais ne possédant pas les mêmes combinaisons d'allèles pour les gènes constituant leur génome. Au sein d'une population il existe donc une diversité génétique correspondant à la fréquence de ces allèles. Cette diversité et donc la fréquence des allèles évoluent au cours du temps sous l'influence de plusieurs facteurs appelés forces évolutives.

L'une de ces forces évolutives correspond aux mutations, duplications et transferts de gènes qui sont source de diversité au sein des espèces (cours 1ère S). Ces mutations surviennent généralement au hasard et ont des effets plus ou moins brutaux (mutation de gènes homéotiques).

2– La sélection naturelle

La sélection naturelle correspond à l'évolution de la fréquence des allèles qui confèrent un avantage (ou un désavantage) sélectif. Les fréquences des allèles favorables ont tendance à augmenter au fil des générations alors que la fréquence des allèles défavorables a tendance à diminuer (dans des conditions fixes). C'est en 1859 que Darwin a énoncé pour la première fois ce concept.

En effet, à un instant donné, les individus d'une population ont une survie et une fertilité différente selon les conditions du milieu. Ceux dont le phénotype est favorisé auront un plus grand nombre de descendants et la fréquence de leurs allèles sera donc plus forte de génération en génération.

Ex 1 : La phalène du bouleau (livre p64)

Ex 2 : Les éléphants avec/sans défense (livre 66)

Ex 3 : Les pinsons de Darwin (Geospiza fortis voir seconde)

Remarque : les conditions changeantes induisent souvent le déclin voire la disparition de certaines espèces (voire groupes entiers). Ex : météorite et crise Crétacé Tertiaire.

3- La dérive génétique et l'effet fondateur

La dérive génétique correspond aux variations aléatoires de la fréquence des allèles (neutres) au sein d'une population ou d'une espèce.

(Dans le poly) Sachant que lors de la séparation des chromosomes homologues, il y a une répartition aléatoire des chromosomes (et donc des allèles) allant dans chaque gamète, on peut proposer que la reproduction correspond à un tirage au sort des différents allèles des parents. Sachant également que certains individus peuvent se reproduire plusieurs fois et d'autres non, on peut alors proposer une modélisation de la dérive génétique sous la forme d'un tirage au sort de billes de couleurs avec remise (car les chromosomes parentaux sont remis en jeu à chaque fois). Ces modélisations montrent que les variations des fréquences alléliques sont très fortes dans les petits effectifs. De plus, les variations sont totalement aléatoires et imprévisibles (la disparition d'un allèle se fait totalement au hasard et peut prendre un nombre très variable de générations).

La dérive génétique est forte dans les petites populations isolées du reste de l'espèce et peuvent contribuer à la disparition ou la prédominance de certains allèles. La dérive génétique va généralement entraîner une diminution de la variabilité génétique de façon aléatoire (contrebalancé par l'effet des mutations). A l'inverse, dans les grandes populations, la dérive génétique est faible.

La colonisation d'un milieu par un petit groupe d'individus isolé du reste de l'espèce contribue à la formation d'un groupe qui devient rapidement différent à cause de la dérive génétique mais également à cause de l'effet fondateur (sélection d'un petit groupe au hasard avec un équipement allélique donné).

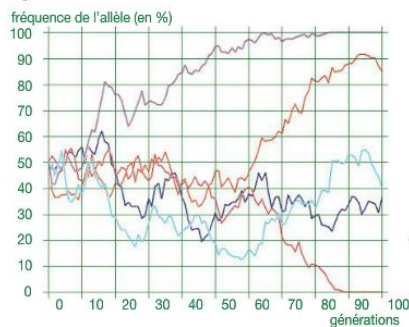
• Des mécanismes de diversification aléatoires

Le hasard intervient dans la diversification des êtres vivants puisque les mécanismes à l'origine des variations (mutations ponctuelles, duplications géniques, transferts horizontaux de gènes) se produisent de façon aléatoire.

