



VOS OUTILS INTERACTIFS



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

▲ **Figure 25.1** Qui se serait attendu à trouver des ossements de baleine en plein désert ?

CONCEPTS CLÉS

- 25.1 Les conditions sur la Terre primitive ont permis l'apparition de la vie
- 25.2 Les archives fossiles permettent d'établir la chronologie de la vie sur la Terre
- 25.3 L'apparition des organismes unicellulaires et multicellulaires ainsi que leur colonisation des milieux terrestres sont des événements clés dans l'histoire de la vie
- 25.4 L'ascension et le déclin de groupes d'organismes reflètent les différents taux de spéciation et d'extinction
- 25.5 Des variations dans la séquence ou la régulation de gènes développementaux peuvent entraîner des modifications morphologiques majeures
- 25.6 L'évolution ne poursuit aucun objectif



▲ Fossile de *Dorudon atrox*, une ancienne baleine.

Surprise en plein désert

Climat sec, sables sculptés par le vent et soleil de plomb : le désert du Sahara n'est pas exactement l'endroit où on s'attend à découvrir des ossements de baleine. Pourtant, dès les années 1870, des chercheurs ont trouvé des fossiles de baleines en divers endroits jadis recouverts par la mer (**figure 25.1**). Par exemple, dans une région qu'on a fini par appeler Wadi Hitan (la vallée des baleines), des scientifiques ont découvert le squelette presque entier de *Dorudon atrox*, une baleine disparue il y a 35 millions d'années. La découverte de fossiles de baleines dans le Sahara est extraordinaire non seulement en raison de l'emplacement improbable, mais aussi parce qu'elle renseigne sur les débuts de la transition entre la vie terrestre et la vie marine.

Les fossiles découverts dans d'autres régions du monde racontent une histoire similaire : les organismes du passé différaient considérablement de ceux d'aujourd'hui. Ces formidables transformations qu'a connues la vie terrestre illustrent la **macroévolution**, c'est-à-dire l'évolution à grande échelle, qui se produit au-dessus du niveau de l'espèce. L'émergence des vertébrés terrestres après une série de phénomènes de spéciation chez certains animaux, les répercussions des extinctions massives sur la biodiversité et l'origine de changements adaptatifs aussi cruciaux que la capacité de voler chez les oiseaux sont autant d'exemples de changements qui relèvent de la macroévolution.

De tels changements donnent une perspective d'ensemble de l'histoire de l'évolution de la vie sur Terre – l'objet de ce chapitre. Nous examinerons d'abord les hypothèses des scientifiques sur l'origine de la vie, le sujet le plus spéculatif de toute cette partie de l'ouvrage puisqu'il n'existe aucun fossile de cet épisode si

déterminant. Nous verrons ensuite ce que nous apprennent les archives fossiles sur les événements majeurs de l'histoire de la vie et sur les facteurs qui ont déterminé l'ascension et le déclin des divers groupes d'organismes au fil du temps.

CONCEPT 25.1

Les conditions sur la Terre primitive ont permis l'apparition de la vie

Les preuves directes de l'existence de la vie sur la Terre primitive nous viennent de fossiles de microorganismes vieux de 3,8 milliards d'années. Mais où et comment sont apparues les premières cellules vivantes? Des observations et des expériences en chimie, en géologie et en physique ont amené les scientifiques à proposer un scénario selon lequel des processus chimiques et physiques ont pu produire des cellules très simples, et ce, en quatre étapes :

1. La synthèse abiotique (sans vie) et l'accumulation de petites molécules organiques comme les acides aminés et les bases azotées ;
2. La fusion de ces petites molécules pour former des macromolécules, notamment des protéines et des acides nucléiques ;
3. L'agrégation de toutes ces molécules en protocellules, des gouttelettes enveloppées d'une membrane préservant les différences chimiques entre le milieu interne et le milieu externe ;
4. L'apparition de molécules capables d'autoréplication rendant l'hérédité possible.

Ce scénario comporte de nombreuses incertitudes, mais il débouche sur des hypothèses vérifiables expérimentalement. Dans cette section, nous allons examiner de plus près quelques-uns des résultats de recherche sur lesquels reposent ces quatre étapes hypothétiques.

La synthèse des composés organiques sur la Terre primitive

Notre planète s'est formée il y a environ 4,6 milliards d'années à la suite de la condensation d'un immense nuage de poussières et de roches qui entourait le jeune Soleil. Pendant les centaines de millions d'années qui ont suivi sa naissance, la Terre a été bombardée d'énormes morceaux de roc et de glace issus de la formation du système solaire. Ces collisions ont engendré tellement de chaleur que tous les plans d'eau se sont vaporisés, empêchant la formation des mers.

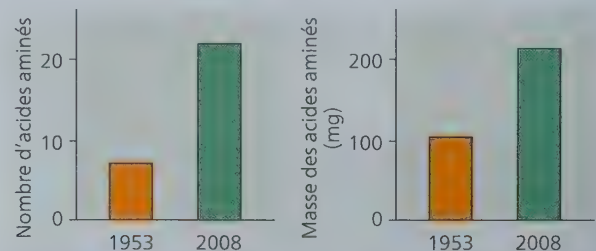
Ces bombardements massifs se sont terminés il y a de 4,2 à 3,9 milliards d'années et ont installé les conditions présidant à la naissance de la vie sur la planète. Lorsque l'intensité des bombardements a diminué, les conditions environnementales qui existaient sur la planète étaient extrêmement différentes de celles que l'on connaît aujourd'hui. À l'origine, l'atmosphère contenait peu de molécules d'oxygène, mais elle était probablement dense et renfermait de la vapeur d'eau et divers composés issus des éruptions volcaniques, dont les molécules d'azote et ses dérivés oxydés, de dioxyde de carbone, de méthane, d'ammoniac et d'hydrogène. Au cours du refroidissement de la Terre, la condensation de la vapeur d'eau a formé les océans, et une grande partie de l'hydrogène s'est rapidement échappée dans l'espace.

Dans les années 1920, le chimiste russe A. I. Oparin (1894-1980) et le scientifique britannique J. B. S. Haldane (1892-1964) ont postulé, chacun de leur côté, que l'atmosphère primitive de la Terre était un milieu réducteur (qui fournit des électrons), dans lequel des composés organiques pouvaient se former à partir de molécules très simples. L'énergie nécessaire à ces synthèses organiques aurait pu provenir de la foudre et d'un intense rayonnement ultraviolet (UV). Haldane a avancé que les océans primitifs consistaient en une solution de molécules organiques, une « soupe primitive » dans laquelle la vie aurait pris naissance.

En 1953, Stanley Miller et Harold Urey, de la University of Chicago, ont vérifié l'hypothèse d'Oparin et de Haldane en recherchant en laboratoire des conditions comparables à celles de la Terre primitive (selon les scientifiques de l'époque). Leur expérience a permis de produire, en l'espace de quelques jours seulement, divers acides aminés et d'autres composés organiques présents dans les organismes vivant aujourd'hui (voir la figure 4.2). Depuis, de nombreux laboratoires ont répété l'expérience désormais classique de Miller en modifiant la composition de l'atmosphère et les sources d'énergie (radiations UV, radiations ionisantes, chaleur). Ces modèles modifiés ont également produit des composés organiques.

Toutefois, de plus en plus de scientifiques pensent que l'atmosphère primitive se composait surtout d'azote et de dioxyde de carbone, et qu'elle n'était ni réductrice ni oxydante (qui arrache des électrons). Des expériences récentes du type de celle de Miller et Urey menées dans de telles atmosphères « neutres » ont également produit des molécules organiques. De plus, de petites poches de l'atmosphère de la Terre primitive – comme celles à proximité des cratères des volcans – ont constitué des milieux réducteurs. Il se peut que les premiers composés organiques se soient formés près des volcans. En 2008, en testant cette hypothèse de l'atmosphère volcanique, des chercheurs ont fait appel à de l'équipement moderne pour analyser des molécules que Miller avait conservées après l'une de ses expériences. Leurs analyses ont montré que de nombreux acides aminés s'étaient formés dans des conditions simulant une éruption volcanique (figure 25.2).

▼ **Figure 25.2** La synthèse d'acides aminés lors d'une éruption volcanique simulée. En plus de l'étude classique réalisée en 1953, Miller a effectué une expérience simulant une éruption volcanique. En 2008, des chercheurs qui ont réanalysé les résultats de cette expérience ont découvert qu'il se formait beaucoup plus d'acides aminés dans des conditions volcaniques simulées que dans les conditions de l'expérience initiale de 1953.



FAITES DES LIENS ► Expliquez comment on aurait pu obtenir plus de 20 acides aminés dans l'expérience de 2008. (Relisez le concept 5.4.)

Une autre hypothèse veut que les premiers composés organiques se soient formés dans des **cheminées hydrothermales**, là où l'eau chaude et les minéraux de l'intérieur de la Terre jaillissent dans les océans. Ces cheminées également appelées « fumeurs noirs » crachent une eau si chaude (de 300 à 400 °C) que les composés organiques s'y formant étaient vraisemblablement instables. Toutefois, d'autres cheminées hydrothermales, appelées **événements alcalins**, rejettent une eau dont le pH est élevé (de 9 à 11) et la température moins chaude (de 40 à 90 °C). Ce serait là un environnement plus propice à l'origine de la vie (**figure 25.3**).

Les expériences portant sur l'atmosphère volcanique et les événements alcalins montrent que la synthèse abiotique de molécules organiques peut se dérouler dans diverses conditions. Les météorites pourraient avoir été une autre source de molécules organiques. Par exemple, des fragments du météorite de Murchison, une chondrite vieille de 4,5 milliards d'années tombée en 1969 près du village de Murchison, en Australie, renfermaient plus de 80 acides aminés, dont certains en grande quantité. Ces acides aminés ne peuvent pas être des contaminants d'origine terrestre, car ils sont composés à parts égales d'isomères D et d'isomères L (voir la figure 4.7). Or, à de rares exceptions près, les organismes vivants ne fabriquent et n'utilisent que des isomères L. Des études récentes ont démontré que la météorite de Murchison contient aussi des molécules organiques clés, notamment des lipides, des sucres simples et des bases azotées comme l'uracile.

La synthèse abiotique de macromolécules

La présence de petites molécules organiques comme des acides aminés et des bases azotées ne suffit pas pour permettre l'apparition de la vie telle que nous la connaissons. Toute cellule se compose d'une grande variété de macromolécules (dont des protéines et les acides nucléiques essentiels à l'autoreproduction). Ces macromolécules pourraient-elles s'être formées sur la Terre primitive ? Une étude réalisée en 2009 a démontré qu'une étape cruciale, la synthèse abiotique de monomères d'ARN, peut se produire spontanément à partir de simples pré-curseurs moléculaires. De plus, en laissant tomber goutte à goutte des solutions d'acides aminés ou de nucléotides d'ARN sur des substrats préalablement chauffés (sable, argile, roche), des chercheurs ont obtenu des polymères de ces molécules. Ces polymères se sont formés spontanément, sans l'aide d'enzymes ou de ribosomes. À la différence des protéines, les polymères d'acides aminés consistent en un mélange complexe d'acides aminés liés et réticulés. Néanmoins, il se peut que de tels polymères aient agi comme des catalyseurs faibles de réactions chimiques sur la Terre primitive.

Les protocellules

Tous les organismes doivent pouvoir à la fois se reproduire et convertir de l'énergie. Sans ces deux fonctions, la vie s'éteint. Les molécules d'ADN contiennent de l'information génétique, notamment les instructions nécessaires pour qu'elles puissent se répliquer avec exactitude lors de la reproduction. Mais la répllication de l'ADN repose sur un mécanisme enzymatique complexe et sur une abondante provision de nucléotides – des éléments constitutifs que doit fournir le métabolisme des cellules. Cette observation donne à penser que seraient apparues simultanément des molécules capables d'autorépllication et une source



◀ **Figure 25.3** La vie a-t-elle commencé dans des événements alcalins ?

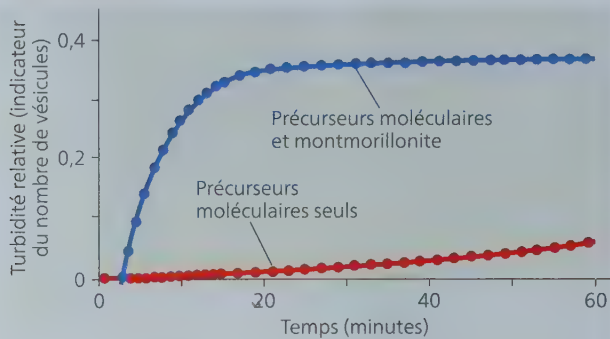
Les premiers composés organiques sont peut-être apparus dans les eaux chaudes d'événements alcalins semblables à ceux montrés ici, qui se trouvent dans la « Cité perdue », un champ d'événements vieux de 40 000 ans situé au beau milieu de l'Atlantique. Ces événements contiennent des hydrocarbures et présentent une foule de minuscules pores (en médaillon) recouverts de fer et d'autres minéraux catalytiques. Les océans primitifs étaient acides, de sorte qu'un gradient de pH se serait formé entre l'intérieur des événements et l'eau de l'océan environnant. L'énergie nécessaire à la synthèse des composés organiques aurait pu provenir de ce gradient.

d'éléments constitutifs du métabolisme. Mais comment ce phénomène se serait-il produit ?

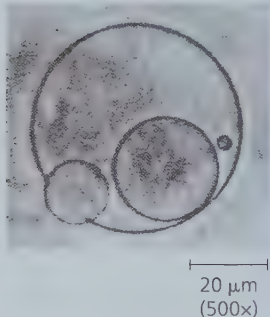
Les conditions nécessaires pourraient avoir été remplies par les **protocellules**, c'est-à-dire par des agrégats de molécules produites par voie abiotique et entourées d'une membrane ou d'une structure apparentée à une membrane. Les protocellules présentent certaines des propriétés associées à la vie, dont une certaine forme de reproduction et un métabolisme rudimentaire, ainsi que la conservation d'un milieu chimique interne distinct du milieu externe (**figure 25.4**).

Par exemple, des vésicules peuvent se former spontanément lorsque des lipides ou d'autres molécules organiques sont mis en présence d'eau. Les molécules de ce mélange, qui ont une région hydrophobe et une région hydrophile, s'organisent alors en une bicouche semblable à la bicouche lipidique d'une membrane cellulaire. L'ajout de matières comme la *montmorillonite*, une argile minérale friable produite entre autres par l'altération de sédiments d'origine volcanique, accélère grandement l'autoassemblage des vésicules (**figure 25.4a**). Cette argile, dont on croit qu'elle était commune sur la Terre primitive, fournit des surfaces sur lesquelles les molécules organiques viennent adhérer, ce qui augmente la probabilité qu'elles réagissent les unes avec les autres pour former des vésicules. Produites par voie abiotique, ces vésicules peuvent se « reproduire » spontanément (**figure 25.4b**) et augmenter leur taille (« croître ») sans dilution de leur contenu. Elles peuvent aussi absorber des particules de montmorillonite, y compris celles auxquelles se sont fixés de l'ARN et d'autres molécules organiques (**figure 25.4c**). Finalement, des expériences ont montré que certaines vésicules sont dotées d'une bicouche à perméabilité sélective et peuvent produire des réactions métaboliques en utilisant une source externe de réactifs – une autre condition préalable à la vie.

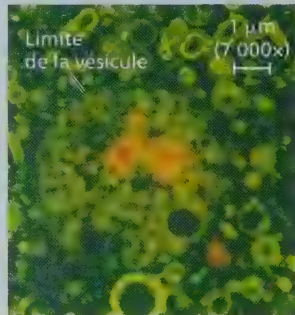
▼ **Figure 25.4** Les caractéristiques des vésicules produites par voie abiotique.



(a) **Autoassemblage.** La présence d'argile montmorillonite accélère grandement l'autoassemblage des vésicules, indicateur du nombre de vésicules.



(b) **Reproduction.** Les vésicules se divisent d'elles-mêmes, comme cette vésicule qui «engendre» des vésicules plus petites (MP).



(c) **Absorption d'ARN.** Cette vésicule a incorporé des particules d'argile montmorillonite recouvertes d'ARN (en orange).

FAITES DES LIENS ► Expliquez comment les molécules comportant une région hydrophobe et une région hydrophile peuvent s'organiser en une bicouche en présence d'eau. (Voir le concept 5.3.)

L'ARN capable d'autoréplication et les débuts de la sélection naturelle

Le premier matériel génétique a probablement été l'ARN et non l'ADN. L'ARN ne joue pas uniquement un rôle déterminant dans la synthèse des protéines. En effet, cet acide nucléique exerce également un certain nombre de fonctions catalytiques semblables à celles des enzymes (voir le concept 17.3). Ces ARN catalyseurs sont appelés **ribozymes**. Certains ribozymes peuvent fabriquer des copies complémentaires de courts brins d'ARN, à condition de disposer des éléments précurseurs que sont les nucléotides.

En laboratoire, la sélection naturelle a produit des ribozymes capables d'autoréplication. Contrairement au double brin d'ADN, qui se présente sous la forme d'une double hélice régulière, le brin unique des molécules d'ARN adopte diverses conformations tridimensionnelles déterminées par la séquence nucléotidique. Ainsi, la molécule possède à la fois un génotype (sa séquence nucléotidique) et un phénotype (sa conformation, qui interagit de façon particulière avec les molécules environnantes). Dans un milieu donné, les molécules d'ARN dotées de certaines séquences de nucléotides ont des formes qui les

rendent capables de se répliquer plus rapidement et plus fidèlement que les autres. Autrement dit, la molécule d'ARN la plus capable de s'autorépliquer engendrera le plus grand nombre de molécules. Parfois, une erreur de transcription donne naissance à une molécule qui adoptera une forme encore plus apte à l'autoréplication que la séquence ancestrale. Des phénomènes de sélection semblables pourraient s'être produits sur la Terre primitive, et la vie telle que nous la connaissons aujourd'hui pourrait bien avoir été précédée par un «monde de l'ARN» où de petites molécules d'ARN auraient pu se répliquer et stocker l'information génétique relative aux vésicules qui les transportaient.

En 2013, le chercheur Jack Szostak et ses collègues ont réussi à synthétiser une vésicule dans laquelle la copie d'un brin d'ARN messenger pouvait avoir lieu, une étape importante pour arriver à fabriquer une vésicule contenant de l'ARN capable d'autoréplication. Sur la Terre primitive, une vésicule contenant ce type d'ARN et dotée d'un pouvoir catalytique se serait distinguée de ses nombreuses voisines dépourvues d'ARN ou contenant de l'ARN ne possédant pas ces propriétés. Si cette vésicule avait pu croître, se diviser et transmettre ses molécules d'ARN à ses descendants, ces derniers auraient hérité de plusieurs propriétés de leur parent. Ces premières vésicules n'auraient porté qu'un petit nombre d'informations concernant quelques propriétés seulement, mais leurs caractéristiques héréditaires auraient pu être soumises à la sélection naturelle. Les mieux adaptées de ces protocellules auraient proliféré en raison de leur capacité supérieure d'exploiter efficacement leurs ressources et de transmettre ces caractéristiques aux générations suivantes.

Après l'apparition de ces séquences d'ARN porteuses d'information génétique dans les protocellules, de nombreux autres changements auraient pu survenir. Par exemple, l'ARN aurait pu fournir une matrice pour l'assemblage des nucléotides d'ADN. L'avantage de l'ADN bicaténaire, en tant que support de l'information génétique, est d'être beaucoup plus stable chimiquement que le fragile ARN monocaténaire et de se répliquer en faisant moins d'erreurs. Cette rigueur serait devenue essentielle à partir du moment où les génomes auraient pris de l'ampleur sous l'effet de la duplication des gènes et d'autres processus, et où les protocellules auraient dû encoder un plus grand nombre d'informations génétiques. Quand l'ADN a commencé à stocker et à répliquer l'information génétique, le «monde de l'ARN» aurait cédé la place au «monde de l'ADN». Tout aurait été alors en place pour permettre l'explosion des formes de vie qui s'est poursuivie jusqu'à nos jours sous la gouverne de la sélection naturelle. Les archives géologiques témoignent de l'apparition de ces changements.

