



VOS OUTILS INTERACTIFS



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

▲ **Figure 26.1** De quel type d'animal s'agit-il ?

CONCEPTS CLÉS

- 26.1** La phylogénèse révèle les liens évolutifs
- 26.2** La phylogénèse repose sur des données morphologiques et moléculaires
- 26.3** Les arbres phylogénétiques sont construits à partir de caractères communs
- 26.4** Le génome recèle l'histoire évolutive de tout organisme
- 26.5** Les horloges moléculaires rendent compte du temps de l'évolution
- 26.6** De nouvelles données continuent d'enrichir notre compréhension de l'arbre de la vie

L'étude de l'arbre de la vie

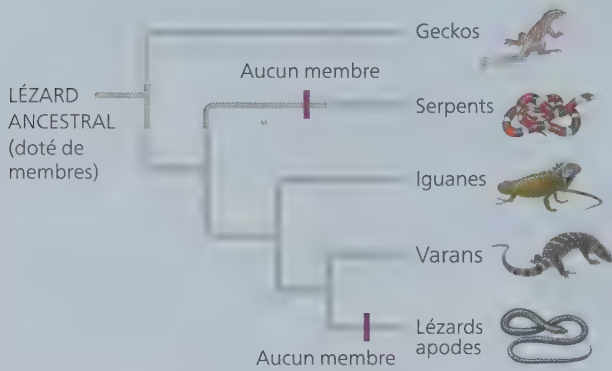
Observez attentivement l'animal de la **figure 26.1**. À son apparence, on pourrait penser qu'il s'agit d'un serpent, mais ce n'est pas le cas. En fait, c'est *Ophisaurus apodus*, un lézard européen apode (sans pattes). Pourquoi n'entre-t-il pas dans la catégorie des serpents ? Et, de façon plus générale, comment les biologistes distinguent-ils et catégorisent-ils les millions d'espèces vivant sur la Terre ?

Une perspective évolutive des relations entre les différentes espèces permet de répondre à ces questions : nous pouvons décider dans quelle catégorie placer une espèce en comparant ses traits à ceux de potentiels parents proches. Par exemple, *O. apodus* n'a pas une mâchoire très mobile, ni un grand nombre de vertèbres, ni de petite queue postérieure à l'anus, trois traits communs à tous les serpents. Combinés à d'autres caractéristiques, ces trois attributs suggèrent qu'en dépit de sa ressemblance avec les serpents, *O. apodus* n'en est pas un.

Les serpents et les lézards font partie du continuum du vivant, qui s'étend des tout premiers organismes jusqu'à la formidable variété des espèces vivant aujourd'hui. Dans cette première partie du chapitre, nous étudierons cette diversité et les hypothèses qui tentent d'en expliquer l'évolution. Pour ce faire, nous mettrons de côté le *processus* de l'évolution (les mécanismes évolutifs décrits dans la quatrième partie) pour nous concentrer sur ses *modèles* (les observations sur les produits de l'évolution dans le temps).

Nous entamerons l'étude de la diversité du vivant en examinant comment les biologistes s'y prennent pour établir la **phylogénèse** (du grec *phulon*, « race », et *genesis*, « origine »), c'est-à-dire l'histoire de l'évolution d'une espèce ou d'un groupe d'espèces apparentées. La phylogénèse des lézards et des serpents, par

exemple, indique que *Ophisaurus apodus* et les serpents descendent tous de lézards à pattes, mais qu'ils proviennent de lignées différentes (figure 26.2). Leur état actuel est donc le fruit d'une évolution indépendante. Comme nous le verrons, pour reconstruire la phylogénèse (comme celle illustrée à la figure 26.2), les biologistes ont recours à la **systematique**, une discipline dont l'objectif est de classer les organismes et d'établir leurs liens évolutifs.



▲ **Figure 26.2 Évolution convergente des corps sans membre.** Une phylogénèse fondée sur les données d'une séquence d'ADN montre qu'une forme corporelle apode a évolué indépendamment à partir d'ancêtres dotés de pattes dans les lignées des lézards apodes et des serpents.

CONCEPT 26.1

La phylogénèse révèle les liens évolutifs

Les organismes partagent de nombreuses caractéristiques à cause d'un ancêtre commun (voir le concept 22.3). Nous pouvons donc acquérir beaucoup de connaissances sur une espèce lorsque nous connaissons son histoire évolutive. Par exemple, un organisme donné a toutes les chances de partager avec ses proches parents quantité de gènes, de voies métaboliques, ainsi que la structure de nombreuses protéines. Nous nous pencherons sur les applications pratiques de ce type d'information ultérieurement dans cette partie du chapitre, mais non sans expliquer d'abord en quoi consiste la **taxinomie**, c'est-à-dire la désignation et la classification des organismes. Nous verrons aussi comment interpréter et utiliser les diagrammes qui représentent l'histoire évolutive.

La nomenclature binominale

Dans le langage courant, on désigne les formes de vie par leurs noms « vernaculaires », autrement dit leurs noms usuels. On dira, par exemple, un singe, un merle, un lilas. Ces noms peuvent toutefois semer la confusion, d'abord parce qu'ils désignent plus d'une espèce, mais aussi parce qu'ils ne sont pas toujours représentatifs des organismes qu'ils sont censés désigner. Pensons, par exemple, au poisson d'argent (*Lepisma saccharina*), qui est en fait un insecte (lépisme), au chien de mer, qui désigne trois espèces de requin, ou encore à l'éléphant de mer, nom donné à une espèce du Sud et à une autre du Nord. Et c'est sans compter tous les noms employés selon la langue qu'on parle.

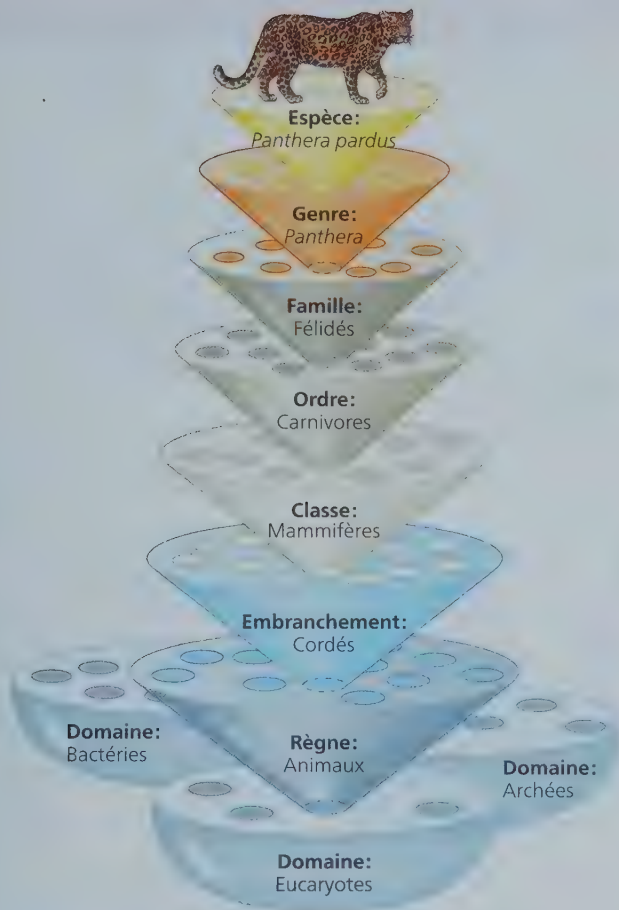
Pour éviter toute confusion, les biologistes désignent les organismes étudiés par leurs noms scientifiques. Ces noms sont des appellations formées de deux mots latins et constituent ce qu'on appelle la **nomenclature binominale**, établie au 18^e siècle par Carl von Linné (voir le concept 22.1). Le premier mot d'un nom scientifique indique le **genre** auquel l'espèce appartient (il pourrait être comparé au nom de famille d'une personne) ; le deuxième nom désigne l'espèce en tant que telle (il pourrait correspondre au prénom de la personne). Par exemple, le nom scientifique du léopard est *Panthera pardus*. Seule la première lettre du genre prend la majuscule, et le genre et l'espèce sont composés en italique (cette règle s'applique au nom scientifique latin, mais pas au nom commun français). Un genre peut comprendre plusieurs espèces, qui portent chacune un nom spécifique. Les noms scientifiques créés récemment sont aussi « latinisés » ; ainsi, un chercheur qui découvre un nouvel insecte peut le baptiser en l'honneur d'un ami, mais il doit ajouter la terminaison latine appropriée. Par exemple, le biologiste Dale H. Clayton a nommé *Strigiphilus garylsoni* un pou trouvé seulement sur les chouettes pour exprimer son admiration envers le dessinateur de bandes dessinées Gary Larson (*The Far Side*). Une bonne partie des appellations scientifiques encore employées de nos jours ont été créées par Linné, qui a attribué un nom scientifique à plus de 11 000 espèces végétales et animales. Et, sans doute dans un élan d'optimisme, celui-ci a donné aux humains le nom scientifique d'*Homo sapiens*, ce qui signifie « homme sage ».

La classification hiérarchique

En plus de baptiser les espèces, Linné les a aussi classées hiérarchiquement en groupes de plus en plus généraux. Le groupe le plus étroit, situé au bas de la hiérarchie, porte le nom du premier terme de la nomenclature binominale et correspond donc au genre. Ainsi, les espèces qui semblent étroitement apparentées sont groupées au sein d'un même genre. Par exemple, le léopard (*Panthera pardus*) appartient à un genre qui comprend également le lion d'Afrique (*Panthera leo*), le tigre (*Panthera tigris*) et le jaguar (*Panthera onca*). Au-delà du regroupement d'espèces au sein d'un même genre, les taxinomistes emploient des catégories de classement de plus en plus vastes. La classification hiérarchique rassemble les genres semblables en **familles**, les familles en **ordres**, les ordres en **classes**, les classes en **embranchements**, les embranchements en **règnes** et, depuis peu, les règnes en **domaines** (figure 26.3). La classification biologique d'un organisme suit la même logique qu'une adresse, du plus précis au plus général : on indique d'abord, le cas échéant, le numéro d'unité (l'appartement, par exemple), le numéro municipal de l'immeuble où se trouve l'unité, le type de rue et le nom de la rue où se situe l'immeuble, le nom de la municipalité où se trouve la rue, le nom de la province où se trouve la ville, et ainsi de suite.

Un rang taxinomique est appelé **taxon**, peu importe sa catégorie de classement. Par exemple, *Panthera* est un taxon de genre, tandis que mammifères est un taxon de classe qui inclut tous les ordres de mammifères. Remarquez que les taxons plus vastes que celui du genre ne s'écrivent pas en italique et ne prennent pas de majuscule à la première lettre, lorsqu'ils sont écrits en français.