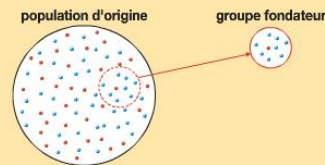
• Dérive génétique et effet fondateur

Le hasard intervient également lors de la constitution des générations successives dans une population.

La **dérive génétique** est une modification aléatoire de la **fréquence d'un allèle** dans une population ; elle conduit à une perte de diversité, et ce d'autant plus vite que la population est petite.



Statistiquement, un échantillon d'une population est « à l'image » de l'ensemble de la population. Mais ceci n'est vrai que sur un effectif suffisamment important. Lorsqu'une petite sous-population s'isole d'un groupe plus important, la diversité de cette sous-population peut, par hasard, être différente de celle du groupe d'origine : c'est l'« effet fondateur ».



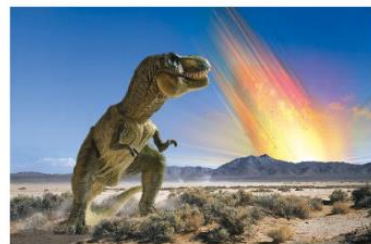
• Des perturbations majeures imprévisibles

Le hasard peut enfin intervenir à un niveau plus global. Il est scientifiquement montré qu'à plusieurs reprises, des événements soudains ont profondément bouleversé la biodiversité.

Par exemple, la crise biologique de la fin du Permien, il y a 250 Ma, est la plus importante que la Terre ait connue : elle aurait entraîné l'extinction de 95 % des espèces marines.

Il y a 65 Ma, la chute d'une météorite géante, associée à un volcanisme paroxystique, a provoqué la disparition d'un grand nombre d'espèces (dont les fameux dinosaures) et décimé les effectifs de nombreuses populations.

Cependant, de tels événements, imprévisibles, sont aussi l'occasion pour d'autres espèces de connaître une diversification qui n'aurait sans doute pas eu lieu sans la disparition d'autres groupes. C'est, par exemple, le cas des mammifères qui connaissent une extraordinaire diversification au début du Cénozoïque.



Quelle serait la biodiversité actuelle si la météorite responsable de la crise de la fin du Crétacé n'était pas tombée sur la Terre ?

Exercice d'application : La drépanocytose et la résistance au paludisme

Objectif : Replacer dérive et sélection naturelle pour montrer comment ses deux mécanismes modifient la diversité d'une population.

Capacité :

- Recenser, extraire et organiser des informations
- Analyser une situation concrète, à partir d'arguments variés (données génétiques, paléontologiques, biologiques, arbres phylogénétiques, etc.)

II. La notion d'espèce

TP 6 : La notion d'espèce et ses limites

Objectif : Expliquer comment une espèce apparaît et envisager la limite de la notion d'espèce

Matériel : Ensemble documentaire sur le Pizzly (tâche complexe).





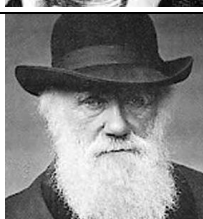
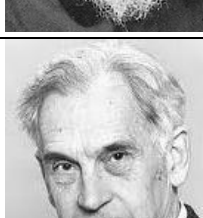
Capacités et attitudes :

- Recenser, extraire et organiser des informations
- Analyser des informations relatives à la définition des limites d'une espèce vivante
- Analyser des exemples de spéciation dans des contextes et selon des mécanismes variés à partir de documents fournis.
- Analyser des exemples d'hybrides interspécifiques fertiles ou non
- Communiquer à l'écrit (rédaction d'un article scientifique sur Word)

Historique de la notion d'espèce (Annexe)

L'espèce est un concept dont la définition fait l'objet de nombreux débats. On retrouve aujourd'hui dans la littérature scientifique jusqu'à 22 définitions différentes de l'espèce ! On peut donc parler de concepts de l'espèce au pluriel ... La notion d'espèce est donc un concept flou, qui ne peut pas s'appliquer de façon universelle. Voici quelques-unes des conceptions classiques de l'espèce :

Document : l'évolution de la conception de l'espèce.