RETOUR SUR LE CONCEPT 25.1

1. Quelle hypothèse Miller et Urey ont-ils vérifiée grâce à leur expérience ?
2. Pourquoi l'apparition des protocellules représente-t-elle une étape clé dans l'origine de la vie ?
3. **FAITES DES LIENS** ► Lors du passage du «monde de l'ARN» au «monde de l'ADN», l'information génétique a changé de support. Révisez les figures 17.4 et 19.9, puis dites comment cette évolution aurait pu se produire. Observe-t-on de tels changements de nos jours ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

Les archives fossiles permettent d'établir la chronologie de la vie sur la Terre

Les archives fossiles lèvent un coin du voile sur le monde tel qu'il était il y a très longtemps et donnent un aperçu de l'évolution de la vie sur des milliards d'années en commençant par les premières traces de son existence. Dans cette section, nous nous pencherons sur les fossiles comme autant de données scientifiques probantes. Nous verrons comment les fossiles se sont formés, comment ils sont datés et interprétés par les scientifiques, et comment ils nous renseignent (ou non) sur les changements majeurs qui ont marqué l'histoire de la vie.

Les archives fossiles

Les roches sédimentaires sont de loin les plus riches en fossiles. Les archives fossiles sont donc essentiellement basées sur l'ordre dans lequel les fossiles se sont accumulés dans ces couches sédimentaires appelées **strates** (voir la figure 22.3). D'autres types de fossiles, tels les insectes préservés dans de l'ambre (de la sève fossilisée) ou les mammifères prisonniers des sols congelés ou des glaces, fournissent également des informations utiles.

Les archives fossiles montrent que les types d'organismes qui ont peuplé la Terre à divers moments (figure 25.5) ont connu de profonds changements. De nombreux organismes du passé différaient considérablement des organismes contemporains, et bon nombre d'organismes qui pullulaient jadis sont aujourd'hui éteints. Comme nous le verrons plus loin dans cette section, les archives fossiles nous apprennent aussi comment de nouveaux groupes d'organismes sont nés de ceux qui existaient avant eux.

Gardez à l'esprit que les archives fossiles, si substantielles et significatives soient-elles, restent une chronique incomplète de l'évolution. En effet, d'innombrables organismes ne se sont pas fossilisés parce qu'ils ne sont pas morts au bon endroit ou au bon moment. De plus, bon nombre de ceux qui ont été fossilisés ont été ensuite détruits par des processus géologiques et, à ce jour, seule une petite fraction des autres a été découverte. Enfin, les archives fossiles connues comportent un biais en faveur des espèces qui ont vécu sur de longues périodes, qui étaient répandues dans certains types de milieux et qui possédaient des coquilles, des carapaces, des squelettes, etc., car ces structures facilitent la fossilisation. Cela dit, malgré leurs limites, les archives fossiles permettent de dresser un compte rendu remarquablement détaillé du changement biologique à l'échelle des temps géologiques. De plus, comme en témoignent les fossiles des ancêtres de la baleine dotés de membres postérieurs (voir les figures 22.19, 22.20 et 25.1), de nouvelles découvertes continuent de combler les lacunes que comportent les archives fossiles.

La datation des roches et des fossiles

Les fossiles sont des documents précieux pour reconstruire l'histoire de la vie, mais seulement si on peut déterminer le moment où ils s'inscrivent dans le déroulement de cette histoire. L'ordre des fossiles dans les strates rocheuses nous renseigne sur l'ordre dans lequel ils sont morts, autrement dit sur leur «âge

relatif», mais il ne nous dit pas quel est leur âge réel. (Notez que l'âge réel n'est pas synonyme d'âge certain ; ce terme signifie simplement que l'âge est donné en années plutôt que dans des termes relatifs comme *avant* ou *après*.) Examiner les positions relatives des fossiles dans les strates, c'est un peu comme enlever une à une des couches de tapisserie dans une vieille maison : on peut déterminer dans quel ordre les couches ont été appliquées, mais pas l'année où elles l'ont été.

Alors comment peut-on déterminer l'âge d'un fossile ? L'une des techniques de datation les plus courantes est la **datation radiométrique**, qui est basée sur la désintégration des isotopes radioactifs (voir le concept 2.2). Au cours de ce processus, un isotope radioactif «parent» se désintègre et se transforme en isotope «fils» à une vitesse spécifique. Cette vitesse de désintégration s'exprime par la **demi-vie**, qui représente le temps nécessaire à la désintégration de 50 % de l'isotope parent (figure 25.6). Chaque type d'isotope radioactif a une demi-vie caractéristique que ne modifient ni la température, ni la pression, ni aucune autre variable environnementale. Ainsi, le carbone 14 se désintègre relativement rapidement ; il a une demi-vie de 5 730 années. L'uranium 238 se désintègre lentement ; sa demi-vie est de 4,5 milliards d'années.

Les fossiles contiennent des isotopes de certains éléments qui se sont accumulés pendant la vie des organismes. Par exemple, le carbone qui se trouve dans un organisme vivant comprend l'isotope le plus commun, le carbone 12, de même qu'un isotope radioactif, le carbone 14. Lorsqu'il meurt, l'organisme cesse d'accumuler du carbone, et la quantité de carbone 12 qu'il contient ne change plus ; par contre, le carbone 14 que renferme l'organisme se désintègre lentement pour se transformer en un autre élément, l'azote 14. Par conséquent, la mesure du ratio de carbone 14 par rapport au carbone 12 dans un fossile permet de déterminer son âge. Cette méthode est efficace pour dater des fossiles qui ont jusqu'à 75 000 ans environ. Les fossiles plus vieux ne contiennent pas suffisamment de carbone 14 pour qu'on puisse le détecter avec les techniques actuelles ; il faut alors recourir à des isotopes dont la demi-vie est plus longue.

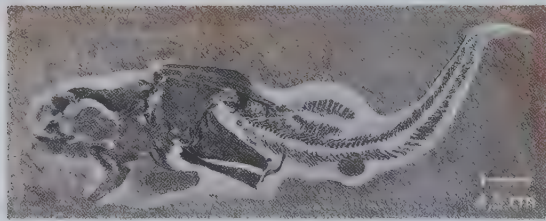
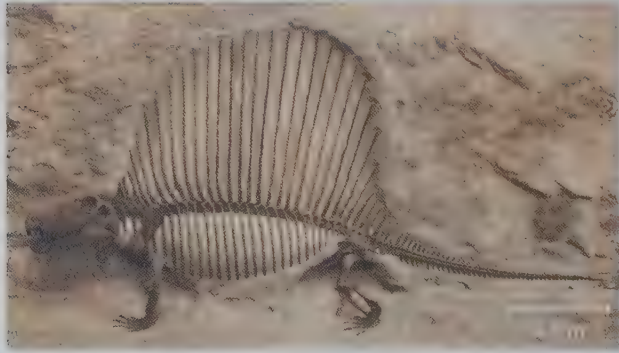
Déterminer l'âge de ces fossiles plus anciens dans les roches sédimentaires pose parfois un défi. En effet, les organismes n'incorporent pas de radio-isotopes à longues demi-vies, comme l'uranium 238, lorsqu'ils produisent leurs os ou leur carapace. De plus, les roches sédimentaires sont généralement constituées de sédiments d'âges différents. On ne peut donc pas effectuer la datation directe de ces très vieux fossiles, mais il est possible de procéder indirectement par déduction, en estimant l'âge des couches de roches volcaniques entre lesquelles les fossiles sont emprisonnés. En effet, en refroidissant, la lave se transforme en roche volcanique et emprisonne les radio-isotopes de l'environnement dans lequel vivaient les organismes fossilisés. Or, certains de ces radio-isotopes ont de longues demi-vies, ce qui permet aux géologues d'évaluer l'âge des roches volcaniques anciennes. Par exemple, si deux couches volcaniques ont respectivement 525 millions et 535 millions d'années, on sait que les fossiles pris entre ces deux couches ont autour de 530 millions d'années.

L'origine des nouveaux groupes d'organismes

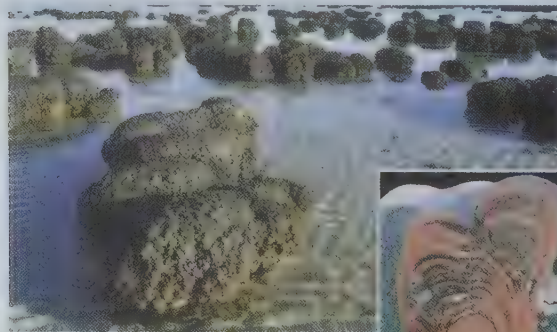
Certains fossiles fournissent des informations détaillées sur l'origine des nouveaux groupes d'organismes. Ces empreintes jouent donc un rôle primordial dans notre compréhension de

▼ **Figure 25.5 Documenter l'histoire de la vie.** Ces fossiles montrent des organismes qui ont vécu à différents moments. Même s'ils ne figurent qu'en bas du diagramme, les procaryotes et les eucaryotes unicellulaires existent toujours. En fait, la majeure partie des organismes de la planète sont unicellulaires.

▼ **Dimetrodon grandis, un carnivore de taille impressionnante.** Le dimétronon était plus étroitement relié aux mammifères qu'aux reptiles. La «voile» spectaculaire qu'il arborait sur son dos avait peut-être une fonction de thermorégulation ou un rôle ornemental pour attirer un partenaire sexuel.



▲ **Coccoosteus cuspidatus, un placoderme (un vertébré aquatique).** Ce poisson d'eau douce, carnivore, portait une cuirasse osseuse qui recouvrait sa tête et son front.



▲ **Formations de stromatolites.** En déposant de minces films de sédiments, certains procaryotes produisent des concrétions (amas minéraux cristallisés en couches concentriques) calcaires appelées stromatolites. Aujourd'hui, on trouve des stromatolites dans quelques baies marines peu profondes, comme Shark Bay, en Australie, qu'on voit ici.



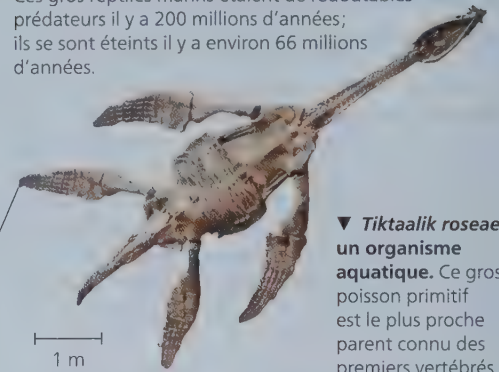
▲ **Coupe d'un stromatolite fossilisé.**

Aujourd'hui



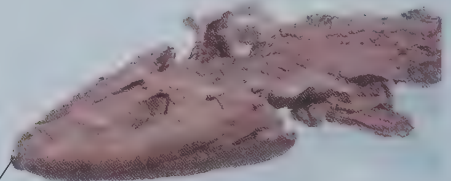
▼ **Rhomaleosaurus victor, un plésiosaure.**

Ces gros reptiles marins étaient de redoutables prédateurs il y a 200 millions d'années; ils se sont éteints il y a environ 66 millions d'années.



▼ **Tiktaalik roseae, un organisme aquatique.**

Ce gros poisson primitif est le plus proche parent connu des premiers vertébrés tétrapodes qui ont colonisé la Terre.



▼ **Hallucigenia sparsa, un animal particulier.**

Cet étrange «ver à pattes» appartenait à un groupe d'animaux à la morphologie très diversifiée; on l'a trouvé dans les schistes de Burgess, dans les montagnes Rocheuses au Canada.



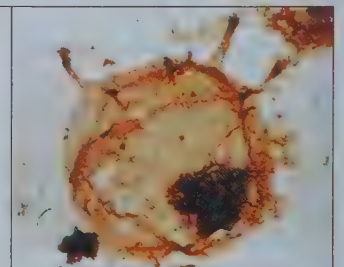
◀ **Dickinsonia costata, membre de la faune de l'Édiacarien.**

Faisant partie d'un groupe d'organismes à corps mou aujourd'hui éteints, sa classification précise reste difficile.

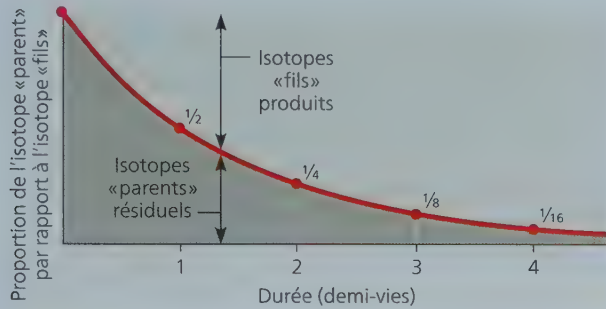


▶ **Tappania, un eucaryote unicellulaire.**

Cet organisme semble être un champignon selon sa morphologie, mais ce pourrait aussi être une algue.



▼ **Figure 25.6** La datation radiométrique. Dans ce diagramme, chaque unité de temps représente 1 demi-vie d'un isotope radioactif.



FAITES UN DESSIN ► Sur l'axe des abscisses de ce graphique, remplacez les repères actuels par des années pour illustrer la désintégration de l'uranium 238 (dont la demi-vie est de 4,5 milliards d'années).

l'évolution ; elles révèlent comment de nouvelles caractéristiques émergent et combien de temps elles mettent à se produire. Nous nous intéresserons ici à un cas précis : l'origine des mammifères.

Comme les amphibiens et les reptiles, les mammifères appartiennent au groupe des tétrapodes (du grec *tetra*, « quatre », et *pod*, « pied »), ainsi nommés parce qu'ils ont quatre membres. Les mammifères possèdent un certain nombre de caractéristiques anatomiques uniques qui se fossilisent aisément, ce qui permet aux scientifiques de retracer leur origine. Ainsi, la mâchoire inférieure est formée d'un seul os (la mandibule) chez les mammifères, et de plusieurs os chez les autres tétrapodes. De plus, chez les mammifères, les mâchoires inférieure et supérieure s'articulent sur des structures osseuses différentes de celles des autres tétrapodes. Aussi, la transmission du son dans l'oreille moyenne des mammifères fait intervenir trois os, le marteau, l'enclume et l'étrier (aussi appelés malleus, incus et stapes, respectivement), alors que chez les autres tétrapodes on n'en trouve qu'un seul, soit l'étrier (voir le concept 34.6). Finalement, alors que la denture des autres tétrapodes consiste habituellement en deux rangées de dents toutes semblables, à une seule pointe, les mammifères ont des dents différenciées : ils ont des incisives (pour couper), des canines (pour déchirer) ainsi que des prémolaires et des molaires à plusieurs pointes (pour écraser et broyer).

Comme l'illustre la **figure 25.7**, les archives fossiles indiquent que les caractéristiques spécifiques des mâchoires et des dents des mammifères ont évolué graduellement avec le temps, en plusieurs étapes. Lorsque vous observez la figure 25.7, gardez à l'esprit qu'elle ne présente que quelques exemples de crânes des fossiles qui marquent l'origine des mammifères. Si tous les crânes fossiles connus étaient rangés côte à côte selon leur forme, on verrait leurs caractéristiques se transformer graduellement d'un groupe au suivant. Certains montreraient comment les caractéristiques des mammifères, le groupe dominant aujourd'hui, sont apparues progressivement à partir de celles d'un groupe qui existait auparavant, les cynodontes. D'autres révéleraient des embranchements sur l'arbre de la vie, des groupes d'organismes qui ont prospéré pendant des millions d'années puis se sont éteints sans laisser de descendants qui aient survécu jusqu'à aujourd'hui.

1. Donnez un exemple tiré des archives fossiles qui montre à quel point la vie a changé au fil du temps.
2. **ET SI ?** ► Selon vos mesures, le ratio carbone 14/carbone 12 du crâne fossilisé que vous avez découvert représente environ 1/16 de celui des crânes des animaux actuels. Quel est l'âge approximatif du crâne fossilisé ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

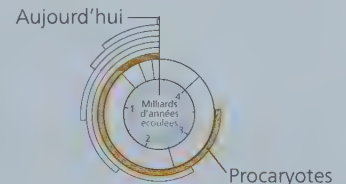
L'apparition des organismes unicellulaires et multicellulaires ainsi que leur colonisation des milieux terrestres sont des événements clés dans l'histoire de la vie

L'étude des fossiles a aidé les géologues à établir les **archives géologiques** de la vie sur la Terre, c'est-à-dire une échelle des temps géologiques qui se divise en quatre éons et leurs subdivisions (**tableau 25.1**). Les trois premiers éons, l'Hadéen, l'Archéen et le Protérozoïque, ont duré approximativement quatre milliards d'années. On parle souvent du Précambrien pour désigner collectivement ces trois éons. Le quatrième éon, le Phanérozoïque, englobe à peu près le dernier demi-milliard d'années et couvre la majeure partie de l'époque où la vie existait sur Terre sous forme d'eucaryotes multicellulaires. Le Phanérozoïque est lui-même divisé en trois ères : le Paléozoïque, le Mésozoïque et le Cénozoïque. Chaque ère représente un âge distinct dans l'histoire de la Terre et de sa vie. Par exemple, le Mésozoïque est parfois appelé l'« ère des reptiles » en raison de l'abondance de ses fossiles reptiliens, dont ceux des dinosaures. Les frontières entre les ères correspondent aux périodes d'extinctions massives durant lesquelles de nombreuses formes de vie ont disparu pour être remplacées par d'autres qui ont évolué à partir des organismes survivants.

Nous venons de voir que les archives fossiles donnent une vue d'ensemble de l'histoire de la vie à l'échelle des temps géologiques. Concentrons-nous maintenant sur certains événements majeurs qui ont marqué cette histoire et que nous étudierons plus en détail dans la cinquième partie de ce manuel. La **figure 25.8** vous aidera à situer les principaux événements dans le temps et dans le contexte des archives géologiques.

Les premiers organismes unicellulaires

Les premières preuves directes de l'existence d'une vie sur la Terre datent d'il y a près de 4 milliards d'années et viennent de stromatolites fossilisés (voir la figure 25.5). Les **stromatolites** sont des couches minérales concentriques formées par certains procaryotes qui ont déposé successivement de minces films de



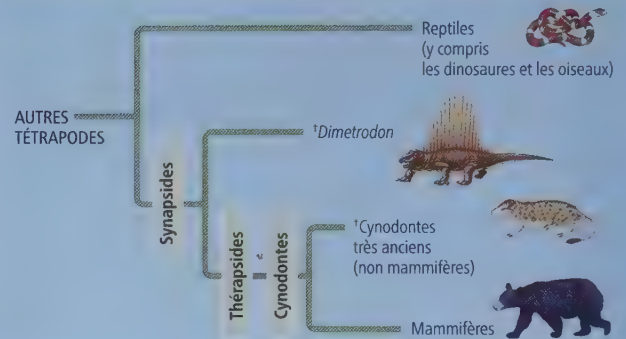
Durant 120 millions d'années, les mammifères ont émergé graduellement d'un groupe de tétrapodes, les synspsides. On voit ici quelques-uns des nombreux organismes fossiles dont les caractéristiques morphologiques correspondent aux étapes intermédiaires entre des mammifères d'aujourd'hui et leurs ancêtres synspsides primitifs. Le diagramme arborescent ci-contre illustre le contexte de l'origine des mammifères sur le plan de l'évolution (le symbole † indique une lignée éteinte).

Code de couleurs des os

- Articulaire
- Carré
- Mandibule
- Temporal

Les synspsides (il y a 300 millions d'années)

Les premiers synspsides possédaient une mâchoire inférieure formée de plusieurs os et portaient des dents à une seule pointe. L'articulation de leur mâchoire était formée par les os articulaire et carré. Derrière leur globe oculaire, il y avait une ouverture, la *fosse temporale*, par où passaient probablement les puissants muscles des joues qui assuraient la fermeture de la mâchoire. Avec le temps, cette ouverture s'est agrandie et s'est déplacée en avant de l'articulation, entre les maxillaires inférieur et supérieur, ce qui a encore augmenté la puissance et la précision de la fermeture des mâchoires (comme le fait d'allonger la distance entre la poignée d'une porte et les charnières rend plus faciles les mouvements de fermeture et d'ouverture).