La classification des espèces est une façon de structurer notre vision très humaine du monde. Nous groupons des arbres semblables et nous les appelons *pins*, par exemple, pour les

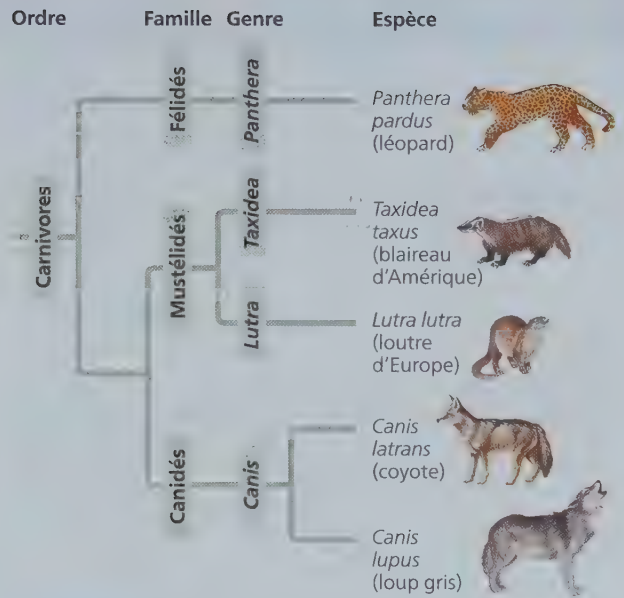


▲ **Figure 26.3** La classification hiérarchique. Les espèces sont classées dans des groupes successifs relevant de groupes plus vastes.

distinguer d'autres conifères comme les sapins. De fait, les taxinomistes ont déterminé que les pins et les sapins sont suffisamment différents pour appartenir à des genres distincts (*Pinus* et *Abies*, respectivement). Cependant, ces deux espèces sont jugées assez semblables pour être classées dans la même famille, soit celle des pinacées. Tout comme pour les pins et les sapins, les niveaux de classification plus élevés que l'espèce sont généralement définis selon des caractéristiques morphologiques déterminées par les taxinomistes. Cependant, les caractéristiques servant à classer un groupe d'organismes donné peuvent s'avérer inappropriées pour d'autres organismes. C'est pourquoi les catégories plus vastes ne sont souvent pas comparables entre lignées. Par exemple, un ordre d'escargots ne présentera pas nécessairement le même degré de diversité morphologique ou génétique qu'un ordre de mammifères. Comme nous le verrons, l'arrangement des espèces selon des ordres, des classes, etc. ne reflète pas nécessairement l'histoire évolutive.

La classification et la phylogénèse

On peut représenter l'histoire évolutive d'un groupe d'organismes dans un diagramme arborescent appelé **arbre phylogénétique**. Comme le montre la **figure 26.4**, la ramure de



▲ **Figure 26.4** Le lien entre la classification et la phylogénèse. La classification hiérarchique peut refléter le type de ramifications propre aux arbres phylogénétiques. L'arbre illustré ici montre les relations possibles entre certains taxons de l'ordre des carnivores, qui relève de la classe des mammifères.

l'arbre phylogénétique reflète la classification hiérarchisée des groupes taxinomiques en fonction de ceux qui sont les plus inclusifs. Il est arrivé cependant que des taxinomistes rangent une espèce au sein d'un genre (ou d'un autre groupe) avec lequel elle *n'est pas* le plus étroitement apparentée. Ce type d'erreur survient notamment lorsqu'une espèce a perdu, au cours de son évolution, une caractéristique clé que partagent ses parents proches. Lorsque l'ADN ou d'autres données indiquent qu'un organisme a été mal classé, celui-ci peut être reclassifié pour mieux refléter son histoire évolutive. Par ailleurs, la classification classique de Linné a beau distinguer des groupes comme les amphibiens, les mammifères, les reptiles et autres classes de vertébrés, elle ne nous apprend rien sur les liens évolutifs existant entre ces groupes.

En fait, ces problèmes de concordance entre la classification classique de Linné et la phylogénèse ont amené certains systématiciens à proposer que la classification prenne en compte exclusivement les liens évolutifs. Dans de tels systèmes, seuls les groupes comprenant un ancêtre commun et ses descendants sont nommés. Par conséquent, certains groupes reconnus depuis longtemps seraient intégrés à d'autres groupes auparavant du même rang dans la classification classique. Par exemple, puisque les oiseaux descendent d'un groupe de reptiles, *Aves* (le nom latin donné dans la classification classique à la classe dont font partie les oiseaux) deviendrait un sous-groupe des reptiles (qui forment aussi une classe dans la classification classique).

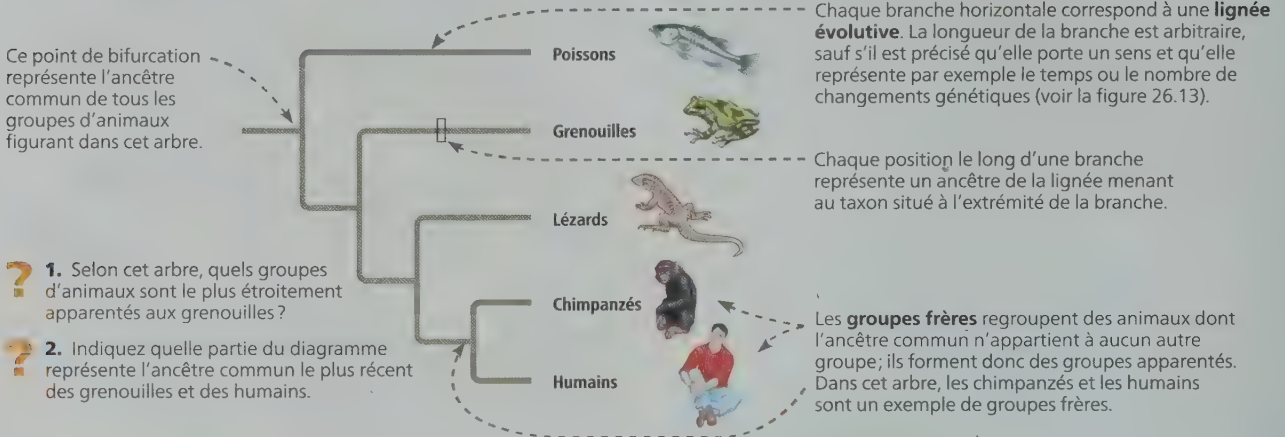
Les renseignements fournis par les arbres phylogénétiques et ceux qui n'y figurent pas

Peu importe comment les groupes sont nommés, l'arbre phylogénétique représente des liens évolutifs hypothétiques (**figure 26.5**).

Un arbre phylogénétique est une représentation visuelle des liens présumés entre différents groupes d'organismes. Cette figure montre en quoi la forme d'un arbre est révélatrice.

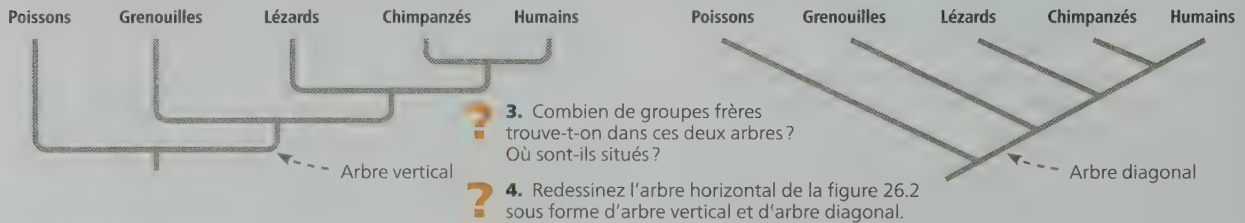
Les parties d'un arbre

Cet arbre représente les liens entre les cinq groupes d'organismes situés à l'extrémité de chaque branche, ou taxon. Chaque point de bifurcation (nœud) représente l'ancêtre commun à partir duquel des lignées ont divergé.



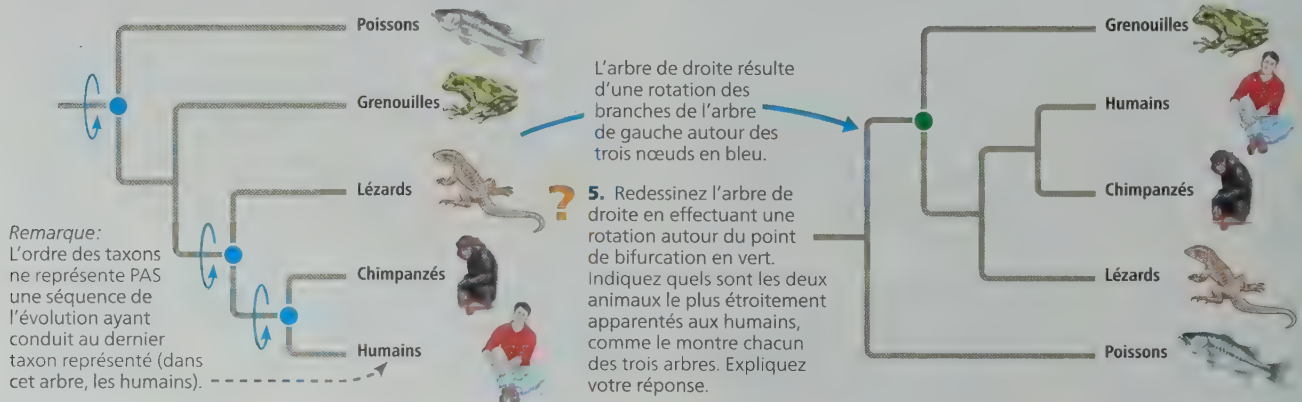
Autres formes d'arbres

On considère ces diagrammes comme des arbres parce qu'ils utilisent l'analogie visuelle des branches pour représenter des lignées évolutives divergeant au fil du temps. Dans ce manuel, les arbres sont généralement présentés sous forme horizontale, comme ci-dessus. Cependant, il est possible de construire le même arbre à la verticale ou en diagonale sans que les liens qu'il représente soient modifiés.



La rotation autour de l'axe d'un point de bifurcation

La rotation des branches d'un arbre autour de l'axe d'un point de bifurcation ne modifie pas les liens évolutifs. En effet, l'ordre dans lequel les taxons apparaissent au bout des branches n'a aucune importance. C'est la disposition des nœuds qui est importante, car elle illustre l'ordre dans lequel les lignées ont divergé à partir d'ancêtres communs.



Ces liens sont souvent présentés selon un modèle dichotomique, c'est-à-dire au moyen d'une série de fourches à deux branches. Chaque **point de bifurcation** (ou **nœud** de l'arbre évolutif) représente l'ancêtre commun à partir duquel deux lignées ont divergé.

Dans la figure 26.5, chaque arbre compte un point de bifurcation (nœud) qui représente l'ancêtre commun des lignées des chimpanzés et des humains, qui sont considérés comme des **groupes frères**. Ce sont en effet deux groupes d'organismes ayant le même ancêtre direct, qui n'est partagé par aucun autre groupe de niveau inférieur (deux groupes ne sont frères que s'ils incluent ensemble tous les descendants connus de leur ancêtre commun). Les membres de groupes frères sont les parents les plus proches les uns par rapport aux autres. Ils sont donc utiles pour décrire les liens évolutifs figurant dans un arbre. Par exemple, la figure 26.5 montre que la lignée évolutive des lézards possède un ancêtre commun direct avec la lignée des chimpanzés et des humains. Aussi, pour décrire cette partie de l'arbre, on peut dire que parmi tous les groupes présentés, les lézards sont un groupe frère du groupe composé des chimpanzés et des humains.

La figure 26.5 montre également que la rotation des branches autour de l'axe des points de bifurcation ne modifie pas les liens représentés dans un arbre. En effet, l'ordre des taxons tel qu'il apparaît à droite de l'arbre ne représente pas la *séquence* de l'évolution – cet exemple n'est donc pas une représentation d'une lignée évolutive menant aux humains à partir des poissons.