	<p>Georges-Louis Leclerc, comte de Buffon (1707 – 1788) :</p> <p>« La comparaison de la ressemblance des individus n'est qu'une idée accessoire et souvent indépendante de la succession constante des individus par la génération car l'Ane ressemble plus au Cheval que le Barbet au Lévrier, et cependant le Barbet et le Lévrier ne font qu'une espèce puisqu'ils produisent ensemble des individus qui peuvent eux-mêmes en produire d'autres, alors que le Cheval et l'Ane sont certainement des espèces différentes puisqu'ils ne produisent ensemble que des individus viciés et inféconds ».</p>
	<p>Carl Von Linné (1707 -1778) :</p> <p>« Appartiennent à la même espèce tous les êtres vivants qui se ressemblent suffisamment pour recevoir le même nom ».</p>
	<p>Georges Cuvier (1769 – 1832) :</p> <p>« L'espèce est une collection de tous les corps organisés, nés les uns des autres ou de parents communs, et de ceux qui leur ressemblent autant qu'ils se ressemblent entre eux ».</p>
	<p>Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet, chevalier de Lamarck (1744 – 1829) :</p> <p>« La nature n'a réellement formé ni classes, ni ordres, ni familles, ni genres, ni espèces constantes, mais seulement des individus qui se succèdent les uns aux autres et qui ressemblent à ceux qui les ont produits. Les espèces se fondent les unes dans les autres et leur délimitation est arbitraire ».</p>
	<p>Charles Robert Darwin (1809 – 1882) :</p> <p>« Je considère le terme espèce comme arbitrairement donné par pure commodité à un ensemble d'individus qui se ressemblent beaucoup entre eux ».</p>
	<p>Ernst Mayr (1904 – 2005) :</p> <p>1942 : « L'espèce est un groupe de populations naturelles à l'intérieur duquel les individus sont réellement ou potentiellement capables de se croiser, toute espèce est isolée du point de vue de la reproduction des autres espèces ».</p> <p>1963 : « L'espèce est une communauté reproductrice de populations, reproductivement isolée d'autres communautés et qui occupe une niche particulière dans la nature. »</p>
	<p>Pierre Delforge, Botaniste</p> <p>1994 : « Une espèce est donc un lignage simple qui possède ses propres tendances évolutives et son propre destin historique »</p>
	<p>McClellan 1997</p> <p>Ensemble de populations entre lesquelles il peut y avoir des échanges de gènes, et dont les descendants de parents de populations différentes ont une valeur sélective égale à celle des parents.</p>

Un article intéressant sur la notion d'espèce et ses limites :

<http://www.cnrs.fr/cw/dossiers/dosevol/decouv/articles/chap5/veille.html>

La diversité du vivant est en partie décrite comme la diversité des espèces. La définition de l'espèce a beaucoup varié au cours du temps. On définit l'espèce selon deux grands critères possédant chacun leur limites :

1- L'espèce typologique ou le critère de ressemblance

- Critère de ressemblance ou la définition typologique de l'espèce : les individus d'une même espèce se ressemblent. En tout cas ils se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent aux individus d'autres espèces.

Limites :

- le dimorphisme sexuel (Lion, lionne / cas de certaines araignées, papillons ...)
- les espèces jumelles (Zerynthia)
- les espèces mimétiques (mimétisme).

2- L'espèce biologique ou le critère d'interfécondité

- Critère d'interfécondité ou la définition biologique de l'espèce : deux individus sont de la même espèce s'ils peuvent se reproduire entre eux et avoir une descendance fertile.

Limite : Pizzly, tous les hybrides interspécifiques fertiles (Ligre, Zhorse ; croisement entre un zèbre et une jument : stérile ; mule / mulot : croisement entre un âne et une jument et le bardot, croisement entre l'ânesse et le cheval).

L'exemple du Pizzly montre qu'il faut inclure 2 éléments dans la notion d'espèce.