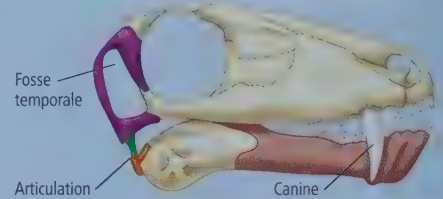
Les thérapsides (il y a 280 millions d'années)

Plus tard sont apparus les thérapsides, un nouveau groupe de synspsides caractérisés par de larges mandibules et de longues faces, et par la présence des premières dents spécialisées, de grandes canines, des tendances qui se sont maintenues chez le sous-groupe de thérapsides qu'on appelle les cynodontes.



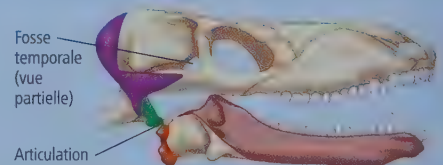
Les premiers cynodontes (il y a 260 millions d'années)

Chez les premiers thérapsides cynodontes, la mandibule était le plus gros os de la mâchoire inférieure, la fosse temporale était grande et se situait en avant de l'articulation de la mâchoire; les dents à plusieurs cuspides (pointes, non visibles ici) avaient fait leur apparition. L'articulation de leur mâchoire était formée par les os articulaire et carré, comme chez les premiers synspsides.



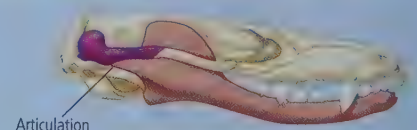
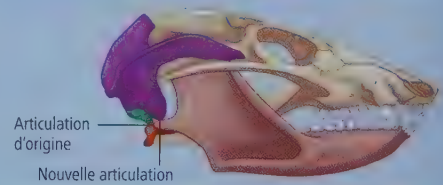
Les cynodontes plus évolués (il y a 220 millions d'années)

Les cynodontes plus évolués se caractérisent par la complexité de la disposition des cuspides de leurs dents et la double articulation de leurs maxillaires inférieur et supérieur: ils ont conservé la première articulation (os articulaire et os carré), mais une seconde est apparue entre la mandibule et l'os temporal. (Sur cette illustration et la suivante, la fosse temporale est invisible sous cet angle.)



Les derniers cynodontes (il y a 195 millions d'années)

Chez certains des tout derniers cynodontes (non mammifères) et chez les premiers mammifères, la première articulation (os articulaire et os carré) a disparu; ne reste plus que l'articulation de la mandibule et de l'os temporal entre les maxillaires inférieur et supérieur, comme chez les mammifères contemporains. L'os articulaire et l'os carré se sont déplacés vers la région de l'oreille (invisible sur cette illustration), où ils servaient à transmettre le son. Dans la lignée des mammifères, ces deux os deviendront le *malleus* et l'*incus*.



sédiments. Les premiers procaryotes et leurs stromatolites ont été les seuls habitants de la Terre pendant 1,5 milliard d'années environ. Et, comme nous allons le voir, ils y ont transformé la vie.

La photosynthèse et la révolution atmosphérique

L'oxygène (O₂) n'a pas toujours été présent en grande quantité dans l'atmosphère terrestre. La majeure partie de l'O₂ atmosphérique actuel est d'origine biologique et provient de la scission de la molécule d'eau pendant la photosynthèse. Lorsque la photosynthèse aérobie est apparue (chez les procaryotes

photosynthétiques), l'O₂ qu'elle produisait s'est probablement d'abord dissous dans l'eau environnante, jusqu'à ce qu'il atteigne une concentration suffisante pour réagir avec les autres éléments dissous dans l'eau, dont le fer. Ces sédiments comprimés ont été à l'origine des formations ferrifères rubanées, les couches de roche rouge riches en oxyde de fer qui

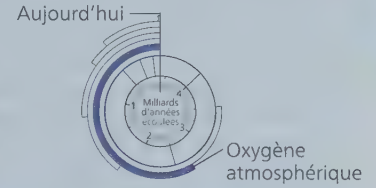


Tableau 25.1 Les archives géologiques

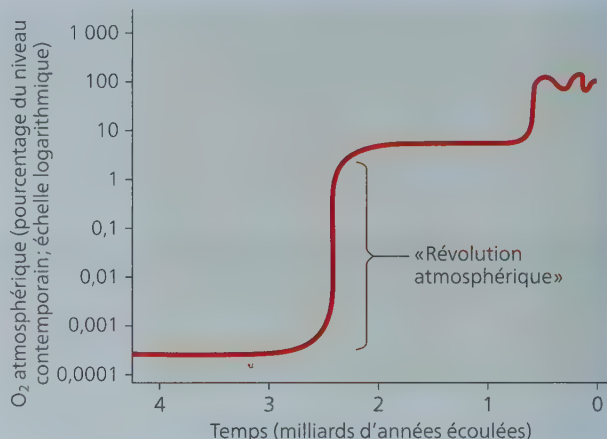
Durée relative des éons	Ère	Période	Époque	Âge (millions d'années écoulées)	Jalons de l'histoire de la vie	
Phanérozoïque	Cénozoïque	Quaternaire	Holocène	0,01	Temps historiques	
			Pléistocène	2,6	Époque glaciaire; apparition du genre <i>Homo</i>	
			Pliocène	5,3	Apparition des ancêtres des humains bipèdes	
		Néogène	Miocène			Poursuite de la radiance adaptative des mammifères et des angiospermes; apparition des premiers ancêtres directs des humains
					23	Origine de nombreux groupes de primates
		Paléogène	Oligocène		34	Suprématie accrue des angiospermes; poursuite de la radiance adaptative de la plupart des ordres de mammifères modernes
					56	Importante radiance adaptative des mammifères, des oiseaux et des insectes pollinisateurs
	Mésozoïque	Crétacé		66	Apparition et diversification des plantes à fleurs (angiospermes); extinction de nombreux groupes d'organismes, dont les dinosaures, à la fin de la période (extinctions du Crétacé)	
				145	Suprématie des gymnospermes chez les végétaux; abondance et diversité des dinosaures	
			Jurassique		201	Domination des paysages par les conifères (gymnospermes); radiance adaptative des dinosaures; origine des mammifères
				Trias	252	Radiance adaptative des reptiles; origine de la plupart des ordres d'insectes modernes; extinction de nombreux organismes marins et terrestres à la fin de la période
			Permien		299	Immenses forêts de plantes vasculaires; apparition des premières plantes à graines; origine des reptiles; suprématie des amphibiens
				Carbonifère	359	Diversification des poissons osseux; premiers tétrapodes et premiers insectes
			Paléozoïque	Dévonien		419
	444	Abondance des algues marines; colonisation de la terre ferme par les eumycètes, les végétaux et les animaux				
	485	Augmentation soudaine de la diversité de nombreux embranchements d'animaux (explosion du Cambrien)				
Cambrien	541	Présence de diverses algues et d'invertébrés à corps mou				
Protérozoïque	Néo-protérozoïque	Édiacarien		635	Fossiles d'eucaryotes les plus anciens	
				1 000		
				1 800		
				2 500		
Archéen				2 700	Accumulation de molécules d'oxygène (O ₂) dans l'atmosphère	
				3 500	Fossiles de procaryotes les plus anciens	
Hadéen				4 000	Roches les plus anciennes connues à la surface de la Terre	
				Environ 4 600	Origine de la Terre	

constituent aujourd'hui de précieuses sources de minerai de fer. Une fois que tout le fer dissous a précipité sous forme d'oxyde de fer, l'O₂ additionnel a enfin commencé à s'échapper des mers et des lacs et à s'accumuler dans l'atmosphère. L'oxydation des roches terrestres riches en fer, qui a commencé il y a approximativement 2,7 milliards d'années, est la trace laissée par ce phénomène. Selon cette chronologie, des bactéries similaires à nos cyanobactéries (bactéries photosynthétiques libératrices d'O₂) seraient apparues il y a 2,7 milliards d'années.

Comme le montre la **figure 25.9**, l'accumulation d'O₂ atmosphérique s'est faite graduellement au cours de la période comprise entre 2,7 et 2,4 milliards d'années avant notre ère. Elle s'est ensuite accélérée, et l'O₂ a alors atteint un niveau correspondant à plus de 10% de la quantité actuelle. Cette «révolution atmosphérique» a eu des conséquences déterminantes pour la vie. Sous forme de molécules ou d'ions libres, ou de composés comme le peroxyde d'hydrogène, l'O₂ s'attaque aux liaisons chimiques; il peut inhiber les enzymes et endommager les cellules. L'augmentation de sa concentration dans l'atmosphère a probablement causé la disparition de nombreux groupes de

▼ **Figure 25.9** L'avènement de l'oxygène atmosphérique.

L'analyse chimique de roches très anciennes a permis d'établir les taux d'O₂ atmosphérique au cours de l'histoire de la Terre.



COUP D'ŒIL

▼ **Figure 25.8**

Des représentations de l'échelle des temps géologiques

L'échelle des temps géologiques est tellement vaste qu'il peut être difficile de situer les jalons de l'histoire de la vie. Cette figure montre deux représentations courantes qui permettent de situer plus facilement les événements dans leur contexte: l'« horloge à rebours » et la ligne du temps horizontale.

L'analogie d'une horloge qui commence à l'origine de la Terre et dont l'aiguille imaginaire recule dans le temps sur une durée imaginaire de 1 heure permet de situer des événements qui ont eu lieu il y a des milliards d'années et de mieux s'en représenter la durée. Ainsi, sur une durée de 1 heure, les animaux sont apparus il y a 9 minutes, et les humains, il y a 0,2 seconde.

Ce diagramme « déroule » l'horloge, en quelque sorte, afin de représenter l'histoire de la vie sur une ligne temporelle horizontale. Le temps s'écoule de gauche à droite, depuis 4,6 milliards d'années jusqu'à aujourd'hui. Le code de couleurs vous aidera à faire le lien entre ces deux diagrammes ainsi qu'entre eux et le tableau 25.1.

Origine du système solaire et de la Terre

Hadéen

4,5

4

3,5

3

2,5

Milliards d'années écoulées

Archéen

Oxygène atmosphérique

Procarotes

Eucaryotes unicellulaires

Eucaryotes multicellulaires

Animaux

Colonisation des milieux terrestres

Humains

Aujourd'hui

Aujourd'hui

Humains

Colonisation des milieux terrestres

Animaux

Eucaryotes multicellulaires

Eucaryotes unicellulaires

Procarotes

Oxygène atmosphérique

Archéen

Hadéen

Origine du système solaire et de la Terre

Phanérozoïque

Mésozoïque

Paléozoïque

Cénozoïque

Milliards d'années écoulées

1

1,5

2

2,5

3

3,5

4

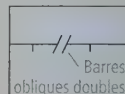
4,5

4,6

Le temps géologique est représenté ici comme une horloge qui « recule » dans le sens des aiguilles d'une montre, depuis le moment d'apparition de la Terre (il y a 4,6 milliards d'années) à aujourd'hui.

1. Utilisez l'horloge qui recule sur une durée imaginaire de 1 heure pour indiquer à quel moment les procaryotes sont apparus. À quel moment la colonisation des milieux terrestres a-t-elle eu lieu ?

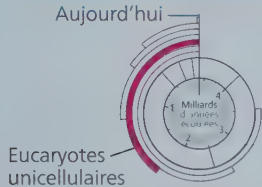
Ce diagramme montre l'ensemble des temps géologiques à l'échelle, sur une ligne temporelle continue, mais il est parfois nécessaire de « briser » cette ligne pour en limiter la taille. Les barres obliques doubles sont souvent utilisées pour représenter ces brisures; reportez-vous à la figure 25.11 pour voir un exemple.



procaryotes. Certaines espèces ont survécu dans des habitats qui étaient restés anaérobies, dans lesquels on trouve encore aujourd'hui leurs descendants, des anaérobies stricts (voir le concept 27.3). Les autres survivants se sont adaptés de diverses manières à la modification de l'atmosphère, notamment grâce à la respiration cellulaire, qui utilise l'O₂ dans un processus d'exploitation de l'énergie emmagasinée dans les molécules organiques.

L'augmentation de la concentration d'O₂ a été déterminante dans l'histoire de la vie. Quelques centaines de millions d'années plus tard, on assistait à un autre changement fondamental : l'apparition des cellules eucaryotes.

Les premiers eucaryotes



On estime à 2,1 milliards d'années l'âge des plus vieux fossiles d'organismes eucaryotes reconnus par la plupart des scientifiques. Souvenez-vous que les cellules eucaryotes ont une organisation plus complexe que les cellules procaryotes : elles possèdent une enveloppe nucléaire, des mitochondries, un réticulum endoplasmique et d'autres structures internes dont les cellules procaryotes sont dépourvues. De plus, un cytosquelette bien développé leur permet de changer de forme pour entourer et absorber d'autres cellules.

Comment l'organisation complexe de la cellule eucaryote a-t-elle pu évoluer à partir de la cellule procaryote, si simple ? Selon les données scientifiques actuelles, les eucaryotes sont apparus par **endosymbiose** : une cellule procaryote aurait phagocyté une petite cellule qui serait devenue, au fil de l'évolution, un organe présent chez tous les eucaryotes, en l'occurrence une mitochondrie. Cette petite cellule phagocytée est un exemple d'*endosymbionte*, c'est-à-dire d'une cellule qui vit à l'intérieur d'une autre cellule hôte. L'ancêtre procaryote de la mitochondrie a probablement pénétré dans la cellule hôte sous forme de proie non digérée ou de parasite. Cela peut sembler étonnant, mais des scientifiques ont observé directement des cas où des endosymbiontes qui étaient d'abord des proies ou des parasites en sont venus à entretenir une relation mutuellement bénéfique avec leur hôte, et ce, en moins de cinq ans.

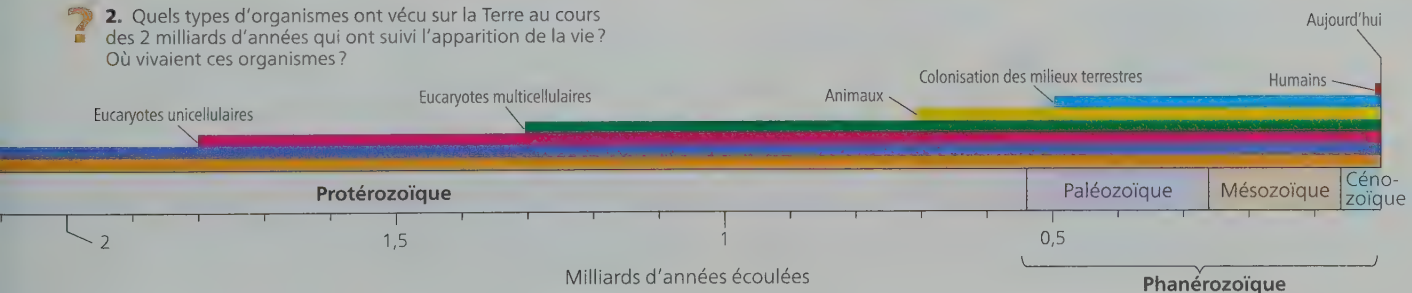
Comment l'organisation complexe de la cellule eucaryote a-t-elle pu évoluer à partir de la cellule procaryote, si simple ? Selon les données scientifiques actuelles, les eucaryotes sont apparus par **endosymbiose** : une cellule procaryote aurait phagocyté une petite cellule qui serait devenue, au fil de l'évolution, un organe présent chez tous les eucaryotes, en l'occurrence une mitochondrie. Cette petite cellule phagocytée est un exemple d'*endosymbionte*, c'est-à-dire d'une cellule qui vit à l'intérieur d'une autre cellule hôte. L'ancêtre procaryote de la mitochondrie a probablement pénétré dans la cellule hôte sous forme de proie non digérée ou de parasite. Cela peut sembler étonnant, mais des scientifiques ont observé directement des cas où des endosymbiontes qui étaient d'abord des proies ou des parasites en sont venus à entretenir une relation mutuellement bénéfique avec leur hôte, et ce, en moins de cinq ans.

Quel que soit le moyen par lequel cette relation a débuté, on peut facilement s'imaginer que la symbiose a fini par devenir avantageuse. Par exemple, dans un monde de plus en plus aérobie, une cellule elle-même anaérobie pouvait bénéficier des endosymbiontes aérobies qui tiraient profit de l'O₂. Devenant de plus en plus interdépendants, l'hôte et les endosymbiontes auraient fini par former un organisme unique dont les éléments étaient indissociables. Tous les eucaryotes, qu'ils soient hétérotrophes ou autotrophes, ont des mitochondries ou des traces génétiques de ces organites. En revanche, les eucaryotes ne sont pas tous pourvus de plastides (terme général désignant les chloroplastes et les autres organites apparentés). Donc, selon l'hypothèse de l'**endosymbiose en série** (suite d'événements endosymbiotiques), les mitochondries seraient apparues avant les plastides. Comme le montre la **figure 25.10**, les mitochondries et les plastides auraient vraisemblablement pour ancêtres des cellules bactériennes, et l'hôte de départ (la cellule qui a absorbé la bactérie devenue mitochondrie chez les descendants) serait une archéobactérie ou un proche parent des archées.

De nombreux faits étayent l'origine endosymbiotique des plastides et des mitochondries :

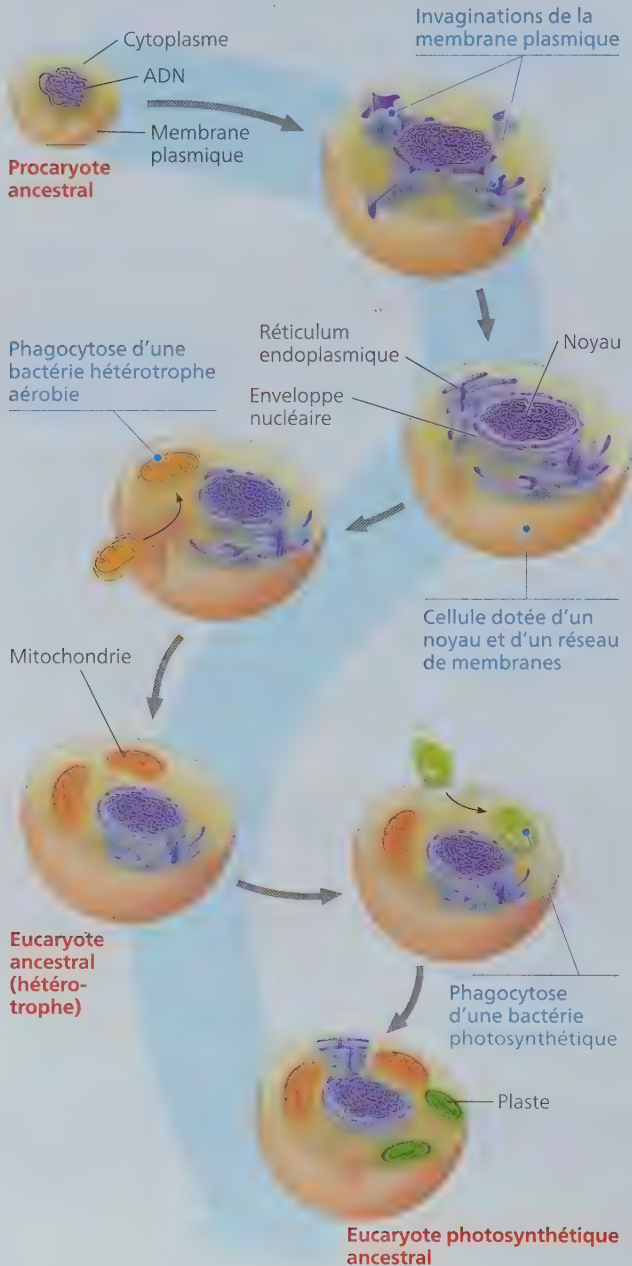
- Les membranes internes de ces deux organites comportent des enzymes et des mécanismes de transport analogues à ceux qu'on trouve dans les membranes plasmiques des bactéries actuelles.
- La réplication des mitochondries et des plastides s'accomplit par un processus de division qui rappelle la scission binaire chez certaines bactéries. Chaque organe contient des molécules d'ADN circulaires qui, comme les chromosomes des bactéries, ne sont pas associées à des histones ou à d'autres protéines.
- Ces organites contiennent les molécules d'ARN de transfert, les ribosomes et d'autres molécules nécessaires à la transcription de l'ADN et à la traduction de l'ARN en protéines.
- En ce qui concerne la taille, la séquence de nucléotides et la sensibilité à certains antibiotiques, les ribosomes des mitochondries et des plastides s'apparentent davantage aux ribosomes des procaryotes qu'aux ribosomes cytoplasmiques des cellules eucaryotes.