Cet arbre, comme tous ceux présentés dans ce manuel, est **enraciné**, ce qui signifie qu'un des points de bifurcation de l'arbre (celui qui est illustré à la base de l'arbre, le plus souvent) représente l'ancêtre commun le plus récent de tous les taxons de l'arbre. Le terme **taxon fondamental** désigne une lignée qui diverge tôt dans l'histoire d'un groupe. Par exemple, pour les poissons de la figure 26.5, un taxon fondamental apparaît sur la branche directement liée à l'ancêtre commun du groupe.

Quels sont les autres éléments importants dont nous devons tenir compte lorsque nous interprétons un arbre phylogénétique ? Premièrement, cette représentation vise à montrer des modèles de descendance et non des ressemblances phénotypiques. Bien qu'il soit fréquent que des organismes parents se ressemblent en raison de leur ancêtre commun, il n'en sera pas de même si leurs lignées respectives n'ont pas évolué à la même vitesse ou s'ils ont dû composer avec des conditions environnementales très différentes. Par exemple, les crocodiles sont plus proches des oiseaux que des lézards (voir la figure 22.17), mais ils ressemblent davantage à ces derniers parce que la morphologie de la lignée des oiseaux a considérablement changé.

Deuxièmement, il n'est pas nécessairement possible de déduire l'âge des taxons ou des points de bifurcation d'un arbre. Par exemple, l'arbre de la figure 26.5 n'indique pas que les chimpanzés ont évolué avant les humains. Il montre uniquement que les chimpanzés et les humains ont un ancêtre récent en commun. Il est toutefois impossible de dire à quel moment cet ancêtre a vécu ou quand sont apparus les premiers chimpanzés ou les premiers humains. De façon générale, à moins que le diagramme s'accompagne d'informations précises sur le sens à donner à la longueur des branches, nous ne devrions l'interpréter qu'en termes de modèles de descendance. Autrement dit, l'arbre phylogénétique ne permet pas de formuler des hypothèses sur

le moment où une espèce donnée a évolué ou sur la nature des changements survenus dans chaque lignée.

Troisièmement, nous ne devons pas présumer qu'un taxon est le fruit de l'évolution du taxon voisin. La figure 26.5 n'indique pas que l'humain est une évolution du chimpanzé, ou l'inverse. Nous pouvons tout au plus conclure que la lignée de l'humain et celle du chimpanzé proviennent toutes les deux du même ancêtre. Cet ancêtre, aujourd'hui disparu, n'était ni un humain ni un chimpanzé.

La phylogénèse appliquée

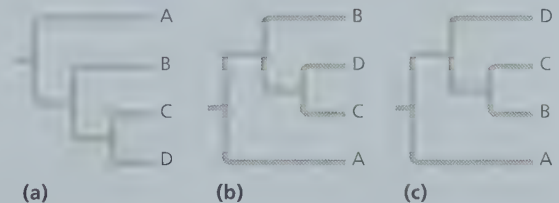
La compréhension de la phylogénèse peut déboucher sur des applications pratiques. Prenons l'exemple du maïs, originaire des Amériques, qui constitue aujourd'hui une importante culture vivrière dans le monde entier. À partir de la phylogénèse du maïs, obtenue grâce aux banques d'ADN, des chercheurs ont réussi à identifier deux espèces de plantes herbacées qui seraient les plus proches parents vivants du maïs. Ces deux parents pourraient constituer de précieux « réservoirs » d'allèles bénéfiques, susceptibles d'être transférés au maïs cultivé, par croisement ou modification génétique.

On peut également utiliser l'arbre phylogénétique pour établir l'identité des espèces en analysant la parenté des séquences d'ADN de différents organismes. Des chercheurs ont utilisé cette approche pour déterminer si des échantillons de viande de baleine provenaient d'espèces protégées par le droit international, donc capturées illégalement, et non d'espèces dont la chasse est autorisée (figure 26.6).

Comment les chercheurs construisent-ils des arbres comme ceux qui sont étudiés ici ? Nous commencerons à répondre à cette question dans la section suivante, lorsque nous examinerons les données utilisées en phylogénétique.

RETOUR SUR LE CONCEPT 26.1

- HABILITÉS VISUELLES** ► Quels niveaux de la hiérarchie présentée à la figure 26.3 les humains ont-ils en commun avec les léopards ?
- HABILITÉS VISUELLES** ► Lequel des arbres illustrés ci-dessous décrit une histoire évolutive différente des deux autres ? Expliquez votre réponse.



- FAITES UN DESSIN** ► La famille des ours (ursidés) est plus étroitement apparentée à celle des mustélidés (blaireaux et loutres) qu'à celle des canidés (chiens). Utilisez ce renseignement pour redessiner la figure 26.4.

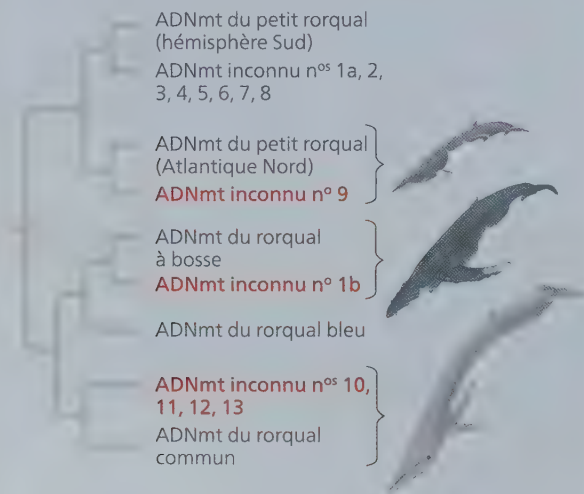
Voir les réponses proposées à l'appendice A.

À quelle espèce les échantillons vendus comme étant de la viande de baleine appartiennent-ils ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ Puisque l'ADN permet de retracer les parentés génétiques entre divers organismes, l'ADN mitochondrial d'échantillons de viande de baleine d'origine inconnue présentera plus de similitudes avec l'ADN mitochondrial provenant d'un animal de la même espèce qu'avec les ADN mitochondriaux d'autres espèces connues de baleines.

■ **EXPÉRIENCE** ■ C. S. Baker et S. R. Palumbi ont acheté 13 échantillons de «viande de baleine» dans des poissonneries japonaises. Ils ont séquencé une portion particulière de l'ADN mitochondrial (ADNmt) de chaque échantillon et ont comparé leurs résultats avec la séquence équivalente de l'ADN d'espèces de baleine connues. Pour découvrir l'espèce d'origine de chaque échantillon, Baker et Palumbi ont construit un *arbre génétique*, c'est-à-dire un arbre phylogénétique qui met en évidence des modèles de parenté entre des séquences d'ADN plutôt qu'entre des taxons.

■ **RÉSULTATS** ■ Parmi les espèces figurant dans l'arbre phylogénétique, seul le petit rorqual de l'hémisphère Sud peut être vendu légalement au Japon.



■ **CONCLUSION** ■ Cette analyse indique que les séquences de l'ADNmt de six des échantillons inconnus (en rouge) étaient plus étroitement apparentées aux séquences de l'ADNmt de baleines dont la chasse est interdite.

Source des données: C. S. Baker et S. R. Palumbi, Which whales are hunted? A molecular genetic approach to monitoring whaling, *Science* 265: 1538-1539 (1994).

ET SI ? ► À quoi les résultats auraient-ils ressemblé s'ils avaient indiqué que la viande de baleine provenait d'animaux dont la chasse est permise ?

La phylogénèse repose sur des données morphologiques et moléculaires

Pour construire une phylogénèse, les systématiciens doivent recueillir le plus de données possible sur la morphologie, les gènes et la biochimie des organismes concernés. Ils doivent impérativement se concentrer sur les caractéristiques provenant d'un ancêtre commun, car elles seules refléteront les liens évolutifs.

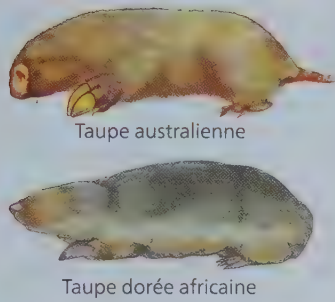
Les homologies morphologiques et moléculaires

Nous avons vu qu'une ressemblance attribuable à une ascendance commune est appelée **homologie**. Par exemple, la ressemblance entre le nombre et l'arrangement des os des membres antérieurs des mammifères s'explique par le fait qu'ils descendent d'un ancêtre commun possédant la même structure osseuse; c'est là un exemple d'homologie morphologique (voir la figure 22.15). De la même façon, les gènes ou les séquences d'ADN sont homologues s'ils sont issus de séquences portées par un ancêtre commun.

En général, les organismes dotés de morphologies ou de séquences d'ADN très semblables ont plus de chances d'être étroitement apparentés que ceux qui ont des structures ou des séquences très différentes. Dans certains cas, cependant, des espèces apparentées présentent une grande divergence morphologique et une petite divergence génétique (ou vice versa). Prenez, par exemple, les espèces de *Dubautia* d'Hawaï. Certaines de ces espèces sont des arbres hauts et clairsemés, tandis que d'autres se présentent sous forme de buissons bas et denses (voir la figure 25.22). Mais, en dépit de ces différences phénotypiques frappantes, les gènes de ces plantes sont très semblables. En se basant sur ces divergences moléculaires minimales, on estime que le groupe des *Dubautia* a commencé à diverger il y a 5 millions d'années. Nous verrons plus loin dans ce chapitre comment les scientifiques utilisent les données moléculaires pour estimer ces divergences temporelles.

Distinguer homologie et analogie

La construction d'une phylogénèse se heurte à une difficulté particulière: il ne faut pas confondre les ressemblances des organismes attribuables à la convergence, appelées **analogies**, avec celles qui sont imputables à des ancêtres communs (homologies). Seules les homologies sont utiles pour nous aider à construire des arbres phylogénétiques. L'évolution est dite convergente quand les facteurs environnementaux et la sélection naturelle produisent des adaptations semblables (analogues) chez des organismes de lignées évolutives distinctes. Par exemple, les deux sortes de taupes illustrées à la figure 26.7 se ressemblent beaucoup. De fait, des données génétiques et des fossiles démontrent que l'ancêtre commun de ces taupes a vécu il y a 140 millions d'années. Cet ancêtre commun et la plupart de ses descendants ne ressemblent pas aux taupes, mais il semble que des caractéristiques semblables ont évolué de manière indépendante dans ces deux lignées alors qu'elles se sont adaptées progressivement à des modes de vie similaires. Par conséquent,



◀ **Figure 26.7 L'évolution convergente des fousseurs.** Le corps long, les pattes antérieures larges, les petits yeux et le coussin de peau qui protège le nez sont des caractéristiques qui ont évolué indépendamment chez ces espèces.

il ne faut pas tenir compte des caractéristiques similaires de ces animaux au moment de construire leur phylogénèse.