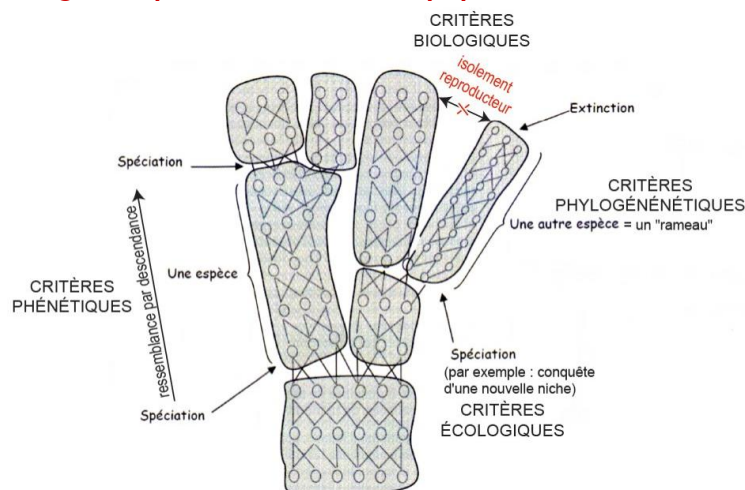
3- L'espèce écologique ou le critère de niche (habitat)

- la séparation dans l'espace et la définition d'une niche écologique (définition écologique).

4- L'espèce phylogénétique ou le critère temporel

- la séparation dans le temps et envisager que des espèces naissantes peuvent encore être interfécondes (avec hybrides fertiles ou stériles). La dissociation de ces 2 espèces sœurs nécessite du temps. (définition évolutive / phylogénétique).

Une espèce pourra donc être définie comme une population d'individus suffisamment isolés génétiquement des autres populations.



III- La spéciation

1- Les espèces ont une histoire évolutive

Une espèce apparaît quand une nouvelle population s'individualise et devient génétiquement différente du reste de la population : c'est la spéciation. La spéciation nécessite donc l'arrêt des échanges de matériel génétique entre un groupe isolé et le reste de l'espèce pendant un temps variable. L'espèce a une histoire évolutive et peut disparaître si l'ensemble des individus disparaissent (extinction).

La spéciation étant basé sur un isolement reproducteur, grands mécanismes existent : la spéciation allopatrique et la spéciation sympatrique.

2- La spéciation par isolement géographique (S. allopatrique)

La spéciation par isolement géographique : suite à une modification du climat ou du milieu, deux populations d'une même espèce peuvent être séparées. Elles subissent alors dérive et sélection de façon indépendante. Ceci peut aboutir à la création de deux espèces.

Ex : les papillons (*Zerynthia p70*)



Carte 1 : Répartition supposée de l'espèce ancestrale Z avant les dernières glaciations



Carte 2 : Répartition supposée de l'espèce ancestrale Z pendant les glaciations du quaternaire



Carte 3 : Aires actuelles de répartition des deux espèces (*Z. cassandra* en bleu et *Z. polyxena* en violet)

Durant la dernière **glaciation** du quaternaire, le climat général en Europe est devenu trop froid et trop sec pour de nombreuses espèces adaptées aux climats tempérés. Certaines se sont maintenues dans des zones aux climats plus doux, dites zones refuges, comme le sud de l'Italie ou le sud des Balkans. C'est le cas de l'espèce ancestrale hypothétique (que l'on nomme ici espèce Z) à l'origine des deux espèces actuelles *Zerynthia cassandra* et *Zerynthia polyxena*. Ainsi, l'espèce de papillon Z dont l'aire de répartition initiale est représentée en bleu sur la *carte 1* se trouve, lors des dernières glaciations, divisée

en deux sous-ensembles (*carte 2*). Deux populations sont alors géographiquement séparées. Leurs histoires évolutives divergent car des différences génétiques s'accumulent indépendamment dans chaque population.

À la fin de la période de glaciation, les aires de répartition des papillons s'étendent à nouveau vers le nord, jusqu'à se rencontrer au niveau de la plaine du Pô. Mais l'espèce ancestrale a divergé en deux nouvelles espèces dont les individus ne sont plus interféconds même s'ils peuvent, aujourd'hui, se rencontrer dans le nord de l'Italie.