? 2. Quels types d'organismes ont vécu sur la Terre au cours des 2 milliards d'années qui ont suivi l'apparition de la vie ? Où vivaient ces organismes ?



Au chapitre 28, nous reviendrons sur l'origine des eucaryotes, cette fois en examinant ce qu'ont révélé les données génomiques au sujet des lignées procaryotes qui ont donné naissance aux cellules hôtes et aux endosymbiontes.

▼ **Figure 25.10** Le modèle explicatif de l'origine des mitochondries et des plastes par l'endosymbiose en série. L'hôte présumé était un procaryote, plus précisément une archéobactérie ou un proche parent des archées. Les ancêtres présumés des mitochondries étaient des bactéries (procaryotes aussi) hétérotrophes aérobies, tandis que les ancêtres présumés des plastes étaient des bactéries photosynthétiques. Dans cette figure, les flèches représentent le changement au fil de l'évolution.



L'origine de la multicellularité

Un orchestre peut jouer une plus grande variété d'œuvres musicales qu'un seul violoniste; la plus grande complexité de l'orchestre permet un plus grand nombre de variations. De même, la structure plus complexe des cellules eucaryotes a permis une diversité morphologique supérieure à celle des cellules procaryotes plus simples. Le développement des formes de vie unicellulaires très variées qui a suivi l'apparition des premiers eucaryotes est à l'origine de la diversité des eucaryotes unicellulaires qui continuent de proliférer aujourd'hui. Mais une autre vague de diversification a suivi: certains eucaryotes unicellulaires ont engendré des formes multicellulaires, qui ont elles-mêmes engendré toute une variété d'algues, de végétaux, d'eumycètes et d'animaux.

Les premiers eucaryotes multicellulaires

Aujourd'hui

Les plus anciens fossiles connus d'eucaryotes multicellulaires dont on peut établir le taxon sont ceux d'algues rouges relativement petites qui ont vécu il y a 1,2 milliard d'années. Des fossiles plus vieux encore, datant

de 1,8 milliard d'années, proviennent peut-être également de petits eucaryotes multicellulaires. Les eucaryotes multicellulaires plus grands et plus complexes n'apparaissent que bien plus tard dans les archives géologiques, soit il y a 600 millions d'années environ (voir la figure 25.5). Ces fossiles qui forment ce qu'on appelle la *faune de l'Édiacarien* sont ceux d'organismes à corps mou dont la taille pouvait dépasser 1 m de long et qui ont vécu il y a de cela entre 635 et 541 millions d'années. La faune de l'Édiacarien comprenait des algues et des animaux, ainsi que divers organismes dont la parenté taxonomique demeure inconnue.

L'apparition d'eucaryotes de grande taille au cours de la période de l'Édiacarien a été déterminante dans l'histoire de la vie. Avant leur apparition, la Terre était un monde microbien, dont les uniques habitants étaient des procaryotes et des eucaryotes unicellulaires ainsi que divers eucaryotes multicellulaires microscopiques. Alors que la diversification de la faune de l'Édiacarien tirait à sa fin, il y a environ 541 millions d'années, la Terre s'apprêtait à connaître une autre remarquable explosion de changements résultant de l'évolution: l'« explosion du Cambrien ».

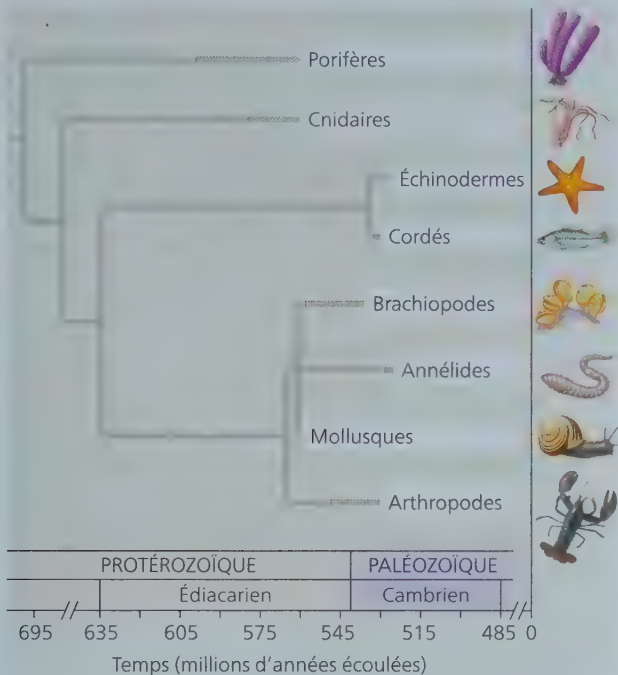
L'explosion du Cambrien

Aujourd'hui

De nombreux embranchements d'animaux contemporains apparaissent soudainement dans les archives géologiques du début du Cambrien (il y a de cela entre 535 et 525 millions d'années); c'est ce qu'on appelle l'**explosion du Cambrien**. Des fossiles

de plusieurs groupes d'animaux – des éponges, des cnidaires (l'embranchement qui comprend les anémones de mer, les méduses et des organismes apparentés) ainsi que des mollusques (escargots, palourdes et organismes apparentés) – apparaissent dans des roches encore plus vieilles datant de la fin du Protérozoïque (figure 25.11).

▼ **Figure 25.11** L'apparition de quelques groupes d'animaux. Les flèches blanches indiquent les premières apparitions de ces groupes d'animaux dans les archives fossiles.



HABILETÉS VISUELLES ► Encercler l'embranchement qui représente l'ancêtre commun le plus récent des cordés et des annélides. Quel serait l'âge minimal de cet ancêtre ?

Avant l'explosion du Cambrien, tous les animaux de grande taille avaient un corps allongé. Les fossiles des grands animaux précambriens révèlent peu de traces de prédation. Ces animaux semblent avoir été des herbivores (se nourrissant d'algues), des filtreurs ou des charognards, et non des chasseurs. L'explosion du Cambrien allait changer tout cela. Au cours d'une période relativement courte, 10 millions d'années, des prédateurs de plus de 1 m de long munis de griffes ou d'autres organes destinés à capturer des proies sont apparus ; simultanément, les proies se sont dotées de nouvelles adaptations défensives, comme des aiguilles très pointues et de lourdes « armures » corporelles (voir la figure 25.5).

Malgré les formidables effets de l'explosion du Cambrien, il semble que l'origine de nombreux embranchements des animaux soit beaucoup plus ancienne. De récentes analyses d'ADN laissent penser que les éponges sont apparues il y a 700 millions d'années. Ces analyses indiquent aussi que l'ancêtre commun des arthropodes, des cordés et d'autres embranchements apparus durant l'explosion du Cambrien ont vécu il y a 670 millions d'années. Par ailleurs, des chercheurs ont découvert des sédiments vieux de 710 millions d'années contenant des stéroïdes qui témoignent de la présence d'un groupe d'éponges particulier, ce qui est compatible avec les données des analyses moléculaires. En comparaison, le plus vieux fossile attribué à un embranchement d'animaux éteints est celui du mollusque *Kimberella*, qui a vécu il y a 560 millions d'années. Il semble donc que l'amorce qui a déclenché l'explosion du Cambrien couvrait depuis très longtemps – au moins 25 millions d'années si l'on se fie

à l'âge des fossiles de *Kimberella* et plus de 100 millions d'années si certains embranchements des animaux sont aussi vieux que l'indiquent plusieurs analyses d'ADN.

La colonisation des milieux terrestres



La colonisation des milieux terrestres marque un jalon crucial dans l'histoire de la vie. Des fossiles prouvent que les cyanobactéries et d'autres procaryotes photosynthétiques recouvraient les surfaces terrestres humides il y a déjà plus

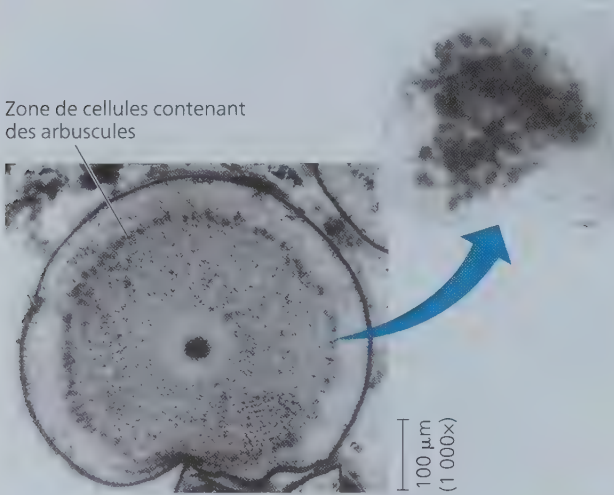
de 1 milliard d'années. Cependant, les organismes macroscopiques comme les végétaux, les eumycètes et les animaux ont commencé à coloniser les milieux terrestres il y a seulement 500 millions d'années, au début de l'ère paléozoïque. L'avancée progressive hors des milieux aquatiques ancestraux a été associée à l'apparition d'adaptations prévenant la déshydratation et permettant la reproduction sur la terre ferme.

Par exemple, de nombreux végétaux actuels possèdent un système vasculaire assurant le transport interne de matériaux et leurs feuilles sont recouvertes d'une couche de cire hydrofuge qui ralentit l'évaporation de l'eau. Les premières traces de ces adaptations datent de quelque 420 millions d'années ; de petits végétaux (d'environ 10 cm de hauteur) possédaient alors un système vasculaire, mais ils étaient encore dépourvus de feuilles et de vraies racines. Environ 40 millions d'années plus tard, les végétaux s'étaient grandement diversifiés, et comprenaient des roseaux et des plantes semblables à des arbres, avec des feuilles et de vraies racines.

Les végétaux semblent avoir colonisé les milieux terrestres en compagnie des eumycètes. Encore aujourd'hui, les racines de la plupart des végétaux sont associées à des eumycètes microscopiques qui facilitent l'absorption de l'eau et des minéraux contenus dans le sol (voir le concept 31.1) ; ces eumycètes (ou *mycorhizes*) tirent à leur tour des nutriments organiques des végétaux. De telles associations mutuellement avantageuses entre végétaux et eumycètes sont manifestes dans quelques-unes des plantes fossilisées les plus anciennes – ce qui fait remonter la relation aux débuts de la propagation de la vie dans les milieux terrestres (figure 25.12).

Bien que de nombreux groupes d'animaux soient représentés dans les environnements terrestres, les plus répandus et les plus diversifiés des animaux terrestres sont des arthropodes (en particulier les insectes et les araignées) et des tétrapodes (principalement les amphibiens, les reptiles, dont les oiseaux, et les mammifères). Les arthropodes ont été parmi les premiers animaux à coloniser la terre ferme, il y a de cela quelque 450 millions d'années. Les plus anciens tétrapodes trouvés dans les archives fossiles ont vécu il y a quelque 365 millions d'années et semblent être issus d'un groupe de poissons à nageoires charnues (voir le concept 34.3). Le groupe des tétrapodes inclut la lignée humaine, même si elle est entrée en scène beaucoup plus tard ; en effet, cette lignée a divergé de celle d'autres hominoïdes (singes anthropoïdes) il y a seulement 6 ou 7 millions d'années, et notre espèce est apparue il y a seulement 195 000 ans. Si on modifiait l'horloge de l'histoire de la Terre de façon qu'elle représente 1 heure, elle indiquerait qu'il ne s'est écoulé que 0,2 seconde depuis l'apparition des humains (voir la figure 25.8).

▼ **Figure 25.12 Symbiose ancienne.** La coupe transversale de cette tige fossile vieille de 405 millions d'années renseigne sur les mycorrhizes associées à *Aglaophyton major*, une des premières plantes terrestres. En médaillon, on voit une vue agrandie d'une cellule contenant une structure fongique ramifiée appelée arbuscule; cet arbuscule fossilisé ressemble à ceux des cellules végétales d'aujourd'hui.



RETOUR SUR LE CONCEPT **25.3**

1. La première apparition d'O₂ dans l'atmosphère a probablement déclenché une extinction massive chez les procaryotes. Expliquez pourquoi.
2. Quels faits étayent l'hypothèse voulant que les mitochondries aient précédé les plastes au cours de l'évolution des cellules eucaryotes ?
3. **ET SI ?** ► À quoi ressembleraient les archives fossiles de notre époque ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT **25.4**

L'ascension et le déclin de groupes d'organismes reflètent les différents taux de spéciation et d'extinction

L'ascension et le déclin de certains groupes d'organismes marquent le cours de la vie sur la Terre depuis ses débuts. Les procaryotes anaérobies sont apparus, ont prospéré, puis se sont éteints lorsque la teneur en O₂ a commencé à s'élever dans l'atmosphère. Des milliards d'années plus tard, les premiers tétrapodes ont émergé de la mer et ont engendré plusieurs grands groupes de nouveaux organismes. L'un de ces groupes, celui des amphibiens, a dominé la vie sur la Terre pendant 100 millions d'années, jusqu'à ce que d'autres tétrapodes (notamment les dinosaures et, plus tard, les mammifères) deviennent à leur tour les vertébrés terrestres dominants.

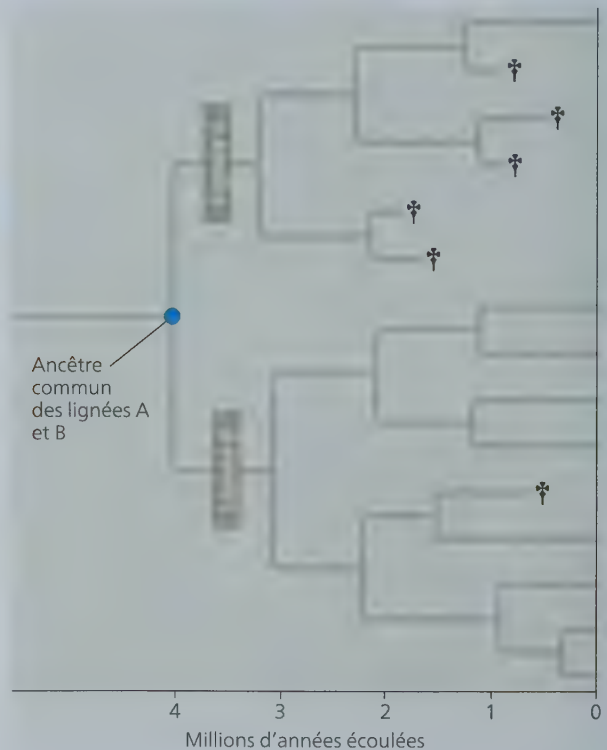
L'ascension et le déclin de ces grands groupes d'organismes et de ceux qui les ont suivis ont façonné l'histoire de la vie. Plus précisément, l'ascension ou le déclin de n'importe quel sous-groupe

est lié aux taux de spéciation ou d'extinction des espèces qui en font partie (**figure 25.13**). De la même manière qu'une population s'accroît lorsque les naissances excèdent les décès, l'ascension d'un groupe d'organismes survient lorsque le nombre de nouvelles espèces qu'il produit dépasse le nombre de celles qui s'éteignent ; évidemment, ce même groupe décline quand la disparition d'espèces l'emporte sur l'apparition de nouvelles espèces. Dans la rubrique **Habiletés scientifiques**, vous interprétez des données tirées d'archives fossiles concernant des changements survenus chez des espèces d'escargots appartenant à un groupe datant du Paléogène. Vous pourrez constater que des processus à grande échelle comme la tectonique des plaques, les extinctions de masse et les radiances adaptatives influent sur le destin des groupes d'organismes.

La tectonique des plaques

Si on avait photographié la Terre depuis l'espace tous les 10 000 ans et qu'on avait réuni ces photos pour en faire un film, on verrait quelque chose que beaucoup d'entre nous imaginent

▼ **Figure 25.13 L'influence de la spéciation et de l'extinction sur la diversité.** La diversité des espèces d'une lignée évolutive augmente lorsqu'il apparaît plus de nouvelles espèces appartenant à cette lignée que l'extinction n'en fait disparaître. Dans cet exemple hypothétique, les lignées A et B avaient donné naissance à quatre espèces entre le moment 0 et il y a 2 millions d'années, et aucune espèce n'avait disparu. Toutefois, au cours des 2 millions d'années qui ont suivi, la lignée A a connu un taux d'extinction plus élevé que la lignée B (le symbole † indique les espèces éteintes), de sorte qu'après 4 millions d'années (c'est-à-dire à partir du moment 0), la lignée A comprend une seule espèce, tandis que la lignée B en compte huit.



Estimer des données quantitatives à partir d'un diagramme et formuler des hypothèses

■ LES FACTEURS ÉCOLOGIQUES INFLUENT-ILS SUR LE TAUX D'ÉVOLUTION ? ■

Des chercheurs ont étudié les archives fossiles pour déterminer si la persistance des espèces au sein des *Volutidae*, une famille d'escargots de mer, pouvait s'expliquer par les différents modes de dispersion des larves. Certaines de ces espèces d'escargots avaient des larves non planctoniques, qui atteignaient directement le stade adulte, sans passer par un stade natatoire. D'autres espèces avaient des larves planctoniques qui passaient par un stade natatoire avant d'arriver au stade adulte, ce qui leur permettait de se disperser sur de très longues distances. La répartition géographique des adultes des espèces planctoniques avait tendance à être très étendue, tandis que celle des espèces non planctoniques était plus limitée.



■ MÉTHODE ■ Les chercheurs ont étudié la répartition stratigraphique des escargots dans les affleurements de roches sédimentaires situés sur la côte du golfe du Mexique, en Amérique du Nord. Formées il y a entre 66 et 37 millions d'années, au début de la période du Paléogène, ces roches sont une excellente source de fossiles d'escargots bien préservés. Les chercheurs ont pu classer chaque espèce d'escargot fossilisée selon qu'elle avait des larves planctoniques ou non planctoniques, en se basant sur les caractéristiques des tout premiers tours de leurs coquilles. Chaque bande du diagramme montre la longévité de chaque espèce d'escargot dans les archives fossiles.

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

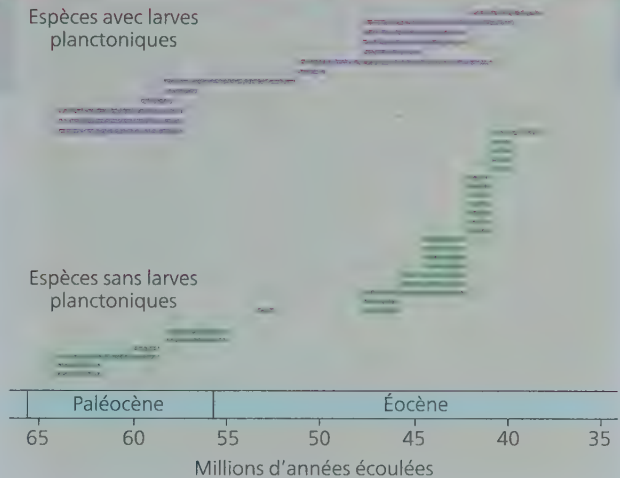
1. Vous pouvez estimer assez précisément des données quantitatives à partir d'un diagramme. Commencez par calculer un facteur de conversion en mesurant un axe qui comporte une échelle. Dans le cas présent, l'axe des abscisses représente 30 millions d'années écoulées (soit la différence entre les marques 65 millions d'années et 35 millions d'années [65 - 35 = 30]). Vous pouvez mesurer directement sur le diagramme la longueur de chaque segment, en millimètres, qui correspond à cette période de temps. En divisant

difficilement : les continents apparemment « solides comme du roc » sur lesquels nous vivons se déplacent lentement. À trois reprises au cours du dernier milliard d'années (il y a 1 milliard d'années, 600 millions d'années et 250 millions d'années), les terres émergées de la planète se sont réunies pour former un supercontinent, puis se sont disloquées. Chaque fois, la configuration des continents s'en est trouvée changée. D'après les directions dans lesquelles les continents se déplacent actuellement, certains géologues estiment qu'un supercontinent se formera dans quelque 250 millions d'années.

Selon la théorie de la **tectonique des plaques**, les continents sont de grandes plaques de croûte terrestre qui flottent sur une portion du très chaud manteau terrestre (figure 25.14).