Afin de distinguer les homologies et les analogies, on peut examiner la complexité des caractéristiques comparées. Plus le nombre de ressemblances entre deux structures complexes est élevé, plus forte est la probabilité que ces structures aient évolué à partir d'un ancêtre commun. Par exemple, le crâne des humains adultes et celui des chimpanzés adultes ne se composent pas d'un os unique, mais de plusieurs os fusionnés. La composition du crâne de l'humain correspond presque parfaitement, os pour os, à celle du crâne du chimpanzé. Il est donc fort improbable que des structures aussi complexes et aussi ressemblantes aient des origines distinctes. Il est plus vraisemblable que les gènes participant à la constitution des deux crânes proviennent d'un ancêtre commun.

On peut affirmer la même chose en matière de comparaisons d'ordre génétique. Les gènes sont des séquences de milliers de nucléotides, dont chacun représente une caractéristique héréditaire sous la forme d'une des quatre bases de l'ADN : A (adénine), G (guanine), C (cytosine) ou T (thymine). Si les gènes de deux organismes ont en commun plusieurs portions de leurs séquences nucléotidiques, il y a de bonnes chances que ces gènes soient homologues.

L'évaluation des homologies moléculaires

La comparaison de molécules d'ADN pose certains défis techniques. La première étape, après le séquençage des molécules, consiste à aligner les séquences homologues issues des espèces comparées. Si ces dernières ont divergé d'un même ancêtre relativement récent, les séquences ne diffèrent probablement que par une ou quelques bases. Par contre, chez les espèces moins proches, les séquences d'ADN homologues différeront probablement à la fois par les bases de certains sites et par la longueur totale des séquences. Ces différences s'expliquent du fait que l'accumulation des mutations au fil du temps (notamment les insertions et les délétions) risque fort de modifier la longueur des gènes.

Imaginons, par exemple, que deux séquences d'ADN non codant issues de deux espèces soient très semblables, mais qu'une délétion ait supprimé la première base de la séquence provenant de l'une de ces deux espèces. Il s'ensuivrait un décalage de tous les autres nucléotides; une comparaison point par point des deux séquences étudiées aboutirait à une conclusion erronée. On pourrait en effet croire à une différence marquée entre elles, alors qu'en fait il y aurait une concordance générale. Pour surmonter ce type de problèmes, des chercheurs ont mis au point des logiciels qui déterminent la meilleure façon d'aligner les segments d'ADN homologues dont la longueur varie (**figure 26.8**).

1 Ces segments d'ADN homologues sont identiques, tandis que l'espèce 1 et l'espèce 2 commencent à diverger par rapport à leur ancêtre commun

```
1 CCATCAGAGTCC
2 CCATCAGAGTCC
```

2 Deux types de mutations, soit une délétion et une insertion, décalent les séquences correspondantes chez les deux espèces.

```
1 CCATCAGAGTCC
2 CCATCAGAGTCC
   (GTA) Insertion
```

3 En raison de ces mutations, les régions homologues, surlignées en orangé ne sont plus alignées entre les espèces 1 et 2.

```
1 CCATCAAGTCC
2 CCATGTACAGAGTCC
```

4 Les régions homologues sont réalignées, une fois que le système informatique a comblé les écarts en ajoutant des lacunes dans la séquence 1.

```
1 CCAT _ _ _ CA _ AGTCC
2 CCATGTA CAGAGTCC
```

▲ **Figure 26.8 L'alignement des segments d'ADN.** Les systématiciens recherchent des séquences semblables dans les segments d'ADN provenant des deux espèces étudiées (un seul segment pour chaque espèce apparaît ci-dessus). Dans cet exemple, 11 des 12 bases n'ont pas changé depuis que les deux espèces ont divergé. Les séquences comparables sont encore identiques, une fois l'alignement rétabli.

La comparaison moléculaire révèle qu'un grand nombre de substitutions de bases et d'autres différences se sont accumulées entre les gènes comparables de la taupe australienne et de la taupe dorée, ce qui indique que leurs lignées ont grandement divergé depuis leur ancêtre commun. Par conséquent, on peut dire que ces espèces vivantes ne sont pas étroitement apparentées. En revanche, la grande ressemblance des séquences de gènes dans le groupe des *Dubautia* d'Hawaï confirme l'hypothèse selon laquelle ces plantes sont toutes très étroitement apparentées en dépit de différences morphologiques considérables.

Comme pour les caractéristiques morphologiques, il importe de distinguer l'homologie de l'analogie pour évaluer les ressemblances moléculaires dans les études sur l'évolution. Deux séquences qui se ressemblent sur une bonne partie de leur longueur sont probablement homologues (voir la figure 26.8). Toutefois, chez les organismes qui ne semblent pas étroitement apparentés, il arrive que des séquences en général très différentes présentent des bases semblables par coïncidence. Ces ressemblances purement fortuites sont des homoplasies moléculaires. Par exemple, si les deux séquences d'ADN de la **figure 26.9** provenaient de parents éloignés, le fait que 23 % de leurs bases soient semblables serait un pur hasard. Des outils statistiques permettent de déterminer si les séquences d'ADN qui présentent une concordance de plus de 25 % sont homologues.

ACGGATAGTCCACTAGGGCACTA
TCACCGACAGGTCCTTTGACTAG

▲ **Figure 26.9** L'homoplasie moléculaire.

RETOUR SUR LE CONCEPT 26.2

1. Indiquez si chacune des paires de structures suivantes représente une analogie ou une homologie, puis expliquez votre raisonnement : (a) les piquants d'un hérisson et les épines d'un cactus ; (b) la patte d'un chat et la main d'un humain ; (c) l'aile d'un hibou et l'aile d'un frelon.
2. **ET SI ?** ► Supposons que deux espèces, A et B, ont une apparence semblable, mais des séquences de gènes très divergentes, et que l'espèce B et l'espèce C ont une apparence fortement dissemblable, mais des séquences de gènes presque identiques. Quelles sont les espèces les plus susceptibles d'être étroitement apparentées : les espèces A et B ou les espèces B et C ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 26.3

Les arbres phylogénétiques sont construits à partir de caractères communs

Comme nous l'avons vu, une étape importante dans la reconstruction des phylogénèses consiste à distinguer les caractéristiques homologues des caractéristiques analogues (puisque seule l'homologie reflète l'histoire évolutive). Dans la prochaine section, nous décrirons la cladistique, un ensemble de méthodes dont l'usage est très répandu et qui servent à déduire la phylogénèse à partir de traits homologues.

La cladistique

La **cladistique** est une méthode relevant de la systématique dont le principal critère de classification est l'ancêtre commun. Selon cette méthode, les biologistes tentent de réunir les espèces en **clades**, dont chacun comprend une espèce ancestrale et tous ses descendants.

POUR APPROFONDIR ■ À l'instar des taxons du système de classification classique, les clades sont groupés dans des clades plus importants. Dans la figure 26.4, par exemple, le clade de la famille des félidés relève d'un clade plus important (les carnivores), incluant aussi la famille des canidés.

Toutefois, un taxon n'est équivalent à un clade que s'il est **monophylétique** (du grec *monos*, «seul», et *phulon*, «tribu»), c'est-à-dire s'il regroupe l'espèce ancestrale et tous ses descendants (**figure 26.10a**). Si des données manquent au sujet de certains membres d'un clade, on est en présence d'un groupe **paraphylétique** (du grec *para*, «hors», et *phulon*, «tribu»), lequel renferme l'espèce ancestrale et une partie seulement de ses descendants

(**figure 26.10b**). On peut également être en présence d'un groupe **polyphylétique** (du grec *polus*, «nombreux», et *phulon*, «tribu»), qui contient plusieurs espèces parentes éloignées, mais qui exclut leur ancêtre commun le plus récent (**figure 26.10c**).

Il faut savoir que, dans un groupe paraphylétique, l'ancêtre commun le plus récent de tous les membres fait partie du groupe, alors que, dans un groupe polyphylétique, l'ancêtre commun le plus récent de tous les membres est exclu du groupe. Par exemple, le groupe formé des ongulés artiodactyles (les hippopotames, les cerfs et leurs parents) et de leur ancêtre commun est de nature paraphylétique parce qu'il exclut les cétacés (les baleines, les dauphins et les marsouins), dont l'ancêtre est le même (**figure 26.11**). En revanche, un groupe formé des phoques et des cétacés (d'après la similarité de leur forme corporelle) est de nature polyphylétique parce qu'il exclut l'ancêtre commun des phoques et des cétacés. Les biologistes évitent de définir de tels groupes polyphylétiques ; si de nouvelles données montrent qu'un groupe actuel est polyphylétique, ses membres sont reclassifiés. ■

Les caractères communs, ancestraux et dérivés

En raison des modifications intervenues au cours de la phylogénèse, les organismes et leurs ancêtres ont à la fois des caractères communs et différents. Par exemple, tous les mammifères possèdent une colonne vertébrale, mais la présence de la colonne vertébrale ne distingue pas les mammifères des autres vertébrés parce que *tous* les vertébrés ont une colonne vertébrale. Cette structure précède dans le temps l'apparition de l'embranchement mammalien dans l'arbre généalogique des vertébrés. Aussi, pour les mammifères, la colonne vertébrale est un **caractère ancestral commun**, c'est-à-dire un caractère qui provient d'un ancêtre du taxon. En revanche, la pilosité est un attribut que partagent tous les mammifères, mais qu'on *ne trouve pas* chez leurs ancêtres. La présence de poils chez les mammifères est donc considérée comme un **caractère dérivé commun**, une innovation apparue au cours de l'évolution et exclusive à un clade.

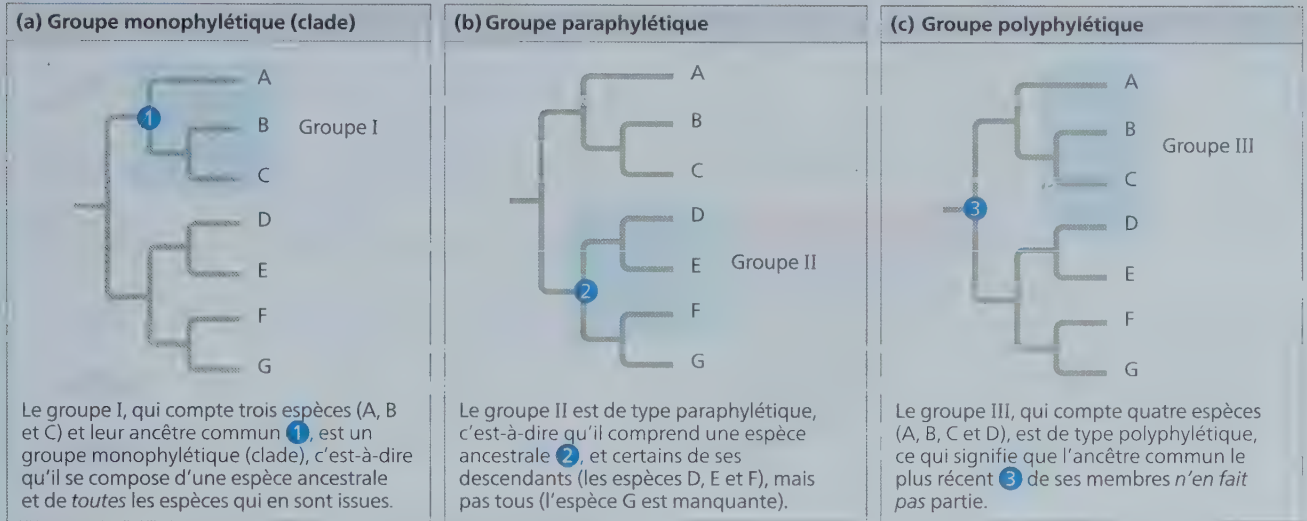
Remarquez qu'un caractère dérivé commun peut correspondre à une caractéristique disparue, comme les membres chez les serpents ou les baleines. De plus, les notions de caractères «ancestraux» ou «dérivés» sont relatives quand vient le temps d'examiner un caractère donné. La colonne vertébrale peut faire partie des caractères ancestraux communs à tous les vertébrés, mais est aussi un caractère dérivé commun à une ramification antérieure distinguant tous les vertébrés des autres animaux.