3- La spéciation sans isolement géographique (S. sympatrique)

Dans un même lieu, certains évènements peuvent créer une barrière reproductrice.

Ex :

- la polyploïdisation
- La différence de structure des organes génitaux
- les décalages de temps reproductif (floraison entre des espèces végétales)
- des conditions défavorables pour certains caractères intermédiaires (génotype hétérozygote) : voir le cas des Cichlidés p 71

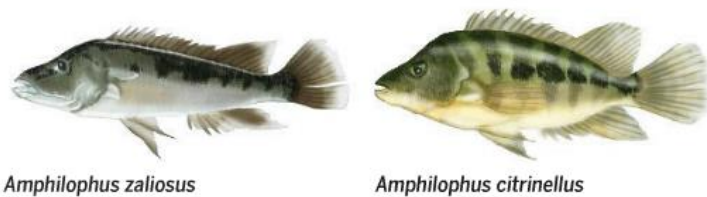
B Spéciation sans isolement géographique

L'exemple des poissons cichlidés du lac de cratère Apoyo, au Nicaragua, montre que deux espèces peuvent apparaître sans être nécessairement séparées géographiquement. Le lac Apoyo (photographie ci-contre) est relativement récent (environ 23 000 ans) ; il est petit (5 km de diamètre), relativement profond (200 m) et isolé.

• Deux espèces de cichlidés peuplent le lac Apoyo : *Amphilophus citrinellus* que l'on trouve également dans d'autres lacs de la région et *Amphilophus zaliosus* qui est endémique de ce lac. Ces deux espèces diffèrent par plusieurs caractères : morphologie externe, anatomie de la mâchoire, régime alimentaire, parade nuptiale. L'absence d'hybrides montre qu'elles ne se reproduisent pas entre elles.

Le contenu de l'estomac d'individus des deux espèces montre que *A. citrinellus* se nourrit près du rivage tandis qu'*A. zaliosus* se nourrit en eau plus profonde.

Étant donné leurs différences et leurs similitudes, on pense cependant que ces deux espèces ont une origine commune relativement récente.

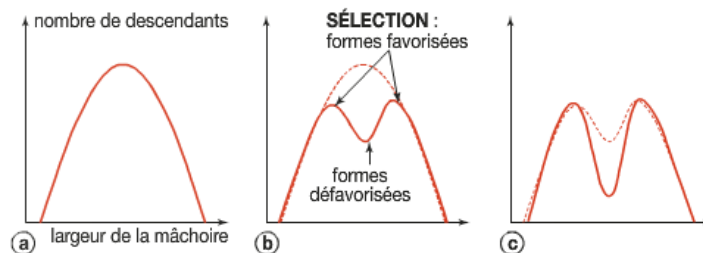


• Il semble qu'*A. citrinellus* ait colonisé le lac Apoyo en une seule fois après sa formation. Dans cette forme ancestrale colonisatrice, les individus présentaient une certaine variabilité, notamment concernant la forme de la mâchoire. Alors que certaines formes apparaissent particulièrement efficaces pour exploiter les ressources alimentaires situées près du rivage, d'autres sont plus adaptées à une alimentation en eau plus profonde.

Dans cette situation, les formes intermédiaires sont désavantagées, puisque leur morphologie ne les rend performantes

ni pour l'un des modes d'alimentation ni pour l'autre. Au contraire, la sélection naturelle maintient les individus qui présentent de façon bien marquée l'un ou l'autre des deux types de mâchoires et qui se reproduisent préférentiellement avec des individus de la même forme.

Ainsi, dans un même lieu, deux populations se sont constituées, ayant un comportement reproducteur différent (parade nuptiale notamment). Bien que fréquentant le même lac, les individus de ces deux populations ont finalement cessé de se croiser et ont divergé jusqu'à former deux espèces distinctes.



Nombre moyen de descendants en fonction de la largeur de la mâchoire :

- a : distribution normale initiale (courbe de Gauss) ;
- b : les formes intermédiaires sont défavorisées alors que les formes extrêmes sont favorisées ;
- c : deux populations distinctes apparaissent et forment deux espèces distinctes.