Espèces avec larves planctoniques

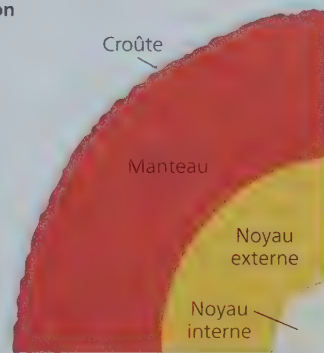
Espèces sans larves planctoniques



- la durée (30 millions d'années) par la longueur mesurée, vous obtenez un facteur de conversion (un rapport) du nombre de millions d'années par millimètre. Donc, pour estimer la période de temps représentée par une bande horizontale dans le diagramme, vous devez mesurer la longueur de la bande en millimètres, puis la multiplier par le facteur de conversion calculé.
2. Calculez la persistance moyenne des espèces avec larves planctoniques et des espèces avec larves non planctoniques.
 3. Comptez le nombre de nouvelles espèces qui se forment dans chaque groupe, en commençant à 65 millions d'années (les trois premières espèces de chaque groupe vivaient il y a environ 64 millions d'années, première période échantillonnée, et on ne sait donc pas à quel moment ces espèces sont apparues dans les archives fossiles).
 4. Proposez une hypothèse qui pourrait expliquer les différences de persistance des espèces d'escargots avec larves planctoniques et sans larves planctoniques.

Source des données : T. A. Hansen, Larval dispersal and species longevity in Lower Tertiary gastropods, *Science* 199: 885-887 (1978). Réimpression autorisée par l'AAAS.

► Figure 25.14 Vue en section de la Terre. Ce schéma exagère l'épaisseur de la croûte terrestre.



Au fil du temps, des mouvements dans le manteau déplacent les plaques, entraînant ce qu'on appelle la *dérive des continents*. Les géologues peuvent mesurer la vitesse à laquelle les plaques se déplacent actuellement – en général, seulement quelques centimètres par année – et déduire l'emplacement antérieur de chaque continent en utilisant le signal magnétique enregistré dans les roches à l'époque de leur formation. Cette méthode fonctionne, car, lorsqu'un continent change de position au fil du temps, la direction du pôle Nord magnétique enregistré dans ses roches nouvellement formées change également.

La **figure 25.15** montre les grandes plaques tectoniques terrestres. De nombreux processus géologiques importants, notamment la formation des montagnes et des îles, se produisent en bordure de ces plaques. Dans certains cas, il y a divergence : deux plaques s'éloignent l'une de l'autre, comme les plaques de l'Amérique du Nord et de l'Eurasie, qui s'écartent actuellement d'environ 2 cm par année. Dans d'autres cas, deux plaques glissent l'une sur l'autre, déterminant des régions dans lesquelles les séismes sont fréquents. La tristement célèbre faille de San Andreas, en Californie, fait partie d'une zone de contact où deux plaques glissent l'une sur l'autre. Dans d'autres cas encore, deux plaques entrent en collision, et cette collision entraîne de violents bouleversements ainsi que la formation de montagnes qui surgissent aux limites des plaques. Un exemple spectaculaire de ce phénomène s'est produit il y a 45 millions d'années, lorsque la plaque indienne s'est écrasée sur la plaque eurasiennne, entraînant la formation de la chaîne de l'Himalaya.

Les conséquences de la dérive des continents

Le déplacement des plaques tectoniques réorganise la géographie lentement mais sûrement, et ses effets cumulatifs sont spectaculaires. En plus de remodeler les caractéristiques physiques de notre planète, ce phénomène a des répercussions majeures sur la vie, car il modifie les habitats des organismes.

Examinez les changements que montre la **figure 25.16**. Il y a quelque 250 millions d'années, le déplacement des plaques a réuni les continents auparavant séparés pour former un supercontinent appelé **Pangée**. Les bassins océaniques se sont approfondis, ce qui a drainé les mers côtières. À l'époque, la plupart des espèces marines vivaient dans les eaux peu profondes, comme de nos jours, et la formation de la Pangée a détruit une bonne partie de cet habitat. De plus, le climat de l'intérieur de la Pangée était probablement encore plus froid et plus sec que celui de l'Asie centrale d'aujourd'hui. Globalement, la formation de la Pangée a eu un tel impact sur l'environnement physique et climatique qu'elle a entraîné l'extinction de certaines espèces et ouvert de nouvelles possibilités aux groupes d'organismes qui ont survécu.

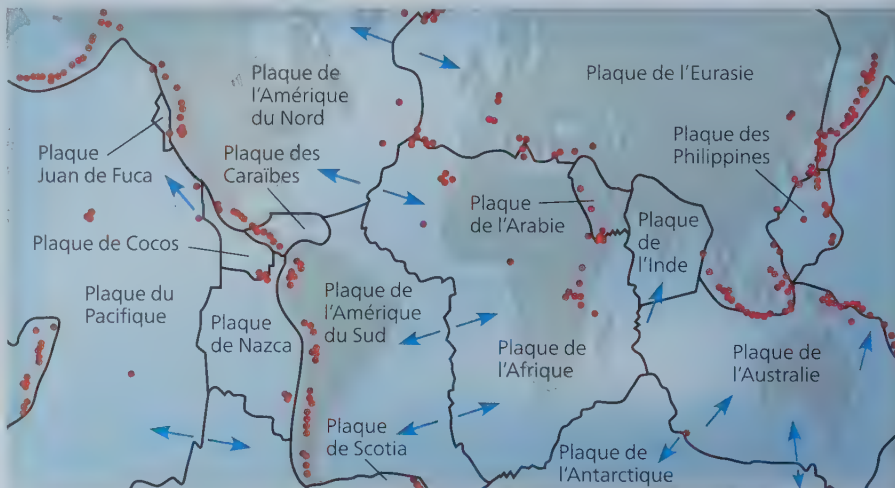
Les organismes sont soumis aussi aux changements climatiques accompagnant la dérive des continents. Ainsi, la pointe sud du Labrador, au Canada,

qui se trouvait autrefois au niveau des tropiques, s'est déplacée de 40° vers le nord au cours de ces derniers 200 millions d'années. Lorsqu'ils affrontent les changements climatiques occasionnés par de tels déplacements, les organismes s'adaptent, migrent dans d'autres régions plus clémentes ou disparaissent (ce qui est arrivé à de nombreux organismes échoués en Antarctique, qui s'est séparé de l'Australie il y a 40 millions d'années).

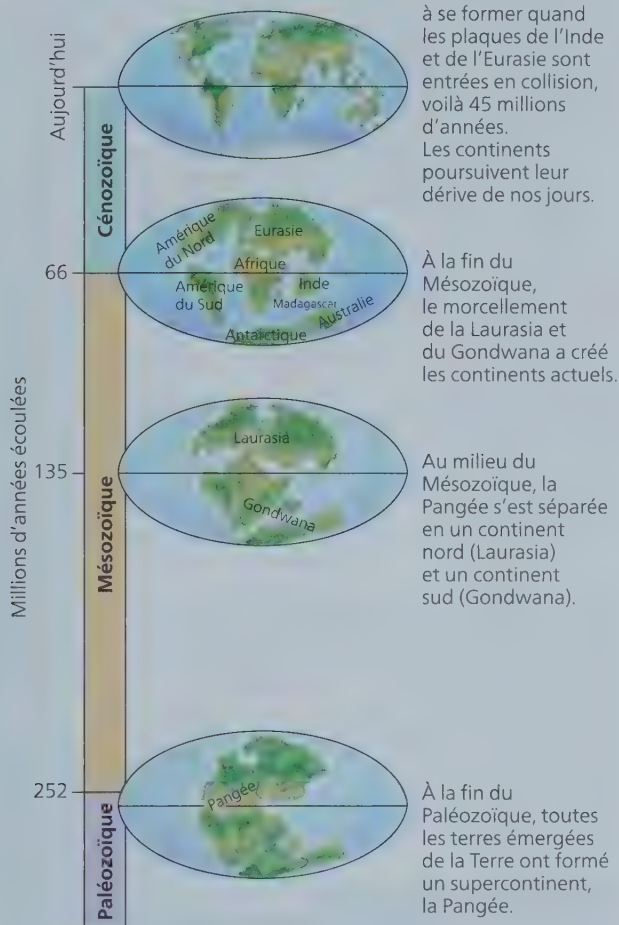
La dérive des continents favorise également la spéciation allopatrique à grande échelle. Lorsque les mégacontinents se disloquent, des régions jusque-là reliées se retrouvent isolées. Les continents, qui dérivent depuis 200 millions d'années, sont devenus des chantiers distincts de l'évolution, chacun avec ses lignées de végétaux et d'animaux qui ont divergé de celles des autres continents.

Enfin, la dérive des continents nous aide à élucider certaines énigmes concernant la distribution géographique d'organismes aujourd'hui disparus. Par exemple, ce phénomène nous permet de comprendre pourquoi des fossiles de reptiles d'eau douce datant du Permien ont été découverts à la fois au Brésil et au Ghana, un État de l'Afrique occidentale. Ces deux régions, maintenant séparées par un océan large de 3 000 km, étaient alors réunies. La dérive des continents explique aussi en bonne partie la distribution des organismes vivant aujourd'hui. Ainsi, ce n'est pas un hasard si la faune et la flore australiennes sont si différentes de celles du reste du monde. Les mammifères marsupiaux, qui occupent en Australie les mêmes niches écologiques que les euthériens (mammifères placentaires) sur les autres continents (voir la figure 22.18), sont probablement d'abord apparus là où se trouve aujourd'hui l'Amérique du Nord ; ils ont ensuite atteint l'Australie en passant par l'Amérique du Sud et l'Antarctique alors que les continents étaient encore soudés. Après le morcellement des continents du Sud, l'Australie est devenue en quelque sorte l'« arche de Noé » des marsupiaux. Sur ce continent, les marsupiaux se sont diversifiés, alors que les quelques euthériens primitifs qui y vivaient se sont éteints ; sur d'autres continents, la majorité des marsupiaux se sont éteints, et ce sont les euthériens qui se sont diversifiés.

▼ **Figure 25.15** Les principales plaques tectoniques. Les flèches indiquent la direction du déplacement, et les points orangés représentent les zones d'activité tectonique violente.



▼ **Figure 25.16** L'histoire de la dérive des continents au cours du Phanérozoïque.



La plus jeune et la plus haute des grandes chaînes de montagnes de la Terre a commencé à se former quand les plaques de l'Inde et de l'Eurasie sont entrées en collision, voilà 45 millions d'années. Les continents poursuivent leur dérive de nos jours.

À la fin du Mésozoïque, le morcellement de la Laurasia et du Gondwana a créé les continents actuels.

Au milieu du Mésozoïque, la Pangée s'est séparée en un continent nord (Laurasia) et un continent sud (Gondwana).

À la fin du Paléozoïque, toutes les terres émergées de la Terre ont formé un supercontinent, la Pangée.

HABILETÉS VISUELLES ► Actuellement, la plaque de l'Australie (voir la figure 25.15) se déplace-t-elle dans la même direction que durant les 66 derniers millions d'années ?

Les extinctions massives

Les archives fossiles montrent que la très vaste majorité des espèces qui ont vécu sur Terre sont maintenant éteintes. Une espèce peut s'éteindre pour de nombreuses raisons. Son habitat peut avoir été détruit ou avoir subi des modifications néfastes pour ses membres. Par exemple, si la température de l'océan baisse ne serait-ce que de quelques degrés, des espèces qui étaient pourtant bien adaptées risquent d'être anéanties. Par ailleurs, même si les facteurs physiques du milieu demeurent stables, les facteurs biologiques peuvent varier ; le milieu dans lequel vit une espèce compte d'autres organismes, et un changement attribuable à l'évolution d'une espèce est susceptible de se répercuter sur d'autres espèces.

Des extinctions se sont produites et se produisent encore régulièrement, mais à certains moments des perturbations environnementales d'envergure planétaire ont accru le taux

d'extinction de manière spectaculaire. Lorsqu'un nombre considérable d'espèces disparaît soudainement de la surface de la Terre, on parle d'**extinction massive**.

Les cinq grandes extinctions massives

Les archives fossiles révèlent l'existence de cinq extinctions massives depuis 500 millions d'années (figure 25.17). Ces événements sont particulièrement bien documentés pour ce qui est des animaux à corps dur qui colonisaient les mers peu profondes, et pour lesquels les archives fossiles sont les plus complètes. Au moins 50 % des espèces marines sont disparues lors de chacune de ces extinctions massives.

Les deux extinctions massives les plus étudiées sont celles du Permien et du Crétacé. L'extinction massive du Permien, qui marque la limite entre le Paléozoïque et le Mésozoïque (il y a de cela 252 millions d'années), a entraîné la disparition d'environ 96 % des espèces d'animaux marins, ce qui a changé radicalement la vie océanique. La vie terrestre a aussi été touchée ; 8 ordres d'insectes sur 27 ont été éliminés. Cette phase de disparitions a duré moins de 500 000 ans – peut-être même beaucoup moins –, un bref instant à l'échelle du temps géologique.

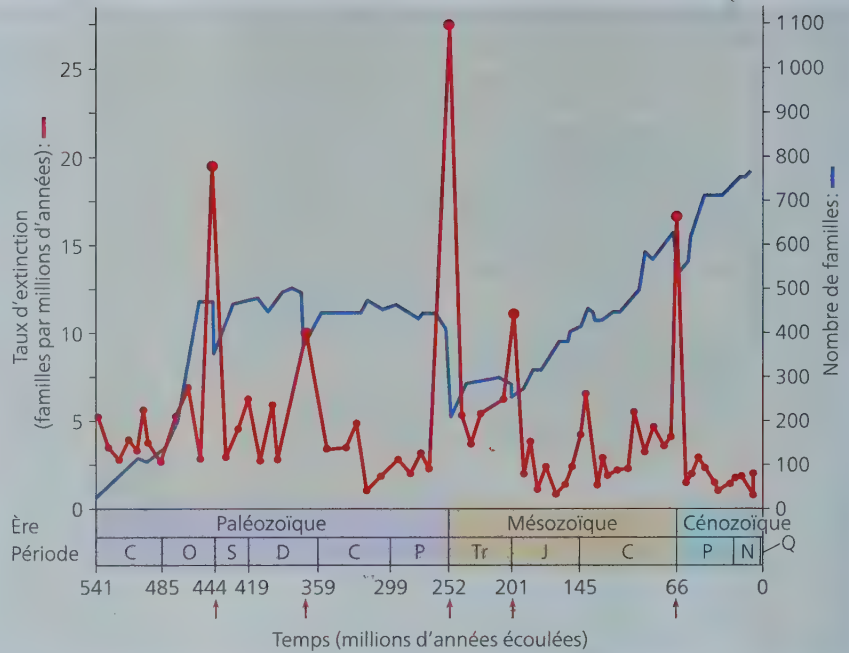
L'extinction massive du Permien s'est produite durant la période d'activité volcanique la plus intense en 500 millions d'années. Les données géologiques indiquent qu'en Sibérie, une superficie de 1,6 million de km² (environ la moitié de la taille de l'Europe occidentale) a été recouverte alors d'une couche de lave d'une épaisseur de plusieurs centaines de mètres. On estime que les éruptions auraient produit suffisamment de dioxyde de carbone (CO₂) pour réchauffer le climat planétaire de 6 °C, nuisant ainsi à beaucoup d'espèces sensibles à la température. L'augmentation de la concentration de CO₂ dans l'atmosphère aurait également entraîné l'acidification des océans, et par conséquent une moindre disponibilité du carbonate de calcium, un composé essentiel au corail constructeur de récifs et à bon nombre d'espèces qui synthétisent leur coquille (voir la figure 3.12). Les éruptions volcaniques auraient également introduit des nutriments tels que le phosphore dans les écosystèmes marins, stimulant alors la croissance de microorganismes. Une fois morts, ces microorganismes auraient servi de nourriture aux décomposeurs bactériens. Comme les bactéries utilisent de l'oxygène (O₂) pour décomposer des cadavres d'organismes, les concentrations d'O₂ atmosphérique et aquatique auraient diminué. Cette baisse de la quantité d'O₂ aurait à son tour entraîné la suffocation des organismes qui l'utilisent et favorisé la croissance de bactéries anaérobies qui dégagent du sulfure d'hydrogène (H₂S), un sous-produit métabolique toxique. Dans l'ensemble, les éruptions volcaniques ont donc pu provoquer une série d'événements catastrophiques qui, collectivement, auraient causé l'extinction massive du Crétacé.

L'extinction massive du Crétacé s'est produite il y a 66 millions d'années. Au cours de cet événement, plus de la moitié des espèces marines a été exterminée, et de nombreuses familles de végétaux et d'animaux terrestres ont disparu (surtout ceux de grande taille), notamment tous les dinosaures (sauf les oiseaux, qui appartiennent au même groupe ; voir la figure 34.25). Un des indices de cette extinction massive réside probablement dans la mince couche d'argile riche en iridium qui existait alors. Dans cette couche, la concentration en iridium est près de 100 fois supérieure à sa teneur habituelle. Or, cet élément, très rare sur la Terre, entre dans la constitution de nombreux météorites et

► **Figure 25.17 Les extinctions massives et la diversité de la vie.**

Les cinq extinctions massives généralement reconnues sont indiquées par les flèches rouges. Elles représentent les pics du taux d'extinction des familles d'animaux marins (courbe rouge et ordonnée de gauche). Ces extinctions massives ont interrompu l'accroissement constant du nombre de familles d'animaux marins (courbe bleue et ordonnée de droite).

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ► Comme mentionné dans le texte, on estime que 96 % des espèces animales marines ont disparu durant l'extinction massive du Permien (fin de l'ère du Paléozoïque). Expliquez pourquoi la courbe bleue n'indique qu'un déclin de 50 % à ce moment.



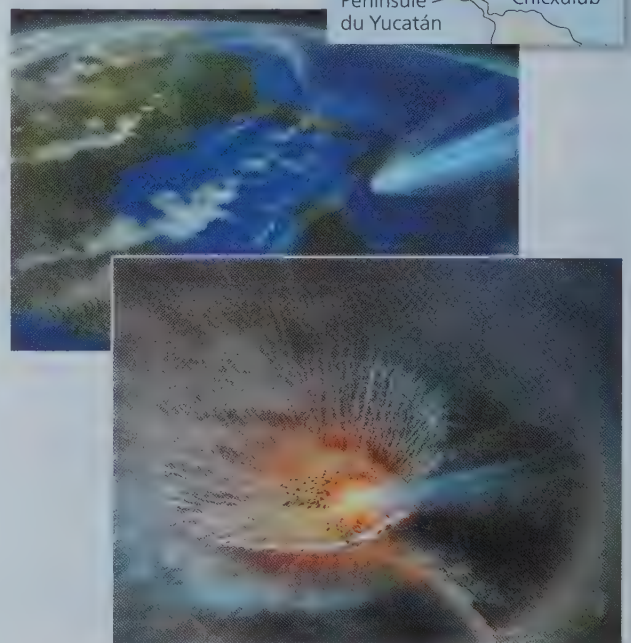
autres corps célestes qui s'abattent occasionnellement sur notre planète. Selon ce qu'ont proposé des chercheurs en 1980, cette argile pourrait provenir d'un gigantesque nuage de débris formé dans l'atmosphère à la suite d'une collision entre la Terre et un astéroïde ou une grosse comète. Ce nuage aurait fait écran à la lumière solaire et perturbé gravement le climat planétaire durant plusieurs mois.

Avons-nous des preuves de l'existence d'un tel astéroïde ou d'une telle comète ? Jusqu'ici, les recherches ont porté principalement sur le cratère de Chicxulub, une cicatrice vieille de 66 millions d'années découverte sous des sédiments, au large de la côte du Yucatán, au Mexique (figure 25.18). D'un diamètre d'environ 180 km, ce cratère pourrait avoir été creusé par un corps céleste d'un diamètre de 10 km. Les scientifiques poursuivent leur évaluation critique de cette possibilité et étudient d'autres hypothèses relatives aux extinctions massives.

La sixième vague d'extinctions massives est-elle déjà en cours ?