Déduire la phylogénèse à l'aide des caractères dérivés

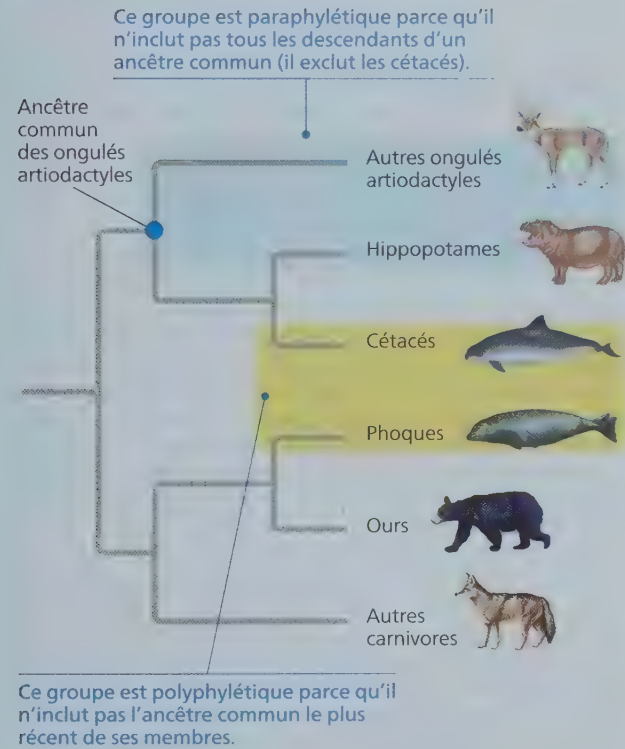
Les caractères dérivés communs sont propres à des clades précis. Dans la mesure où toutes les caractéristiques des organismes se sont manifestées à un moment de l'histoire du vivant, il devrait être possible de déterminer le clade au sein duquel un caractère dérivé commun est apparu une première fois et d'utiliser cette information pour déduire des liens évolutifs.

À titre d'exemple, prenez la liste des caractères (**figure 26.12a**) présents chez cinq vertébrés, soit un léopard, une tortue, une grenouille, un achigan et une lamproie (un vertébré aquatique sans mâchoires). Pour fonder notre comparaison et établir un cladogramme (un diagramme de lignées évolutives organisées en clades), il nous faut choisir aussi un **groupe extérieur** (ou *groupe de référence*, pour *outgroup* en anglais). Ce groupe

▼ **Figure 26.10** Les groupes monophylétique, paraphylétique et polyphylétique.



▼ **Figure 26.11** Exemples d'un groupe paraphylétique et d'un groupe polyphylétique.



FAITES UN DESSIN ► Encerlez le point de bifurcation qui représente l'ancêtre commun le plus récent des cétacés et des phoques. Expliquez pourquoi cet ancêtre n'appartient pas au groupe des cétacés/phoques défini par leur forme corporelle similaire.

de référence comprend une espèce ou un groupe d'espèces d'une lignée étroitement apparentée, mais n'appartenant pas à l'ensemble des espèces qui forment le **groupe à l'étude** (ou *groupe intérieur, ingroup* en anglais). On choisit un groupe de

référence en analysant divers éléments de preuves de différentes provenances (morphologie, paléontologie, analyse du développement embryonnaire et séquences génétiques, par exemple). L'amphioxus constitue un bon groupe de référence pour notre exemple. Ce petit animal vit dans des vasières et appartient (comme les vertébrés) au groupe plus inclusif des cordés. Contrairement aux vertébrés, cependant, il est dépourvu de colonne vertébrale.

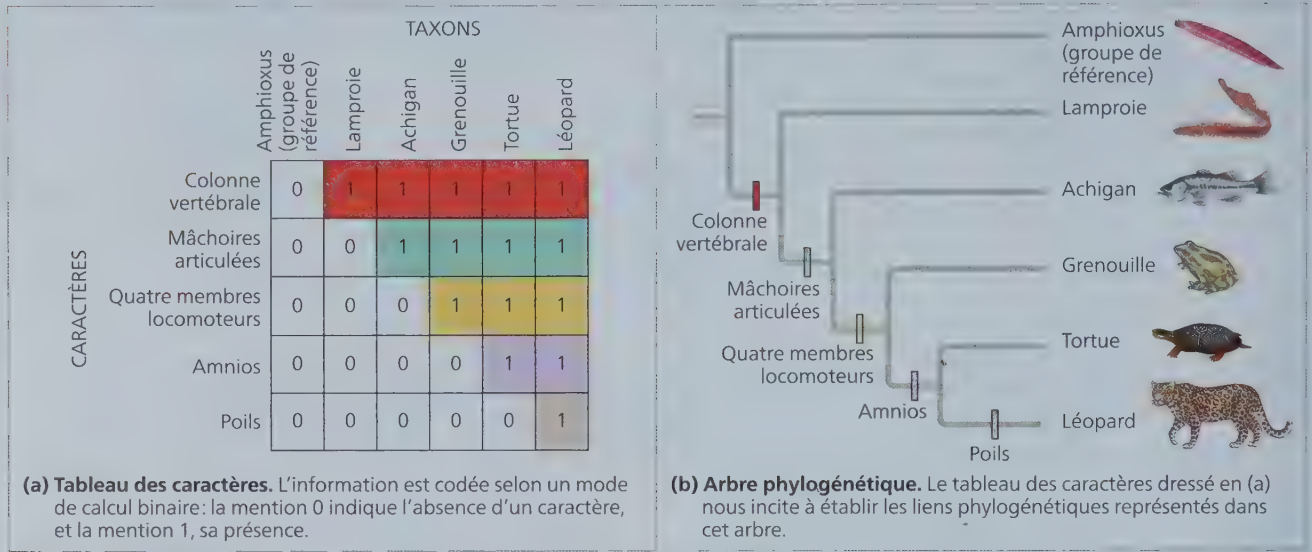
Dans cette analyse, on suppose qu'un caractère est ancestral lorsqu'il est présent tant dans le groupe extérieur que dans le groupe à l'étude. On présume également que chaque caractère dérivé de la figure 26.12a n'est apparu qu'une seule fois dans le groupe à l'étude. Aussi, lorsqu'on observe un caractère dans un seul sous-groupe du groupe à l'étude, on estime qu'il est apparu dans la lignée des membres de ce sous-groupe.

En comparant les membres du groupe à l'étude les uns avec les autres et avec le groupe extérieur (référence), nous pouvons déterminer les caractères dérivés à divers points de bifurcation de l'évolution des vertébrés. Par exemple, *tous* les vertébrés du groupe à l'étude possèdent une colonne vertébrale : ce caractère était présent chez l'ancêtre vertébré, mais pas chez le groupe de référence. Notons également que la lamproie est dépourvue de mâchoires dotées d'articulations, mais que ce caractère est présent chez tous les autres membres du groupe à l'étude. Cela démontre que ces mâchoires sont apparues dans la lignée de tous les membres du groupe à l'étude, *sauf* chez la lamproie. Nous pouvons donc conclure que la lamproie appartient à un groupe frère du groupe de tous les autres vertébrés à l'étude. En procédant ainsi, nous pouvons transposer les données de notre tableau de caractères dans un arbre phylogénétique qui dispose tous les taxons du groupe à l'étude selon une hiérarchie reposant sur leurs caractères dérivés communs (**figure 26.12b**).

Les arbres phylogénétiques et la longueur proportionnelle des branches

Dans les arbres phylogénétiques que nous avons présentés jusqu'ici, la longueur des branches ne révèle pas le degré de

▼ **Figure 26.12** La construction de la phylogénèse à partir des caractères dérivés. L'amnios fait partie des caractères retenus ci-dessous. Il s'agit d'une membrane remplie de liquide qui enveloppe l'embryon (voir la figure 34.26). Il est à noter qu'un groupe de caractères différents pourrait nous inciter à construire un tout autre arbre phylogénétique.



FAITES UN DESSIN ► En (b), encerclez le clade incluant tous les membres ayant les mâchoires articulées, ce qui constitue leur caractère ancestral commun.

changement évolutif de chaque lignée. La chronologie donnée par la ramure d'un arbre phylogénétique est relative plutôt qu'absolue. Autrement dit, elle indique si un élément est apparu avant ou après un autre, mais elle ne précise pas depuis combien de millions d'années. Dans certains diagrammes arborescents, cependant, la longueur des branches est proportionnelle au nombre de changements évolutifs ou à la date à laquelle se sont produits des événements particuliers.

Dans la **figure 26.13**, par exemple, la longueur des branches de l'arbre phylogénétique reflète le nombre de changements survenus dans une séquence d'ADN de cette lignée. Notons que la longueur totale des lignes horizontales entre la base de l'arbre et la souris (*Mus*) est moindre que celle des lignes montant jusqu'à l'espèce du groupe extérieur, la drosophile (*Drosophila*). Cette différence donne à penser que, depuis le moment où la drosophile et la souris ont divergé de leur ancêtre commun, il s'est produit plus de changements génétiques dans la lignée de la drosophile que dans celle de la souris.

Bien que les ramifications d'un arbre phylogénétique puissent avoir différentes longueurs, toutes les lignées des organismes vivant aujourd'hui qui descendent d'un même ancêtre commun ont survécu le même nombre d'années. Prenons un exemple extrême: les humains et les bactéries ont un ancêtre commun qui a vécu il y a plus de 3 milliards d'années. Les fossiles et les données génétiques indiquent que cet ancêtre était un pro-caryote unicellulaire. Même si la structure des bactéries a peu changé depuis cet ancêtre commun, leur lignée n'en a pas moins connu 3 milliards d'années d'évolution, tout comme il s'est écoulé 3 milliards d'années d'évolution dans la lignée qui a finalement conduit à l'apparition des humains.