Comme nous le verrons au concept 56.1, les activités humaines – notamment la destruction des habitats – modifient à tel point l'environnement planétaire que de nombreuses espèces sont menacées d'extinction. Depuis 400 ans, plus de 1 000 espèces ont disparu ; et les scientifiques estiment que ce taux d'extinction est de 100 à 1 000 fois plus important que le taux de base historique que révèlent les archives fossiles. Une sixième extinction massive est-elle en cours ? Il est malaisé de répondre à cette question, en partie parce qu'il est difficile de documenter le nombre total d'extinctions qui ont lieu en ce moment. Ainsi, les forêts tropicales humides hébergent de nombreuses espèces qui n'ont pas encore été découvertes. La destruction des forêts tropicales peut donc entraîner l'extinction d'espèces dont nous ne connaissons pas encore l'existence. Dans ces conditions, il est donc compliqué d'évaluer l'ampleur de la crise actuelle. Il est

▼ **Figure 25.18 Choc pour la vie au Crétacé.** Vieux de 66 millions d'années, le cratère de Chicxulub se trouve dans la mer des Caraïbes, près de la péninsule du Yucatán, au Mexique. Sa forme de fer à cheval et la configuration des débris dans les roches sédimentaires indiquent que l'astéroïde ou la comète a frappé la Terre de biais, selon l'axe sud-est. L'illustration représente l'impact et son effet immédiat, un nuage de vapeur chaude et de débris susceptible, d'après certains scientifiques, d'avoir tué la plupart des végétaux et des animaux de l'Amérique du Nord en quelques heures.



évident qu'à ce jour les pertes n'ont pas atteint le niveau des cinq épisodes d'extinctions massives précédents, mais ce n'est pas une raison pour sous-estimer la gravité de la situation actuelle. Les programmes de surveillance montrent que de nombreuses espèces déclinent à une vitesse alarmante à cause de la perte d'habitats, de l'introduction d'espèces, de la surpêche et d'autres facteurs. De récentes études sur les ours blancs, les pins et d'autres espèces animales et végétales donnent à penser que les changements climatiques pourraient hâter le déclin de certaines de ces espèces. Les archives fossiles attirent également notre attention sur l'importance capitale des changements climatiques : depuis 500 millions d'années, les taux d'extinction tendent à augmenter lorsque les températures planétaires sont élevées (figure 25.19). Dans l'ensemble, la littérature scientifique indique clairement que si nous ne prenons pas des mesures énergiques pour corriger la situation, une sixième extinction, celle-là d'origine humaine, risque de se produire d'ici quelques siècles ou quelques millénaires.

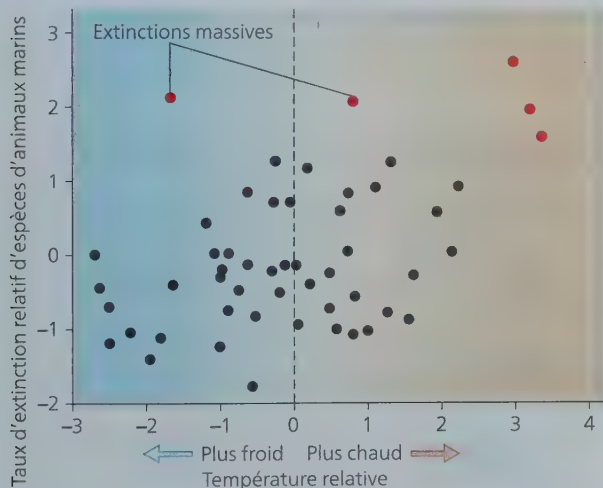
Les conséquences des extinctions massives

Les extinctions massives sont lourdes de conséquences à long terme. Frappée par la disparition d'un grand nombre d'espèces, une communauté écologique auparavant complexe et prospère n'est plus que l'ombre d'elle-même. Une fois disparue, une lignée évolutive ne peut pas réapparaître ; le cours de l'évolution est changé à jamais. Pensez à ce qui serait arrivé si les premiers primates, qui vivaient il y a 66 millions d'années, avaient disparu lors de l'extinction massive du Crétacé. Les êtres humains n'existeraient pas, et la vie sur Terre serait complètement différente de ce qu'elle est aujourd'hui.

Les archives fossiles nous disent que, après une extinction massive, il faut généralement de 5 à 10 millions d'années pour que la diversité de la vie retrouve son état antérieur. Dans certains cas, la récupération s'étend sur une période beaucoup plus longue : ainsi, il a fallu 100 millions d'années pour que le

▼ Figure 25.19 Archives fossiles, extinctions et température.

Le taux d'extinction des espèces coïncide avec l'augmentation de la température planétaire. Les scientifiques estiment cette dernière à l'aide des ratios d'isotopes de l'oxygène et la convertissent en un indice où 0 correspond à la température planétaire moyenne.



nombre de familles d'organismes marins revienne à son niveau d'avant l'extinction massive du Permien (voir la figure 25.17). Ces données donnent à réfléchir. Si les tendances actuelles se maintiennent et qu'une sixième extinction massive se produit, la vie sur Terre mettra des millions d'années à récupérer.

Les extinctions massives peuvent également bouleverser des niches écologiques en changeant le type d'organismes qui s'y trouvent. Ainsi, après les extinctions massives du Permien et du Crétacé, le pourcentage des organismes marins prédateurs a considérablement augmenté (figure 25.20). Une augmentation du nombre de prédateurs accroît les risques pour les proies, de même que la concurrence entre les prédateurs. Les extinctions massives peuvent aussi éliminer des lignées porteuses de caractères très avantageux. Ainsi, à la fin de la période du Trias est apparu un groupe de gastéropodes (escargots et espèces apparentées) capables de percer les coquillages des mollusques bivalves (comme les palourdes) pour se nourrir des hôtes qu'ils abritent. Or, même si le percement des coquillages lui assurait une source nouvelle et abondante de nourriture, ce groupe nouvellement formé a été rayé de la carte lors de l'extinction massive de la fin du Trias (il y a de cela environ 200 millions d'années). Il a fallu 120 millions d'années pour qu'apparaisse un autre groupe de gastéropodes capables de percer des coquillages (*Urosalpinx cinerea* ou « perceur d'huîtres »). Comme leurs prédécesseurs l'auraient fait s'ils n'étaient pas apparus au mauvais moment, les perceurs d'huîtres se sont diversifiés et ont engendré de nombreuses espèces. Enfin, en éliminant autant d'espèces, les extinctions massives peuvent déclencher des radiances adaptatives permettant à de nouveaux groupes d'organismes de proliférer.

Les radiances adaptatives

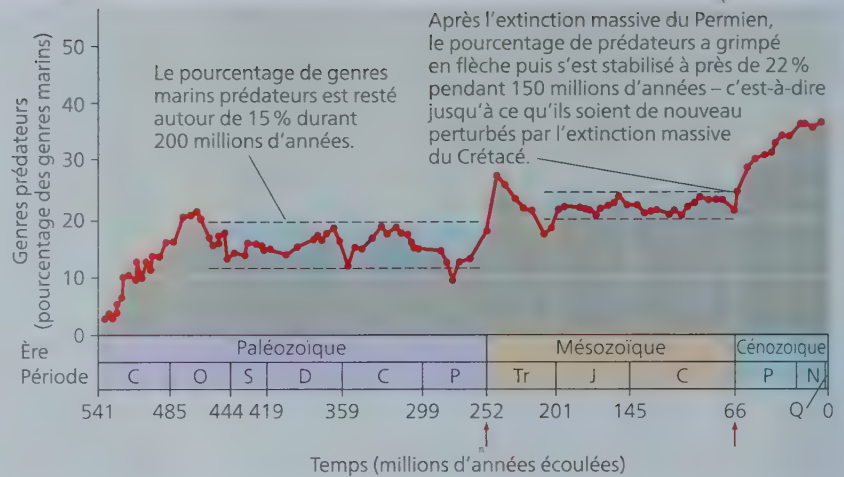
Les archives fossiles montrent que la diversité de la vie s'est accrue depuis 250 millions d'années (voir la courbe bleue de la figure 25.17). Cet accroissement a été alimenté par des **radiances adaptatives**, c'est-à-dire des périodes de changement évolutif durant lesquelles des groupes d'organismes engendrent de nouvelles espèces dotées d'adaptations qui leur permettent d'occuper des niches écologiques différentes dans leur communauté. Chacune des cinq grandes périodes d'extinctions massives a été suivie de radiances adaptatives intenses durant lesquelles les survivants se sont adaptés aux nombreuses niches écologiques vacantes. Des radiances adaptatives ont également eu lieu dans des groupes d'organismes qui expérimentaient de grandes innovations évolutives – comme l'apparition des graines ou celle des carapaces servant d'armures – ou qui ont colonisé des régions où il y avait peu de concurrence des autres espèces.

Les radiances adaptatives mondiales

Les archives fossiles indiquent que les mammifères ont subi une radiance adaptative spectaculaire après l'extinction des dinosaures terrestres, il y a de cela 66 millions d'années (figure 25.21). Bien que les mammifères soient apparus il y a environ 180 millions d'années, les fossiles de ceux qui vivaient il y a plus de 66 millions d'années attestent que la plupart d'entre eux étaient petits et morphologiquement peu différenciés. De nombreuses espèces semblent avoir été nocturnes si l'on se fie à leurs grandes orbites, semblables à celles de leurs congénères actuels. Certains des premiers mammifères étaient de taille intermédiaire – comme le *Repenomamus giganticus*, un prédateur de 1 m de long

► **Figure 25.20** Les extinctions massives et l'écologie.

Les extinctions massives du Permien et du Crétacé (indiquées par les flèches rouges) ont modifié l'écologie des océans en augmentant le pourcentage de genres marins prédateurs.



qui vivait il y a 130 millions d'années –, mais aucun n'approchait la taille des grands dinosaures. La petite taille et le peu de diversité des premiers mammifères s'expliqueraient par le fait que les dinosaures, plus grands et plus diversifiés, les dévorait ou leur livraient une concurrence féroce. Après la disparition de la totalité des dinosaures (sauf les oiseaux), les mammifères ont pris de l'envergure et se sont considérablement diversifiés, remplissant dorénavant les rôles écologiques jusque-là tenus par les dinosaures terrestres.

L'histoire de la vie a également été profondément bouleversée par les radiances de groupes d'organismes qui ont grandi et se sont diversifiés à mesure qu'ils jouaient de nouveaux rôles écologiques dans leurs communautés. Nous en verrons plusieurs exemples dans des chapitres ultérieurs, dont l'ascension des procaryotes photosynthétiques, l'évolution des grands prédateurs durant l'explosion cambrienne et les radiances qui ont suivi la colonisation des terres par les végétaux, les insectes et les tétrapodes. Chacune de ces trois radiances a été associée à des innovations évolutives majeures qui ont facilité la vie sur la Terre. Ainsi, la radiance des plantes terrestres a été associée à des adaptations cruciales, comme l'apparition des tiges, qui permettent aux végétaux de se dresser malgré l'attraction terrestre, et de la couche cireuse qui protège les feuilles de l'évaporation. Enfin, les organismes qui apparaissent à la faveur d'une radiance

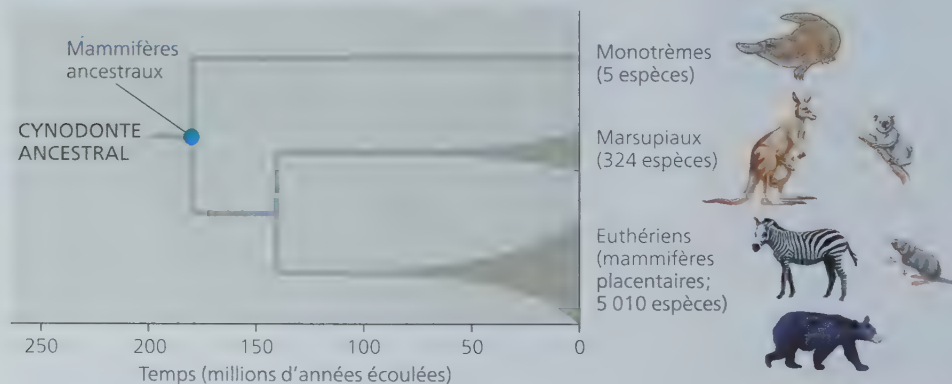
adaptative peuvent devenir une nouvelle source de nourriture pour d'autres organismes encore. En fait, la diversification des plantes terrestres a stimulé toute une série de radiances adaptatives chez les insectes qui mangeaient ou pollinisaient les végétaux – l'une des raisons qui expliquent que les insectes soient aujourd'hui le groupe animal le plus diversifié sur Terre.

Les radiances adaptatives régionales

D'impressionnantes radiances adaptatives se sont aussi produites à une échelle plus réduite. Ces radiances régionales peuvent s'amorcer lorsque quelques organismes se fraient un chemin jusqu'à un autre endroit, souvent distant, où la concurrence des autres organismes est relativement faible. Les îles volcaniques Hawaï sont parmi les plus grandes vitrines de la radiance adaptative (figure 25.22). Elles sont situées à environ 3 500 km du continent le plus proche et très éloignées de tout autre archipel. À mesure qu'on se dirige du nord-ouest au sud-est de l'archipel, les îles sont de plus en plus récentes ; la plus jeune et la plus grande, Hawaï, date de moins d'un million d'années et abrite des volcans encore actifs. Les terres totalement dénuées de ces îles ont été progressivement colonisées par des individus égarés provenant d'îles ou de continents lointains, ou encore d'îles plus vieilles que l'archipel lui-même. Entraînés par les vents et les courants océaniques, ils se sont

échoués ou ont été déposés sur les rivages hawaïens. La diversité physique de l'archipel, où les propriétés du sol, l'altitude et la pluviosité varient considérablement, s'avère propice à l'évolution divergente par voie de sélection naturelle. Les invasions répétées et la spéciation allopatrique et sympatrique ont déclenché une radiance adaptative explosive : par exemple, la dizaine de milliers d'espèces d'insectes actuels auraient pour ancêtres quelques centaines d'espèces

▼ **Figure 25.21** La radiance adaptative des mammifères.





Dubautia laxa



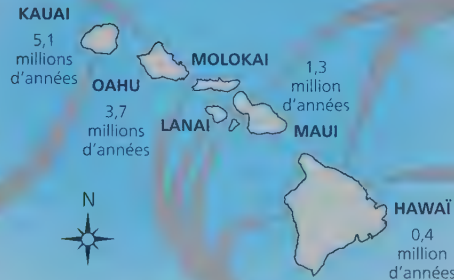
Proche de ses parents nord-américains, *Carlquistia muirii*



Argyroxiphium sandwicense



Dubautia waialealae



Dubautia scabra



Dubautia linearis

▲ **Figure 25.22** La radiance adaptative dans les îles hawaïennes. Les plantes hawaïennes extrêmement variées qu'on voit ici sont connues collectivement sous le nom de sabres d'argent (*silverswords*). Elles sont toutes issues d'une espèce ancestrale en provenance d'Amérique du Nord apparue dans l'archipel il y a environ 5 millions d'années. Depuis, elles se sont dispersées dans des habitats très différents et, en s'y adaptant, ont formé des espèces spectaculairement différentes.

seulement. Sur les milliers d'espèces végétales et animales qui peuplent les îles, la plupart sont endémiques (elles ne se trouvent nulle part ailleurs sur la planète). On estime ainsi que les îles hawaïennes comptent environ 1 100 espèces uniques à ces territoires. Malheureusement, à l'heure actuelle, bon nombre d'entre elles sont menacées d'extinction à cause d'activités humaines, telles la destruction d'habitats et l'introduction d'espèces végétales non indigènes.

RETOUR SUR LE CONCEPT 25.4

1. Expliquez les conséquences de la tectonique des plaques pour la vie sur la Terre.
2. Quels facteurs favorisent les radiances adaptatives ?
3. **ET SI ?** ► Supposons qu'une espèce d'invertébrés disparaît lors d'une extinction de masse causée par une catastrophe soudaine. Le moment de la dernière apparition de cette espèce dans les archives fossiles serait-il forcément proche du moment où l'extinction a eu lieu ? La réponse à cette question différerait-elle selon qu'il s'agit d'une espèce rare ou d'une espèce commune ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 25.5

Des variations dans la séquence ou la régulation de gènes développementaux peuvent entraîner des modifications morphologiques majeures

Les archives fossiles nous apprennent ce qu'ont été les grands changements dans l'histoire du vivant, et où ils se sont produits. De plus, à la lumière des phénomènes comme la tectonique des plaques, les extinctions massives et la radiance adaptative, nous avons acquis une bonne idée de la façon dont ces changements se sont amorcés. Mais nous pouvons aussi chercher à comprendre les mécanismes biologiques intrinsèques qui sous-tendent les changements observés dans les archives fossiles. Pour ce faire, nous nous tournerons vers les mécanismes génétiques de l'évolution, et plus particulièrement les gènes qui régissent le développement.

L'effet des gènes développementaux

Comme on l'a vu au concept 21.6, les recherches interdisciplinaires dans les domaines reliés à la biologie de l'évolution et à la biologie du développement montrent comment de légères

variations génétiques peuvent se traduire par des divergences morphologiques importantes entre les espèces. En particulier, de grandes différences morphologiques peuvent résulter de gènes qui influent sur la vitesse, le déclenchement et l'organisation spatiale des changements que subit un organisme durant son développement, depuis l'état de zygote jusqu'à l'âge adulte.

Les changements de rythme et de vitesse du développement

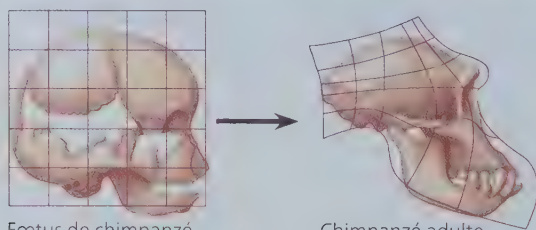
L'évolution s'accompagne d'une foule de transformations saisissantes qui résultent de l'**hétérochronie** (du grec *heteros*, « différent », et *khronos*, « temps ») ; c'est, en d'autres termes, un changement touchant la vitesse ou la synchronisation des étapes du développement. La morphologie d'un organisme dépend en partie du rythme de croissance relatif des différentes parties du corps au cours du développement. Il suffit de modifier légèrement les vitesses de croissance des diverses parties de l'organisme pour changer considérablement la forme de l'adulte, comme le montrent les différences frappantes entre le crâne de l'humain et celui du chimpanzé (figure 25.23). Parmi les effets spectaculaires de l'hétérochronie, mentionnons la formation de la structure squelettique des ailes de la chauve-souris par

▼ **Figure 25.23** Les croissances relatives du crâne chez le chimpanzé et chez l'humain. Dans la lignée évolutive des humains, les mutations ont ralenti la croissance de la mâchoire par rapport aux autres parties du crâne. Résultat : il y a moins de différences entre le crâne de l'humain adulte et le crâne de l'humain nouveau-né qu'entre le crâne du chimpanzé adulte et celui du chimpanzé nouveau-né.



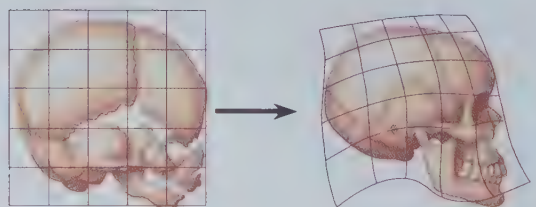
Chimpanzé nouveau-né

Chimpanzé adulte



Foetus de chimpanzé

Chimpanzé adulte



Foetus humain

Humain adulte

suite de l'accélération de la croissance des os des doigts (voir la figure 22.15). Il en est de même de la réduction puis de la disparition des membres inférieurs chez la baleine, qui résultent du ralentissement de la croissance des os de la jambe et de l'os pelvien (voir la figure 22.20).

L'hétérochronie peut aussi modifier la vitesse du développement des organes reproducteurs. Si ce développement est plus rapide que celui des organes somatiques (destinés à toute autre fonction que la reproduction), il est probable que la morphologie de l'espèce parvenue à la maturité sexuelle conservera des caractéristiques juvéniles typiques d'une espèce ancestrale. Ce processus s'appelle **pédomorphyse** (du grec *paedos*, « enfant », et *morphosis*, « formation »). Par exemple, la plupart des espèces de salamandres subissent une métamorphose qui les fait passer du stade larvaire à la forme adulte. Cependant, certaines espèces conservent des branchies et d'autres caractéristiques larvaires même une fois qu'elles ont atteint la taille adulte et la maturité sexuelle (figure 25.24). À la limite, une telle modification de la chronologie du développement peut produire des individus dont l'apparence s'éloigne considérablement de celle de leurs ancêtres, même si le changement génétique qui a eu lieu reste peu important dans son ensemble. En effet, des découvertes récentes indiquent que la modification génétique d'un seul locus est probablement suffisante pour causer la pédomorphyse chez l'amphibien axolotl, bien que d'autres gènes puissent également y contribuer.

Les changements d'ordre spatial

Les changements évolutifs substantiels peuvent aussi résulter de modifications dans les gènes qui régissent l'organisation spatiale des diverses parties du corps. Par exemple, comme nous l'avons vu au concept 18.1, les **gènes homéotiques** déterminent les caractéristiques fondamentales de l'emplacement d'une paire d'ailes et d'une paire de pattes sur le corps d'un oiseau, ou encore la disposition des parties florales d'une plante.

Les produits d'une catégorie particulière de gènes homéotiques (les gènes *Hox*) fournissent des renseignements sur la position des cellules de l'embryon animal. Cette information pousse les cellules à se développer de façon à former les structures

▼ **Figure 25.24** La pédomorphyse. Certaines espèces conservent à l'âge adulte des caractéristiques propres au stade juvénile chez leurs ancêtres. Cette salamandre, l'axolotl (*Ambystoma mexicanum*), garde certaines caractéristiques larvaires (du têtard), notamment des branchies, même après avoir atteint sa maturité sexuelle.



correspondant à un endroit particulier du corps. Les changements qui touchent les gènes *Hox* ou la façon dont ils s'expriment peuvent avoir des répercussions morphologiques importantes. Ainsi, chez les crustacés, il y a une corrélation entre la transformation d'un appendice natatoire en un appendice d'alimentation et la région du corps dans laquelle s'expriment deux gènes *Hox* (*Ubx* et *Scr*). On observe aussi des effets importants chez les serpents, où des variations dans l'expression de deux gènes *Hox* (*HoxC6* et *HoxC8*) suppriment la formation des membres. De même, la comparaison de certaines espèces végétales révèle que des changements dans l'expression de gènes homéotiques appelés gènes *MADS-box* peuvent produire des fleurs dont la forme est complètement différente (voir le concept 35.5).

L'évolution du développement

Les fossiles vieux de 560 millions d'années de la faune de l'Édiacarien (figure 25.5) laissent penser que, 25 millions d'années avant l'explosion du Cambrien, il existait déjà un ensemble de gènes suffisant pour produire des animaux complexes. Si ces gènes existaient depuis aussi longtemps, comment expliquer le boom stupéfiant de la diversité durant et après l'explosion du Cambrien ?

L'évolution adaptative par la sélection naturelle répond à cette question. Comme on l'a vu tout au long de cette partie, la sélection peut améliorer rapidement des adaptations en triant les différences dans les séquences des gènes codant pour des protéines. De plus, de nouveaux gènes (créés par des phénomènes de duplication) peuvent assumer de nouvelles fonctions métaboliques et structurales, tout comme le font des gènes existants, mais régis d'une nouvelle manière.

Les exemples de la section précédente montrent que les gènes développementaux peuvent jouer un rôle particulièrement important. Nous allons donc nous pencher sur la régulation de ces gènes développementaux pour voir comment des variations dans les séquences nucléotidiques peuvent produire de nouvelles formes morphologiques.

Les changements dans les séquences de gènes

Les nouveaux gènes développementaux apparus à la suite de phénomènes de duplication ont probablement facilité l'apparition de nouveaux types morphologiques. Mais, comme d'autres variations génétiques peuvent également se produire, il est souvent difficile d'établir des liens de causalité entre

les variations génétiques et les changements morphologiques survenus dans un lointain passé.

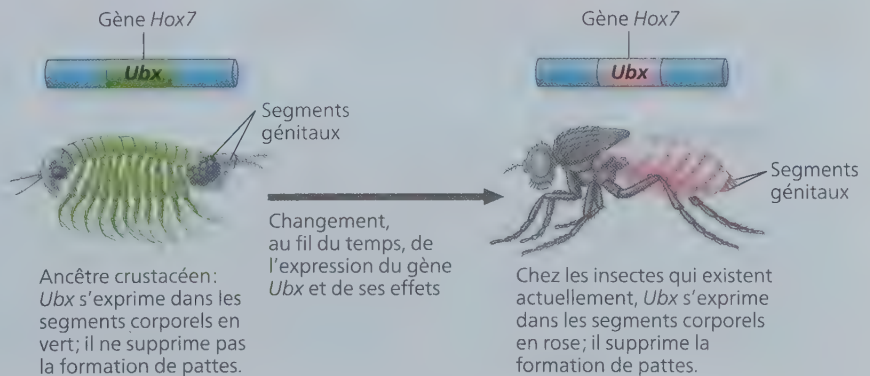
Cet obstacle a été contourné dans une étude récente portant sur les variations développementales associées à la divergence des insectes à six pattes de leurs ancêtres les crustacés, qui avaient plus de six pattes. (Comme on le verra au concept 33.4, les insectes viennent d'un sous-groupe des crustacés, dont font partie les crevettes, les crabes et les homards.) Les chercheurs ont constaté les différences qui existent entre les crustacés et les insectes quant au mode d'expression du gène *Ubx* et quant à ses effets. En particulier, lorsque le gène *Ubx* s'exprime chez l'insecte, il supprime la formation de pattes (figure 25.25). Pour examiner le fonctionnement de ce gène, des chercheurs ont cloné le gène *Ubx* d'un insecte (la mouche à fruits *Drosophila*) et le gène *Ubx* d'un crustacé (la crevette *Artemia*). Puis, ils ont modifié génétiquement des embryons de mouches à fruits afin qu'ils puissent exprimer dans leur corps soit le gène *Ubx* de *Drosophila*, soit le gène *Ubx* d'*Artemia*. Comme prévu, le gène de *Drosophila* a supprimé 100 % des membres des embryons, tandis que le gène d'*Artemia* en a supprimé seulement 15 %.

Les chercheurs ont ensuite voulu découvrir les principales étapes de la transition évolutive d'un gène d'ancêtre *Ubx* à un gène d'insecte *Ubx*. Leur approche consistait à trouver les mutations qui amèneraient le gène *Artemia Ubx* à supprimer la formation de pattes – autrement dit, à se comporter comme le gène *Ubx* des insectes. Pour ce faire, ils ont construit une série de gènes *Ubx* « hybrides » contenant chacun des segments connus du gène *Drosophila Ubx* et des segments connus du gène *Artemia Ubx*. En insérant ces gènes hybrides dans des embryons de mouche à fruits (un gène hybride par embryon) et en observant leurs effets sur la formation des pattes, les chercheurs ont pu déterminer très précisément quelles variations dans les acides aminés étaient responsables de la suppression des membres en surnombre chez les insectes. En parvenant à ce résultat, ces chercheurs ont fourni la preuve qu'une variation dans la séquence nucléotidique d'un gène développemental a contribué à un changement évolutif majeur : l'origine de la structure du corps de l'insecte à six pattes.

Les changements dans la régulation des gènes

Une variation dans la séquence nucléotidique d'un gène peut modifier le fonctionnement de ce gène partout où il s'exprime, tandis que les variations dans la régulation de l'expression des gènes peuvent se limiter à un seul type de cellules (voir le

► **Figure 25.25 Effets d'*Ubx*, un gène *Hox*, sur le plan d'organisation corporelle d'un insecte.** Chez les crustacés, le gène *Ubx* s'exprime dans la région indiquée ici en vert, c'est-à-dire dans les segments corporels situés entre la tête et les parties génitales. Chez les insectes, en revanche, *Ubx* s'exprime seulement dans un sous-groupe des mêmes segments corporels (en rose), où il supprime la formation de pattes.



concept 18.4). C'est pourquoi une variation dans la régulation d'un gène développemental cause généralement moins d'effets secondaires néfastes qu'une variation de la séquence du gène. Cette observation a amené des chercheurs à penser que les changements morphologiques des organismes résultent souvent de mutations qui modifient la régulation des gènes développementaux – et non leurs séquences.

Cette idée est appuyée par des études sur diverses espèces, notamment l'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*), un poisson qui vit aussi bien en pleine mer que dans les eaux côtières saumâtres et peu profondes. Dans l'Ouest du Canada, les épinoches vivent aussi dans les lacs qui se sont formés près du littoral au cours des 12 000 dernières années, à mesure que celui-ci reculait. L'épinoche marine est munie d'une paire d'épines sur sa face ventrale, des appendices servant à repousser certains prédateurs. En revanche, les épinoches vivant dans les lacs où elles n'ont pas de prédateur et dont la teneur en calcium est faible ont des épines moins développées. Il arrive même qu'elles aient complètement disparu. Cette réduction de taille ou cette disparition s'expliquerait par l'inutilité de tels appendices dans des milieux dépourvus de prédateurs où le calcium, disponible en quantité limitée, peut être utilisé à d'autres fins.

Sur le plan génétique, on savait que le gène développemental *Pitx1* influait sur la présence ou l'absence d'épines ventrales chez l'épinoche. Mais la réduction de la dimension des épines chez certaines populations lacustres s'expliquait-elle par des variations structurales du gène *Pitx1* ou par des variations de son expression (figure 25.26)? Les résultats des chercheurs indiquent que c'est la régulation de l'expression génétique qui est en cause, et non la séquence d'ADN du gène. De plus, chez l'épinoche lacustre, le gène *Pitx1* s'exprime dans des tissus qui ne sont pas liés à la production d'épines (la bouche, par exemple), ce qui montre comment un changement morphologique peut résulter de la modification de l'expression d'un gène développemental dans certaines parties du corps, mais pas dans d'autres. Dans une étude subséquente effectuée en 2010, les chercheurs ont montré qu'une variation dans la séquence activatrice de *Pel*, une région d'ADN non codant qui influe sur l'expression du gène *Pitx1*, a causé le rétrécissement des épines ventrales chez l'épinoche lacustre. Dans l'ensemble, les résultats des études sur l'épinoche lacustre montrent clairement et de façon détaillée qu'un changement dans la régulation d'un gène peut entraîner un changement dans la forme d'un organisme et aboutir, avec le temps, à un changement évolutif au sein d'une population.

RETOUR SUR LE CONCEPT 25.5

1. Comment diverses formes du corps peuvent-elles résulter de l'hétérochronie ?
2. Pourquoi les gènes *Hox* auraient-ils probablement joué un rôle majeur dans l'évolution de nouvelles formes morphologiques ?
3. **FAITES DES LIENS** ▶ Étant donné que les changements morphologiques résultent souvent de variations dans la régulation de l'expression des gènes, diriez-vous qu'il est probable que l'ADN non codant soit modifié par la sélection naturelle ? Relisez le concept 18.3, qui traite de l'ADN non codant et de la régulation de l'expression des gènes.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

L'évolution ne poursuit aucun objectif

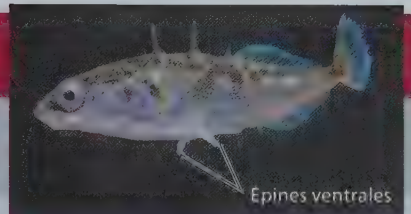
Que nous apprend l'étude de la macroévolution sur le fonctionnement de l'évolution ? L'une des leçons à retenir est qu'au cours de l'histoire de la vie l'origine des nouvelles espèces a été déterminée simultanément par deux groupes de facteurs. Les premiers, dont nous avons traité au concept 23.3, agissent à petite échelle (comme l'action de la sélection naturelle, qui agit sur des populations). Quant aux seconds, qui sont décrits dans le présent chapitre, ils agissent à grande échelle (comme la dérive des continents qui favorise des poussées de spéciation sur toute la planète). De plus, pour paraphraser le généticien et Prix Nobel François Jacob, l'évolution est une sorte de bricolage – un processus au cours duquel de nouvelles formes émergent à la suite de modifications répétées des structures existantes ou des gènes influant sur le développement. Avec le temps, ce genre de bricolage a mené aux trois grandes caractéristiques du monde naturel énumérées au chapitre 22 : la façon frappante dont les organismes sont adaptés à la vie dans leur environnement, les nombreuses caractéristiques communes (l'unité) du vivant et la très grande diversité du vivant.

Les innovations de l'évolution

La façon de voir l'évolution de François Jacob nous ramène au concept darwinien de la descendance avec modification. Lorsqu'une nouvelle espèce se forme, des structures inédites et complexes peuvent apparaître à la suite de modifications graduelles des structures ancestrales. Dans bien des cas, des structures complexes ont évolué en plusieurs phases successives à partir de versions beaucoup plus simples, accomplissant la même fonction fondamentale. Par exemple, l'œil de l'être humain est un organe optique complexe composé de structures multiples collaborant pour former une image et la transmettre au cerveau. Comment l'œil humain a-t-il pu évoluer graduellement ? Si l'œil a besoin de tous ses composants pour fonctionner, argumentent certains, un œil « partiel », inachevé, n'aurait été d'aucune utilité pour nos ancêtres.

Comme l'a fait remarquer Darwin lui-même, le biais de cet argument repose sur le postulat que seuls des yeux complexes peuvent avoir une utilité. Or, de nombreux animaux possèdent des yeux beaucoup moins complexes que les nôtres. La version la plus simple de l'œil correspond à un groupement de cellules photoréceptrices sensibles à la lumière. Ces yeux simples semblent avoir une origine unique dans l'évolution, et on les trouve chez plusieurs animaux, dont les patelles (*Patella sp.*), des mollusques de petite taille. Les yeux des patelles ne comportent ni lentille ni mécanisme de mise au point des images, mais ils permettent à l'animal de distinguer l'ombre de la lumière et de s'agripper plus fermement à son rocher lorsqu'une ombre surgit. C'est une adaptation comportementale qui réduit sans doute le risque d'être dévoré par un prédateur (figure 25.27). Les patelles existent depuis fort longtemps, ce qui montre que des yeux aussi « simples » que les leurs répondent plutôt bien à leurs besoins de survie et de reproduction.

Dans le règne animal, les différents types d'yeux complexes ont évolué indépendamment, et plusieurs fois, à partir de structures rudimentaires. Certains mollusques, comme les pieuvres et les calmars, possèdent des yeux aussi complexes que ceux des



Quelle est la cause de la perte des épines chez l'épinoche lacustre ?

■ HYPOTHÈSES ■

Les épinoches (*Gasterosteus aculeatus*) marines possèdent une paire d'épines défensives sur leur face ventrale; par contre, ces épines sont plus courtes ou absentes chez certaines populations d'épinoches lacustres. Michael Shapiro, David Kingsley et leurs collègues de la Stanford University ont réalisé des croisements génétiques et ont découvert que le principal responsable de la diminution de la longueur des épines était un gène développemental appelé *Pitx1*. Les chercheurs ont ensuite testé deux hypothèses portant sur le mécanisme par lequel *Pitx1* causerait ce changement morphologique.

Hypothèse A: Une variation dans la séquence d'ADN de *Pitx1* a causé la diminution de la taille des épines chez certaines populations d'épinoches lacustres.

Hypothèse B: Une variation dans la régulation de l'expression de *Pitx1* a causé la diminution de la taille des épines chez certaines populations d'épinoches lacustres.

■ EXPÉRIENCES ■

Afin de vérifier l'hypothèse A, l'équipe de chercheurs a eu recours au séquençage d'ADN pour pouvoir comparer les séquences codantes du gène *Pitx1* de populations d'épinoches marines et lacustres.

Afin de vérifier l'hypothèse B, les chercheurs ont surveillé le développement d'embryons d'épinoches pour observer dans quelle région du corps s'exprimait le gène *Pitx1*. Ils ont mené des expériences d'hybridation *in situ* (voir le concept 20.2) en utilisant l'ADN de *Pitx1* comme sonde pour détecter l'ARNm de *Pitx1* chez le poisson.

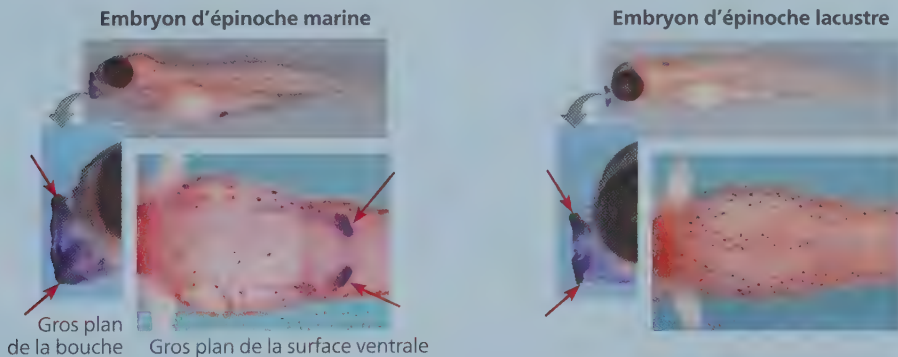
■ RÉSULTATS ■

Vérification de l'hypothèse A: Il y a des différences entre les séquences codantes du gène *Pitx1* des épinoches marines et lacustres.

Résultat: Les 283 acides aminés de la protéine *Pitx1* sont identiques chez les populations d'épinoches marines et lacustres.

Vérification de l'hypothèse B: Il y a des différences dans la régulation de l'expression de *Pitx1*.

Résultat: Les flèches rouges (→) indiquent les lieux d'expression du gène *Pitx1* dans les photographies ci-dessous. *Pitx1* s'exprime dans les épines ventrales et la région buccale des embryons d'épinoches marines, mais seulement dans la région buccale des embryons d'épinoches lacustres.

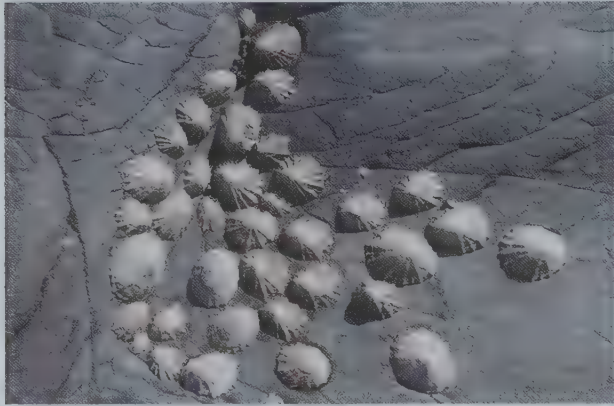


■ CONCLUSION ■ L'absence ou la diminution des épines ventrales chez les populations d'épinoches lacustres semble résulter principalement d'une variation dans la régulation de l'expression du gène *Pitx1*, et non d'une variation dans la séquence d'ADN du gène.

Source des données: M. D. Shapiro et coll., Genetic and developmental basis of evolutionary pelvic reduction in three-spine sticklebacks, *Nature* 428: 717-723 (2004).

ET SI ? ► Décrivez la série de résultats qui aurait amené les chercheurs à conclure qu'un changement dans la séquence codante du gène *Pitx1* était plus important qu'une variation dans la régulation de l'expression du gène.

▼ **Figure 25.27** Les mollusques appelés patelles (*Patella vulgata*) peuvent percevoir la lumière et l'obscurité au moyen d'une simple plaque de cellules photoréceptrices.



humains et des autres vertébrés (voir la **figure 25.28**). Bien que les yeux complexes de certains mollusques aient évolué indépendamment des yeux complexes des vertébrés, les deux types d'yeux se sont transformés à partir d'un simple amas ancestral de cellules photoréceptrices. Dans chaque cas, l'œil complexe a évolué graduellement, au fil de changements successifs qui avantageaient les individus à chaque stade. La structure de ces yeux constitue une autre preuve de leur évolution indépendante : les yeux des vertébrés détectent la lumière sur la partie postérieure de la rétine et conduisent les influx nerveux vers l'avant, alors que les yeux des mollusques font l'inverse.