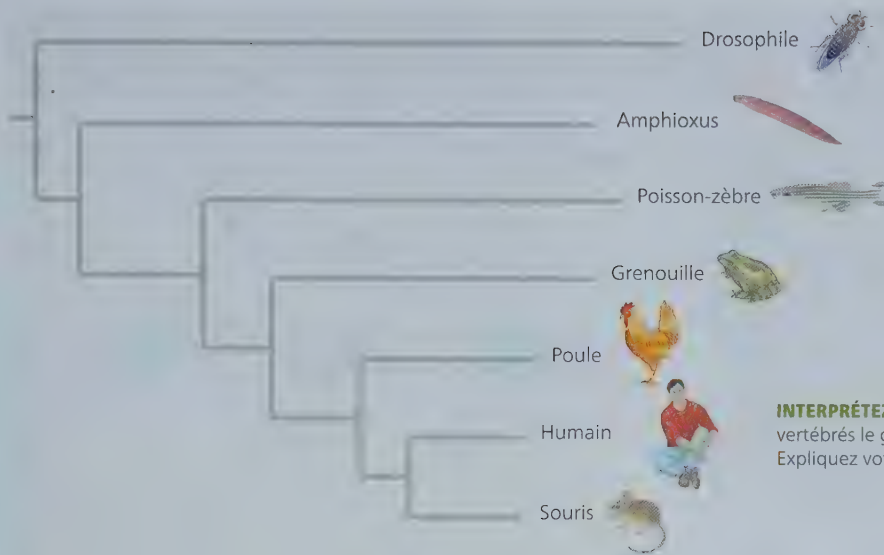
On peut représenter ces périodes de temps équivalentes dans un arbre phylogénétique dont les branches sont de longueur proportionnelle au temps écoulé (**figure 26.14**). Ce type d'arbre utilise des données géologiques pour situer une portion de

branche dans le contexte des temps géologiques. De plus, il est possible de combiner ces deux types d'arbres en indiquant, sur les points de bifurcation, de l'information sur la vitesse de changement génétique ou sur les dates de divergence.

La parcimonie maximale et la probabilité maximale

Nos connaissances grandissantes sur les séquences d'ADN nous permettent d'étudier de plus en plus d'espèces; aussi est-il de plus en plus complexe de construire l'arbre phylogénétique qui décrit le mieux leur histoire évolutive. Supposons que nous analysons des données se rapportant à 50 espèces: il y aurait environ 3×10^{76} arbres phylogénétiques possibles! Lequel serait le bon? Les systématiciens ne sont jamais certains de trouver le meilleur arbre phylogénétique parmi cette profusion de possibilités, mais ils peuvent s'en approcher en appliquant les principes de parcimonie maximale et de probabilité maximale.

Selon le principe de **parcimonie maximale**, toute théorie doit proposer l'explication la plus simple possible dans le respect des faits. (Le principe de parcimonie s'inspire des idées de Guillaume d'Occam, théologien et philosophe anglais du 14^e siècle, qui préconisait cette approche minimaliste de la résolution des problèmes.) Parmi les arbres fondés sur des caractères morphologiques, l'arbre le plus simple est celui qui fait appel au plus petit nombre possible de caractères dérivés partagés (chaque caractère correspondant à un événement évolutif). Parmi les phylogénèses construites à partir de séquences d'ADN, l'arbre le plus simple est celui qui fait appel au plus petit nombre possible de changements de bases. Le même raisonnement général s'applique à ces deux cas: le même caractère observé chez deux espèces différentes a de plus fortes probabilités d'être apparu chez un ancêtre commun (donc un seul changement évolutif), plutôt que séparément dans chacune des deux espèces (deux changements évolutifs).



◀ **Figure 26.13** La longueur des branches peut représenter l'étendue du changement génétique. Cet arbre a été construit à partir des séquences homologues d'un gène qui joue un rôle dans le développement, la drosophile formant le groupe extérieur. La longueur des branches est proportionnelle aux changements génétiques survenus dans chaque lignée; la variation de la longueur des branches indique que le gène a évolué à des vitesses différentes selon la lignée.

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▶ Dans quelle lignée de vertébrés le gène à l'étude a-t-il évolué le plus rapidement? Expliquez votre réponse.

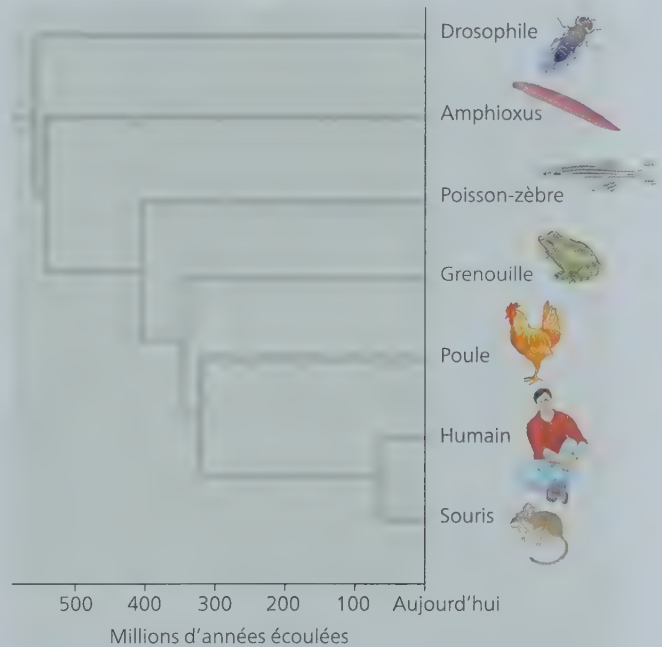
L'approche de la **probabilité maximale** consiste à déterminer quel arbre est le plus susceptible de représenter un ensemble de données précises sur l'ADN, d'après certaines règles de probabilité relativement à l'évolution des séquences d'ADN au fil du temps. Par exemple, les règles de probabilité sous-jacentes pourraient reposer sur l'hypothèse selon laquelle toutes les substitutions de nucléotides sont également probables. Toutefois, si des données semblent démontrer que c'est faux, il est nécessaire d'établir des règles plus complexes pour expliquer les différences dans la vitesse des changements susceptibles d'affecter les divers nucléotides ou de modifier la position d'un gène.

Les scientifiques ont mis au point de nombreux logiciels servant à bâtir des arbres simples et probables. Quand on dispose d'une grande quantité de données précises, les méthodes utilisées par ces logiciels permettent habituellement d'obtenir des arbres semblables. La **figure 26.15** montre la construction de l'arbre moléculaire le plus simple pour établir des liens entre trois espèces. Les logiciels se fondent eux aussi sur le principe de parcimonie pour esquisser des phylogénèses. Ils examinent un grand nombre d'arbres possibles et retiennent ceux qui comportent le moins de changements évolutifs.

Les arbres phylogénétiques en tant qu'hypothèses

À ce stade-ci, il serait bon de se rappeler que tout arbre phylogénétique constitue un ensemble d'hypothèses sur les liens qui existent entre les différents organismes représentés par le diagramme. La meilleure hypothèse est celle qui rend le mieux compte de toutes les données disponibles. Elle peut être modifiée lorsque de nouvelles données phylogénétiques et moléculaires obligent les systématiciens à réviser les arbres existants. Du coup, certaines hypothèses se trouvent confirmées, et d'autres doivent être modifiées ou abandonnées.

Le fait de considérer les phylogénèses comme des hypothèses présente de grands avantages: nous pouvons ainsi formuler et tester des prédictions en présupposant le bien-fondé d'une phylogénèse donnée, c'est-à-dire de notre hypothèse. Par exemple,



▲ **Figure 26.14** La longueur des branches peut servir de repère temporel. Cet arbre a été construit à partir des mêmes données sur l'ADN que celles utilisées pour l'arbre de la figure 26.13. Ici, cependant, les points de bifurcation correspondent à des époques déterminées selon les archives géologiques. La longueur des branches est donc proportionnelle à l'écart temporel. Chaque lignée présente la même longueur, de la base de l'arbre jusqu'au bout de la branche, ce qui indique que la divergence de toutes les lignées par rapport à l'ancêtre commun est de même durée.

la méthode connue sous le nom de rapprochements phylogénétiques (*phylogenetic bracketing*) permet de prédire (par le principe de parcimonie) que les caractéristiques communes à deux groupes d'organismes étroitement liés sont également présentes chez

L'application du principe de parcimonie à un problème de systématique moléculaire

■ APPLICATION ■ Lorsqu'ils étudient les différentes phylogénèses possibles pour un groupe d'espèces, les systématiciens comparent les données moléculaires des espèces étudiées. Ils commencent par choisir l'hypothèse la plus simple, c'est-à-dire celle qui fait appel au plus petit nombre possible de changements évolutifs (au niveau moléculaire).

■ TECHNIQUE ■ Suivons les étapes numérotées pour voir comment appliquer le principe de parcimonie à un problème phylogénétique ayant trait à trois espèces étroitement apparentées.

1 Commençons par tracer les trois arbres phylogénétiques possibles pour ces espèces. (Si l'analyse de 3 espèces ne produit que 3 arbres possibles, le nombre de possibilités augmente rapidement avec le nombre d'espèces : il existe 15 possibilités pour 4 espèces et 34 459 425 possibilités pour 10 espèces.)

2 Établissons ensuite un tableau des données moléculaires pour les trois espèces. Dans cet exemple simplifié, les données représentent une séquence d'ADN qui ne compte que quatre bases azotées. Des données concernant plusieurs groupes extérieurs (non présentées ici) ont été utilisées pour déduire la séquence ancestrale d'ADN.

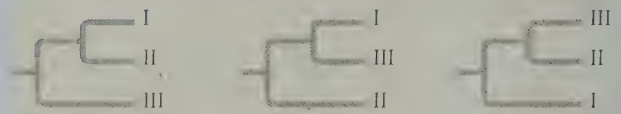
3 On se concentre alors sur le site 1 de la séquence d'ADN. Dans l'arbre de gauche, un seul changement de bases, représenté par un trait violet dans la ramification débouchant sur les espèces I et II (ce changement est nommé 1/C, indiquant un changement sur le site 1 au nucléotide C), peut rendre compte des données du site 1. Dans les deux autres arbres, il faut faire intervenir deux changements de bases.

4 En poursuivant la comparaison des bases des sites 2 à 4, nous constatons que chacun des trois arbres exige en tout cinq changements de bases supplémentaires (signalés par des traits violets).

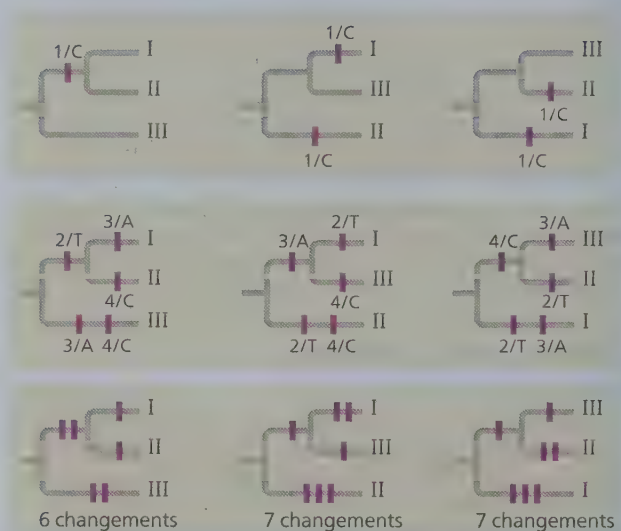
■ RÉSULTATS ■ Pour trouver l'arbre le plus simple, additionnons tous les changements indiqués aux étapes 3 et 4. Nous pouvons conclure que le premier arbre est le plus simple de ces trois possibilités de phylogénèse. (Dans un cas réel, on analyserait beaucoup d'autres sites. Par conséquent, les arbres possibles diffèreraient alors généralement par plus d'un seul changement de bases.)