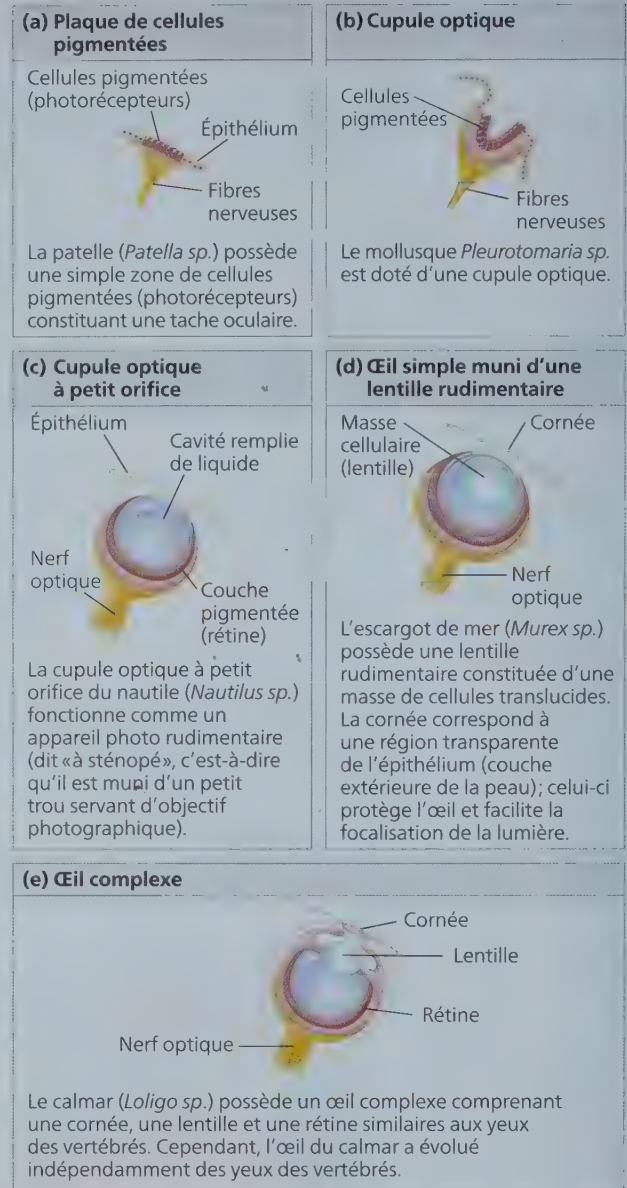
L'évolution de l'œil a permis de perfectionner un organe qui a conservé sa fonction première : la vision. Cependant, l'innovation peut aussi se traduire par un raffinement graduel de structures existantes, qui exercent alors de *nouvelles* fonctions. Par exemple, alors que les cynodontes donnaient naissance aux premiers mammifères, les os qui auparavant participaient à l'articulation de la mâchoire (les os articulaire et carré ; voir la figure 25.7) ont été incorporés dans la région de l'oreille moyenne chez les mammifères, où ils ont alors participé à une nouvelle fonction : la transmission des sons (voir le concept 34.6). De telles structures qui ont évolué dans un contexte particulier et qui ont été affectées à de nouveaux rôles sont parfois qualifiées d'*exaptations*, ce qui les distingue de l'origine adaptative de la structure originale.

Mais attention ! Cela ne sous-entend pas qu'une structure évolue en fonction d'un usage futur. Bien évidemment, la sélection naturelle n'est pas en mesure de prédire l'avenir ; elle ne peut qu'améliorer une structure selon son utilité *présente*. Les structures nouvelles, comme les articulations de la mâchoire et les os de l'oreille moyenne des premiers mammifères, peuvent évoluer graduellement au cours d'une série d'étapes intermédiaires, chacune d'elles correspondant à une fonction donnée dans le contexte du moment.

Les tendances évolutives

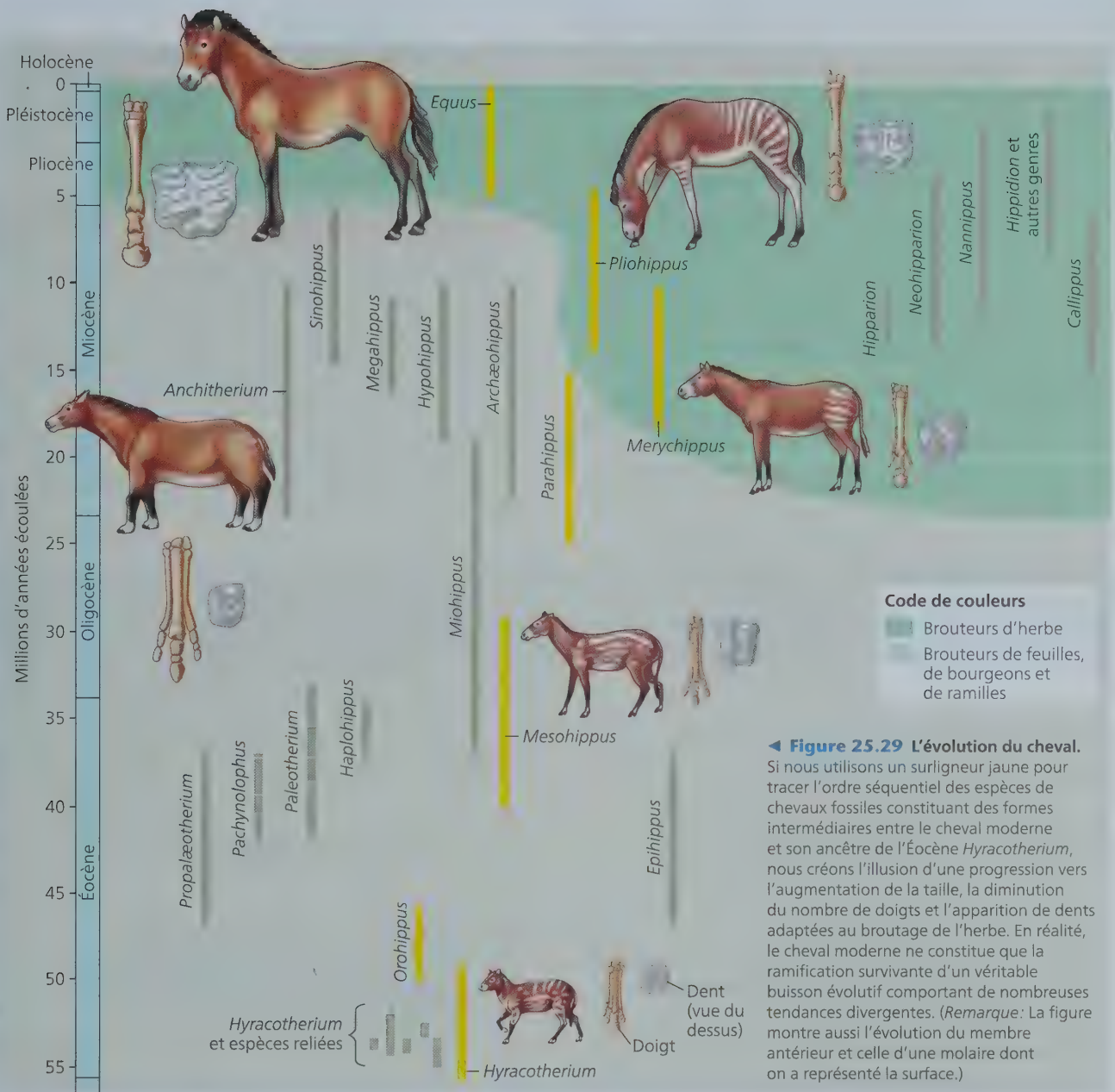
Que pouvons-nous apprendre d'autre des modes d'action de la macroévolution ? Pensez aux tendances évolutives observées dans les archives fossiles. Par exemple, dans certaines lignées évolutives, la taille du corps augmente ou diminue au fil du temps. On peut donner l'exemple de l'évolution du cheval

▼ **Figure 25.28** Un aperçu de la complexité de l'œil chez les mollusques.



moderne (*Equus caballus*), descendant d'un ancêtre beaucoup plus petit, nommé *Hyracotherium* (**figure 25.29**). Cet animal avait la taille d'un grand chien, possédait quatre doigts sur les pattes antérieures, trois doigts sur les pattes postérieures, et des dents adaptées au broutage de bourgeons et de ramilles poussant sur des arbustes et des arbres. Le cheval moderne, lui, est plus grand que son ancêtre. Il ne possède plus qu'un doigt fonctionnel qui s'est élargi, et ses dents ont évolué et sont adaptées au broutage de l'herbe grâce à des molaires à large surface et à croissance continue.

Il serait erroné de déduire de l'observation d'archives géologiques qu'une progression uniforme a eu lieu au cours de l'évolution. Cela reviendrait à affirmer qu'un buisson grandit en



direction d'un point précis parce qu'on aura seulement tenu compte des ramifications qui mènent à une ramille en particulier. Par exemple, en se fondant sur les fossiles de certaines espèces mis au jour jusqu'à maintenant, on pourrait établir une succession d'animaux intermédiaires entre *Hyracotherium* et *Equus caballus*. On pourrait aussi noter une progression dans un sens précis: l'accroissement de la taille, la réduction du nombre de doigts et la modification des dents en faveur du broutage de l'herbe (voir la ligne jaune de la figure 25.29). Cependant, si l'on tient compte de tous les chevaux fossiles connus aujourd'hui, cette apparente tendance n'existe pas. Le genre *Equus* n'a pas évolué en ligne droite; il est l'unique ramification survivante

d'un arbre généalogique si touffu qu'il faudrait plutôt parler de *buisson généalogique*. *Equus* est né après une série d'événements de spéciation comprenant diverses radiations adaptatives, dont certaines n'ont pas débouché sur l'apparition de grands équidés ongulés et brouteurs. Les analyses phylogénétiques indiquent que seules les lignées dérivées de *Parahippus* comprennent des animaux brouteurs d'herbe; les lignées issues de *Miohippus*, qui n'existent plus aujourd'hui, sont restées des brouteurs de feuilles, de bourgeons et de ramilles durant 35 millions d'années.

L'évolution divergente *peut* prendre la forme d'une tendance évolutive, même si de nouvelles espèces contredisent celle-ci. On peut considérer les espèces de façon analogue aux individus

pour constituer un modèle de tendances à plus long terme : la spéciation correspond à une naissance, et l'extinction, à une mort, et les nouvelles espèces qui divergent de ces individus ou de ces espèces sont leurs descendants. Selon ce modèle, tout comme une population d'organismes individuels subit la sélection naturelle, chaque espèce est soumise à une *sélection spécifique*. Ce modèle de la sélection spécifique laisse penser que le « succès différentiel de la spéciation » joue un rôle dans la macroévolution qui s'apparente à celui que joue le succès différentiel de la reproduction dans la microévolution. Les tendances évolutives peuvent aussi résulter directement de la sélection naturelle. Par exemple, lorsque les ancêtres des chevaux ont envahi les prairies du milieu du Cénozoïque, il y a eu une forte sélection en faveur des brouteurs capables d'échapper à leurs prédateurs en courant plus rapidement. Cette tendance n'aurait pu s'imposer en l'absence de vastes espaces ouverts.

Quelle qu'en soit la cause, l'apparition d'une tendance évolutive ne signifie pas qu'il existe une impulsion intrinsèque vers un phénotype particulier. L'évolution est le résultat des interactions entre les organismes et leur milieu. Si les conditions environnementales changent, une tendance évolutive évidente

peut s'interrompre, voire s'inverser. L'effet cumulatif de ces interactions survenant entre les organismes et leur environnement est considérable : elles sont à l'origine de la stupéfiante diversité de la vie, de ce que Darwin appelait « une quantité infinie de belles et admirables formes », dans les derniers mots de son ouvrage *De l'origine des espèces*.

RETOUR SUR LE CONCEPT 25.6

1. Comment le concept darwinien de descendance avec modification explique-t-il l'évolution de structures aussi complexes que l'œil d'un vertébré ?
2. **ET SI ?** ► Le virus de la myxomatose tue jusqu'à 99,8 % des lapins européens dans les populations qui n'y ont jamais été exposées. Le virus se transmet entre les lapins vivants par l'intermédiaire des moustiques. Décrivez une tendance évolutive (chez le lapin ou chez le virus) susceptible de se manifester lors d'une première exposition d'une population de lapins au virus.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

RÉVISION DU CHAPITRE 25



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'**anatomie interactive**.

Résumé des concepts clés

CONCEPT 25.1

Les conditions sur la Terre primitive ont permis l'apparition de la vie (p. 576 à 578)

- Des expériences simulant une atmosphère réductrice comme celle qui régnait à l'époque ont produit des molécules organiques à partir de précurseurs inorganiques. On a aussi trouvé des lipides, des sucres et des bases azotées dans des météorites.
- Des acides aminés et des nucléotides d'ARN se polymérisent lorsqu'on les verse sur du sable, de l'argile ou de la roche très chauds. Des composés organiques forment spontanément des **protocellules**, soit des gouttelettes entourées d'une membrane lipidique qui présentent certaines des propriétés des cellules.
- Le premier matériel génétique a peut-être consisté en de courts segments d'ARN capables de diriger la synthèse de polypeptides et de s'autorépliquer. Les premières protocellules pourvues d'un tel ARN auraient augmenté en nombre par sélection naturelle.

? Décrivez les rôles qu'ont pu jouer la montmorillonite, une sorte d'argile, et les vésicules dans l'origine de la vie.

CONCEPT 25.2

Les archives fossiles permettent d'établir la chronologie de la vie sur la Terre (p. 579 à 581)

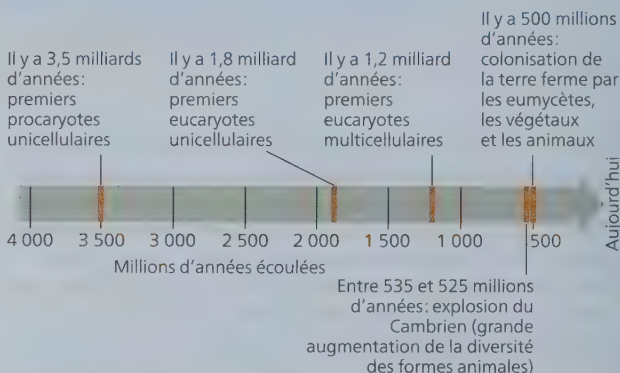
- Largement basées sur des fossiles trouvés dans des roches sédimentaires, les archives fossiles témoignent de l'ascension et du déclin des divers groupes d'organismes au cours du temps.
- Les couches sédimentaires révèlent l'âge relatif des fossiles. Leur âge absolu peut être déterminé notamment grâce à la **datation radiométrique**.

- Les archives fossiles montrent comment les nouveaux groupes d'organismes se forment par la modification graduelle d'organismes préexistants.

? À quelles difficultés se heurte-t-on dans l'estimation de l'âge des plus vieux fossiles ? Expliquez comment il est possible de surmonter ces difficultés dans certaines circonstances.

CONCEPT 25.3

L'apparition des organismes unicellulaires et multicellulaires ainsi que leur colonisation des milieux terrestres sont des événements clés dans l'histoire de la vie (p. 581 à 588)



? Qu'est-ce que l'explosion du Cambrien et pourquoi est-elle importante ?

CONCEPT 25.4

L'ascension et le déclin des groupes d'organismes reflètent les différents taux de spéciation et d'extinction (p. 588 à 595)

- Selon la **tectonique des plaques**, les plaques continentales se déplacent lentement au fil du temps, ce qui modifie la géographie physique et le climat de la Terre et entraîne l'extinction de certains groupes d'organismes et des épisodes de spéciation chez d'autres.
- L'évolution a été marquée par cinq **extinctions massives** qui ont complètement changé l'histoire de la vie. Les causes possibles de ces extinctions sont la dérive des continents, les éruptions volcaniques et les comètes entrées en collision avec la Terre.
- Les **radiations adaptatives** ont considérablement augmenté la diversité de la vie qui a suivi chacune des extinctions massives. Ces radiations adaptatives se sont aussi produites dans des groupes d'organismes qui ont profité d'innovations évolutives ou qui ont colonisé de nouvelles régions où il y avait peu de concurrence de la part des autres organismes.

? Expliquez comment les grands changements évolutifs dont témoignent les archives fossiles sont la somme de phénomènes de spéciation et d'extinction.

CONCEPT 25.5

Des variations dans la séquence ou la régulation de gènes développementaux peuvent entraîner des modifications morphologiques majeures (p. 595 à 598)

- Les gènes développementaux déterminent des différences morphologiques entre les espèces en influant sur la vitesse, la synchronisation et la configuration spatiale des changements de forme d'un organisme au cours de son développement de la naissance à l'âge adulte.
- L'évolution de nouvelles formes peut résulter de changements dans la séquence des nucléotides ou dans la régulation des gènes développementaux.

? Comment des changements dans un seul gène ou une seule région de l'ADN finissent-ils par entraîner l'émergence d'un nouveau groupe d'organismes ?

CONCEPT 25.6

L'évolution ne poursuit aucun objectif (p. 598 à 602)

- Des structures biologiques nouvelles et complexes peuvent résulter de modifications successives, qui comportent chacune un avantage pour un organisme.
- Les tendances évolutives peuvent résulter de facteurs comme la sélection naturelle lors d'un changement environnemental ou la sélection spécifique, eux-mêmes résultant des interactions entre les organismes et leur environnement.

? Expliquez le raisonnement sur lequel s'appuie l'énoncé «l'évolution ne poursuit aucun objectif».

Évaluation

NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

1. Les fossiles des stromatolites :
 - a) se sont formés autour des cheminées hydrothermales sous-marines.
 - b) ressemblent aux communautés bactériennes qu'on trouve aujourd'hui dans certaines baies peu profondes.
 - c) prouvent que les végétaux ont colonisé les milieux terrestres en s'associant aux eumycètes il y a environ 500 millions d'années.
 - d) constituent les premiers fossiles avérés d'organismes.
2. La révolution atmosphérique de l'oxygène a bouleversé l'environnement de la Terre. Parmi les adaptations suivantes, laquelle a tiré parti de la présence d'O₂ dans les océans et l'atmosphère ?
 - a) L'évolution de la respiration cellulaire, dans laquelle l'O₂ sert à dégager l'énergie des molécules combustibles.
 - b) La persistance de certains groupes d'animaux dans les habitats anaérobies.
 - c) L'apparition de pigments photosynthétiques qui protégeaient les premières algues des effets corrosifs de l'O₂.
 - d) L'évolution des chloroplastes après l'assimilation des cyanobactéries photosynthétiques par les premiers protistes.
3. La faune et la flore de l'Inde sont très différentes de celles de l'Asie du Sud-Est, pourtant située à proximité. Comment cela se peut-il ?
 - a) Les organismes ont été séparés par l'évolution convergente.
 - b) Les climats des deux régions sont complètement différents.
 - c) L'Inde est en train de s'écarter du reste de l'Asie.
 - d) L'Inde était un continent séparé pendant 45 millions d'années.
4. Les radiations adaptatives peuvent être la conséquence directe de trois des quatre facteurs suivants. Lequel est l'exception ?
 - a) Des niches écologiques vacantes.
 - b) La dérive des continents.
 - c) La colonisation d'une région isolée qui offre un habitat adéquat et où il y a peu d'espèces concurrentes.
 - d) L'innovation évolutive.
5. Parmi les résultats suivants, lequel *n'a pas* encore été obtenu par les scientifiques qui étudient l'origine de la vie ?
 - a) La synthèse de petits polymères d'ARN par les ribozymes.
 - b) La formation d'agrégats moléculaires dotés de membranes à perméabilité sélective.
 - c) La formation de protocellules dans lesquelles l'ADN dirige la polymérisation des acides aminés.
 - d) La synthèse abiotique de molécules organiques.

NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

6. Une variation génétique qui a amené un certain gène *Hox* à s'exprimer à l'extrémité du bourgeon du membre d'un vertébré a contribué à l'évolution des membres chez les tétrapodes. Ce type de changement illustre :
 - a) l'influence de l'environnement sur le développement.
 - b) la pédomorphose.
 - c) une variation dans un gène développemental ou dans sa régulation qui a modifié l'organisation spatiale des parties du corps.
 - d) l'hétérochronie.
7. Une vessie natatoire est un sac rempli de gaz qui maintenait la flottabilité des poissons; l'évolution a transformé la vessie natatoire en poumons. Ce type de changement illustre :
 - a) l'exaptation.
 - b) des variations dans l'expression d'un gène *Hox*.
 - c) la pédomorphose.
 - d) la radiation adaptative.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