Trois hypothèses phylogénétiques



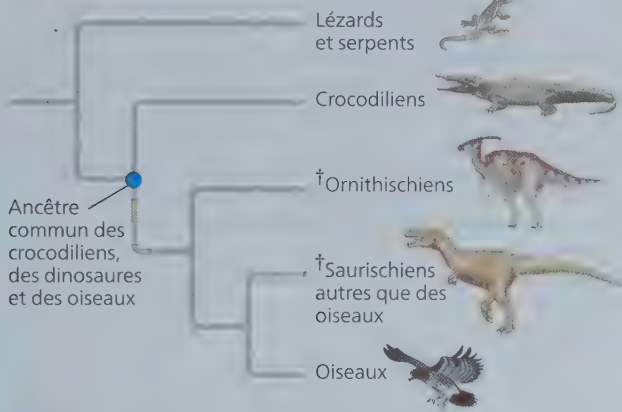
	Site			
	1	2	3	4
Espèce I	C	T	A	T
Espèce II	C	T	T	C
Espèce III	A	G	A	C
Séquence ancestrale	A	G	T	T



leur ancêtre commun et chez tous ses descendants, à moins que des données indépendantes n'indiquent le contraire. (Notons qu'une hypothèse peut s'appliquer à des changements ayant eu lieu dans le passé tout autant qu'à des modifications évolutives à venir.)

Cette méthode a servi à formuler de nouvelles hypothèses sur les dinosaures. Par exemple, des données indiquent que les oiseaux descendent des théropodes, un groupe de dinosaures saurischiens bipèdes. Comme le montre la figure 26.16, les plus proches parents vivants des oiseaux sont les crocodiles. Les

▼ **Figure 26.16** L'arbre phylogénétique des oiseaux et de leurs parents proches. (Le symbole † indique une lignée éteinte.)



HABILITÉS VISUELLES ► Dans cet arbre, quel est le groupe frère du clade qui inclut les dinosaures et leur ancêtre commun le plus récent ? Expliquez votre réponse.

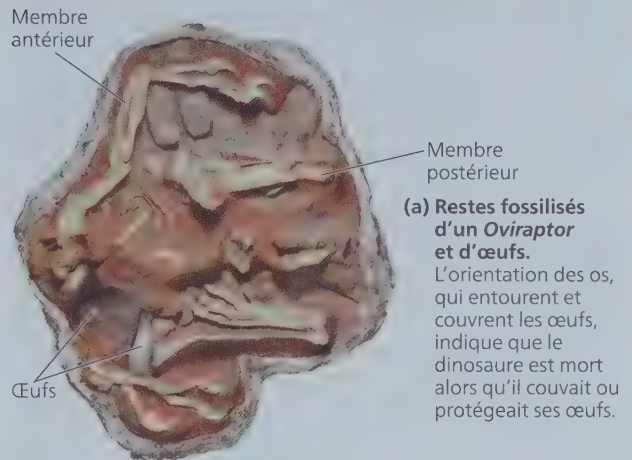
oiseaux et les crocodiles ont en commun de nombreuses caractéristiques : ils ont un cœur à quatre cavités, ils « chantent » pour défendre leur territoire et attirer un partenaire avec qui s'accoupler (quoique le « chant » du crocodile ressemble davantage à un beuglement) et ils construisent un nid. La *couvaison*, le fait de réchauffer les œufs en les recouvrant de son corps, est aussi un comportement observé chez les oiseaux, comme chez les crocodiles. Les oiseaux couvent leurs œufs en se posant dessus, alors que les crocodiles les recouvrent de leur cou. En présumant que toute caractéristique commune aux oiseaux et aux crocodiles était probablement présente chez leur ancêtre commun (indiqué par un point bleu dans la figure 26.16) et chez *tous* ses descendants, les biologistes ont avancé que les dinosaures étaient dotés d'un cœur à quatre cavités, qu'ils « chantaient », qu'ils construisaient un nid et qu'ils couvaient leurs œufs.

Les organes internes, comme le cœur, se fossilisent rarement et, bien entendu, il est difficile de prouver que les dinosaures émettaient des sons en défendant leur territoire ou lors des parades nuptiales. En revanche, la découverte de fossiles d'œufs de dinosaure et de nids a renforcé l'hypothèse selon laquelle les dinosaures auraient couvé. On a en effet trouvé un fossile d'embryon d'*Oviraptor* encore dans sa coquille. Cet œuf était identique à ceux qui ont été trouvés dans un autre site fossilifère montrant un *Oviraptor* adulte étendu sur des œufs, dans une posture similaire à celle que prennent de nos jours les oiseaux pour couvrir (figure 26.17). Les chercheurs ont avancé que cet *Oviraptor* fossilisé est mort pendant qu'il couvait ou protégeait ses œufs. La découverte d'autres fossiles révélant que plusieurs espèces de dinosaures construisaient des nids et couvaient leurs œufs est venue renforcer la conclusion générale émergeant des recherches entreprises sur ce sujet. Enfin, en renforçant l'hypothèse phylogénétique illustrée à la figure 26.16, la découverte de nids et de comportements de couvaison chez les dinosaures fossilisés a fourni des données indépendantes confirmant la justesse de l'hypothèse.

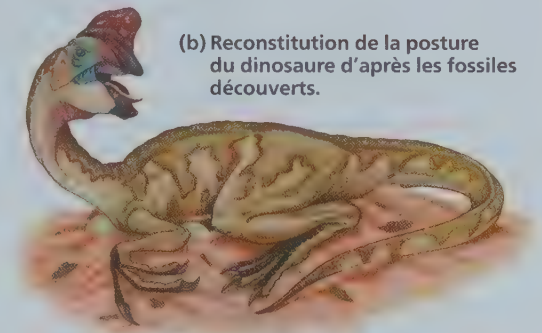
RETOUR SUR LE CONCEPT **26.3**

1. Pour distinguer un clade particulier de mammifères au sein du clade plus vaste qui correspond à la classe des mammifères, le poil serait-il un caractère utile ? Pourquoi ?

▼ **Figure 26.17** Un fossile étaye l'hypothèse phylogénétique : les dinosaures construisaient des nids et couvaient leurs œufs.



(a) Restes fossilisés d'un *Oviraptor* et d'œufs. L'orientation des os, qui entourent et couvrent les œufs, indique que le dinosaure est mort alors qu'il couvait ou protégeait ses œufs.



2. L'arbre le plus simple n'est pas nécessairement celui qui représente le plus justement les liens évolutifs. Dans quelles circonstances l'arbre le plus simple pourrait-il être erroné ?
3. **ET SI ?** ► Dessinez un arbre phylogénétique qui montre les liens évolutifs des figures 25.7 et 26.16. Traditionnellement, tous les taxons présentés, hormis les oiseaux et les mammifères, étaient classifiés comme des reptiles. Est-ce que la méthode cladistique soutiendrait cette classification ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT **26.4**

Le génome recèle l'histoire évolutive de tout organisme

Nous avons vu dans ce chapitre qu'on peut déduire des liens en comparant des acides nucléiques ou d'autres molécules. Dans certains cas, de telles comparaisons peuvent mettre en évidence des liens phylogénétiques qu'il serait impossible de déterminer par des méthodes non moléculaires, comme l'anatomie comparative. Par exemple, l'analyse des données moléculaires permet de préciser les liens évolutifs entre des groupes présentant peu

de ressemblances morphologiques susceptibles d'être comparées, tels les animaux et les eumycètes. En outre, la méthode moléculaire permet d'élaborer la phylogénèse de groupes d'organismes modernes au sujet desquels les archives géologiques ne donnent pas d'indications.

Les divers types de gènes peuvent évoluer à différentes vitesses, y compris dans la même lignée évolutive. Par conséquent, les arbres moléculaires peuvent représenter des périodes courtes ou des périodes longues; tout dépend du type de gènes en cause. Par exemple, l'ADN nucléaire qui code pour l'ARN ribosomique (ARNr) évolue relativement lentement. De ce fait, la comparaison de séquences d'ADN de ces gènes (ou de leurs produits, c'est-à-dire de l'ARNr) est utile lorsqu'on analyse les relations entre des taxons qui ont divergé il y a des centaines de millions d'années. Ainsi, les études sur les séquences d'ARN indiquent que les eumycètes sont plus étroitement apparentés aux animaux qu'aux végétaux. Par comparaison, l'ADN mitochondrial (ADNmt) évolue relativement vite et peut servir à explorer des changements récents dans l'évolution. Ainsi, une équipe de recherche a recouru au séquençage de l'ADNmt pour faire le point sur les relations entre les divers groupes d'Amérindiens. Les résultats qu'elle a obtenus confirment certaines preuves indiquant que les Pimas de l'Arizona, les Mayas du Mexique et les Yanomamis du Venezuela sont étroitement apparentés. Ces populations humaines descendent sans doute de la première des trois vagues d'immigrants passées de l'Asie à l'Amérique en traversant le détroit de Béring, il y a environ 15 000 ans.

Les duplications de gènes et les familles de gènes

Que révèlent les données moléculaires sur l'histoire évolutive du génome? Prenons la duplication de gènes, un mécanisme particulièrement important dans l'évolution parce qu'il augmente le nombre de gènes dans le génome et, par le fait même, les possibilités de changements évolutifs. Les techniques moléculaires nous permettent aujourd'hui de déterminer la phylogénèse des duplications génétiques. Ces phylogénèses moléculaires doivent

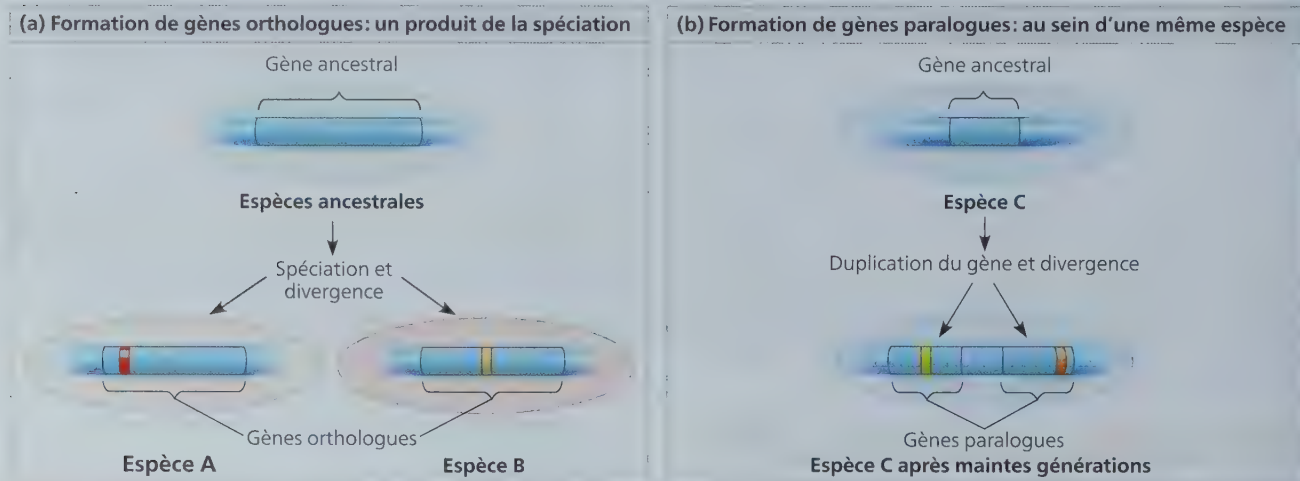
prendre compte des duplications répétées qui ont généré des familles de gènes, c'est-à-dire des groupes de gènes apparentés à l'intérieur du génome d'un organisme (voir la figure 21.11).

En tenant compte de ces duplications, on distingue deux types de gènes homologues (figure 26.18): les gènes orthologues et les gènes paralogues. Dans les **gènes orthologues** (du grec *orthos*, «droit»), l'homologie découle d'une spéciation et, par conséquent, on l'observe entre les gènes de différentes espèces (voir la figure 26.18a). Par exemple, chez l'humain et chez le chien, les gènes du cytochrome *c* (une protéine responsable du transport des électrons) sont des gènes orthologues. L'homologie des **gènes paralogues** (du grec *para*, «en parallèle») découle d'une duplication génétique; par conséquent, de nombreux exemplaires de ces gènes ont divergé les uns des autres au sein d'une même espèce (voir la figure 26.18b). Au concept 23.1, nous en avons vu un exemple, celui des gènes des récepteurs olfactifs qui ont subi de nombreuses duplications chez les vertébrés; les humains possèdent 380 exemplaires fonctionnels de ces gènes paralogues, alors que les souris en ont 1 200.

Notons que, pour les gènes orthologues, la divergence survient généralement après la spéciation. Par le fait même, on retrouve ces gènes dans des patrimoines génétiques distincts. Par exemple, bien que les cytochromes *c* remplissent la même fonction chez les humains et chez les chiens, la séquence génétique de l'humain a divergé de celle du chien depuis l'époque où ces deux espèces avaient un ancêtre commun. Dans le cas des gènes paralogues, la divergence peut avoir lieu au sein de la même espèce, car le génome en contient plusieurs exemplaires. Les gènes paralogues qui forment la famille des gènes des récepteurs olfactifs chez les humains ont divergé les uns des autres au cours de notre longue histoire évolutive. Ces gènes déterminent maintenant les protéines qui confèrent une sensibilité à une gamme impressionnante d'odeurs, depuis celles de la nourriture jusqu'à celles des phéromones sexuelles.

L'évolution du génome

Comme les chercheurs sont désormais en mesure de comparer les génomes entiers de différents organismes, y compris le nôtre,



▲ **Figure 26.18** Deux types de gènes homologues. Les bandes colorées indiquent les régions des gènes où les différences dans les séquences de bases se sont accumulées.

deux faits remarquables ressortent. Premièrement, les lignées qui ont divergé il y a longtemps ont souvent plusieurs gènes orthologues en commun. Par exemple, bien que la lignée de l'humain et celle de la souris aient divergé depuis quelque 65 millions d'années, 99% de leurs gènes sont orthologues. Par ailleurs, 50% de nos gènes sont orthologues par rapport à ceux des levures, malgré 1 milliard d'années d'évolution divergente. Ce genre de points communs explique pourquoi des organismes différents ont néanmoins de nombreuses voies communes sur les plans biochimique et développemental. Grâce à ces voies communes, il est souvent possible de recourir à des parents éloignés de l'être humain, qu'il s'agisse de levures ou d'autres organismes, pour étudier le fonctionnement des gènes causant des maladies chez l'humain.

Deuxièmement, le nombre de gènes que présente une espèce ne semble pas avoir augmenté par duplication à la même vitesse que la complexité phénotypique. Ainsi, même si les humains possèdent un cerveau volumineux et complexe, de même qu'un corps qui comporte plus de 200 types de tissus, ils ont environ 4 fois plus de gènes que les levures, des eucaryotes unicellulaires simples. Les recherches indiquent de plus en plus clairement qu'un grand nombre de gènes humains sont plus polyvalents que ceux des levures : un seul gène humain peut encoder de multiples protéines qui accomplissent une grande variété de tâches dans les différents tissus du corps. Un défi scientifique de taille nous attend maintenant : déterminer quels sont les mécanismes à l'origine de la polyvalence génomique.

RETOUR SUR LE CONCEPT 26.4

1. Expliquez comment les comparaisons entre les protéines de deux espèces peuvent renseigner sur leur lien évolutif.
2. **ET SI ?** ► Supposons que l'espèce 1 et l'espèce 2 aient un gène A orthologue, et qu'un gène B soit paralogue au gène A chez l'espèce 1. Proposez une séquence de deux événements évolutifs qui pourraient produire le changement suivant : le gène A diffère considérablement d'une espèce à l'autre, bien que le gène A et le gène B aient peu divergé.
3. **FAITES DES LIENS** ► Examinez de nouveau la figure 18.13, puis proposez un mécanisme par lequel un gène donné pourrait remplir des fonctions différentes dans des tissus différents d'un même organisme.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 26.5

Les horloges moléculaires rendent compte du temps de l'évolution

L'un des buts de la biologie de l'évolution est de comprendre les relations entre tous les organismes. Il est également utile de savoir à quel moment les lignées ont divergé les unes par rapport aux autres, y compris celles pour lesquelles il n'existe aucun fossile. Mais comment établir les phylogénèses au-delà des archives géologiques ?

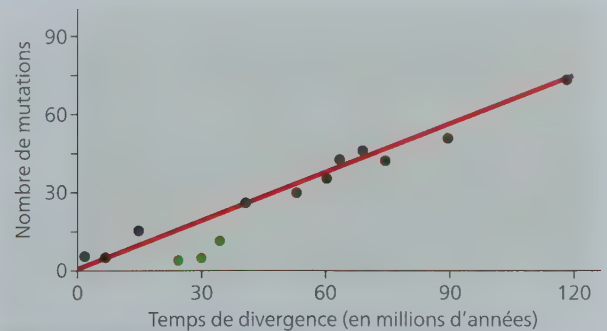
Les horloges moléculaires

Nous l'avons vu précédemment, l'ancêtre commun des *Dubautia* a probablement vécu il y a 5 millions d'années. Comment les chercheurs sont-ils arrivés à cette estimation ? Ils se sont appuyés sur le concept d'**horloge moléculaire** dont les bases ont été jetées, en 1965, par Emil Zuckerkandl et Linus Pauling. Ils ont élaboré cette idée après avoir déterminé les séquences d'acides aminés des molécules d'hémoglobine de plusieurs espèces de vertébrés et comparé l'information avec les dates estimées d'apparition de chacune des espèces étudiées. L'horloge moléculaire est une approche qui sert à mesurer le temps absolu des changements évolutifs à partir de l'observation voulant que certaines régions du génome, dont les gènes, aient évolué à des vitesses constantes. Selon le concept d'horloge moléculaire, le nombre de substitutions de nucléotides dans les gènes orthologues et d'acides aminés encodés dans ces gènes est proportionnel au temps écoulé depuis leur ramification à partir de leur ancêtre commun. Dans le cas des gènes paralogues, le nombre de substitutions est proportionnel au temps écoulé depuis la duplication du gène ancestral.

Dans le cas d'un gène dont la vitesse moyenne d'évolution est fiable, il est possible d'étalonner l'horloge moléculaire en temps réel. On trace un graphique dans lequel le nombre de différences génétiques – par exemple, au niveau des acides aminés, des nucléotides ou des codons – est mis en rapport avec les dates d'une série de ramifications révélées par les archives géologiques (figure 26.19). La vitesse moyenne des modifications génétiques déduite de ces graphiques sert ensuite à estimer à quelle époque certains épisodes évolutifs sont survenus, quand il est impossible de le savoir d'après les archives géologiques, comme c'est le cas pour l'origine des *Dubautia*.

Évidemment, aucun gène ne peut marquer le déroulement du temps avec une précision absolue, en fonction de la rapidité de l'évolution des séquences de bases. En fait, certaines zones du génome évoluent par poussées subites, sans rythme précis. Même les gènes qui permettent de constituer une horloge moléculaire ne sont précis qu'au sens statistique d'une vitesse de

▼ **Figure 26.19** L'horloge moléculaire des mammifères. Avec le temps, le nombre de mutations accumulées dans sept protéines a augmenté de façon constante chez la plupart des mammifères. Les points verts représentent des espèces de primates dont les protéines semblent évoluer plus lentement que celles des autres mammifères. Le temps de divergence qu'illustre chaque point est tiré des archives géologiques.



INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ► D'après le graphique, estimez le temps de divergence chez un mammifère présentant 30 mutations en tout pour les 7 protéines.

changement *moyenne* plutôt uniforme. Au fil du temps, il pourra encore survenir des déviations aléatoires ne respectant pas la vitesse moyenne. De plus, un gène n'évolue pas forcément à la même vitesse dans tous les groupes d'organismes. Enfin, en comparant les gènes qui respectent un rythme précis, on peut constater que ce rythme peut varier considérablement d'un gène à un autre (un gène particulier peut avoir un rythme très différent selon le groupe taxinomique étudié); certains gènes évoluent un million de fois plus rapidement que d'autres.

La variabilité de l'horloge moléculaire

Qu'est-ce qui explique de telles différences dans la vitesse à laquelle les gènes évoluent? La réponse à cette question réside dans le fait que certaines mutations sont neutres au regard de la sélection naturelle, c'est-à-dire qu'elles ne sont ni bénéfiques ni nuisibles. Évidemment, plusieurs mutations nouvelles sont nuisibles et supprimées rapidement. Mais si la majorité des autres changements sont neutres et sans effet ou presque sur la valeur adaptative, alors l'évolution de ces mutations neutres devrait effectivement être régulière comme une horloge. Les différences de vitesse de l'horloge dans les différents gènes dépendent de l'importance du gène. Si la séquence exacte d'acides aminés que commande un gène est essentielle à la survie, alors la majorité des changements par mutation seront nuisibles et seulement une minorité sera neutre. Les gènes de ce type changent lentement. Toutefois, si la séquence exacte d'acides aminés revêt une importance moindre, un plus petit nombre de mutations seront nuisibles et une plus grande proportion sera neutre. Les gènes de ce type changent rapidement.

Les problèmes potentiels liés aux horloges moléculaires

Nous avons vu que l'horloge moléculaire ne fonctionne pas aussi rondement que si les mutations sous-jacentes étaient neutres au regard de la sélection naturelle. De nombreuses irrégularités peuvent survenir en raison de la sélection naturelle et certains changements de l'ADN sont avantageés par rapport à d'autres. Des études donnent en effet à penser que presque la moitié des différences entre les acides aminés appartenant aux protéines de deux espèces de drosophiles (*D. simulans* et *D. yakuba*) ne sont pas neutres, mais plutôt attribuables à la direction prise par la sélection naturelle. Or, dans la mesure où celle-ci peut changer de direction plusieurs fois au cours de longues périodes (et donc entraîner un équilibre des fluctuations), certains gènes soumis à la sélection peuvent néanmoins servir à marquer approximativement le temps écoulé.

Une autre question surgit quand les chercheurs essaient d'appliquer les horloges moléculaires à des durées autres que celles qui sont étalonnées selon les archives géologiques. Bien que les archives géologiques abondantes datent de moins de 550 millions d'années, des horloges moléculaires ont été utilisées pour dater des divergences évolutives survenues il y a 1 milliard d'années ou plus. Pour faire ces datations, les scientifiques supposent que les horloges moléculaires ont été constantes durant toute cette période; leurs calculs sont donc très incertains.

Dans certains cas, on peut éviter les problèmes en calibrant les horloges moléculaires à l'aide des données sur la vitesse d'évolution des gènes dans les différents taxons. Dans d'autres cas, il faut plutôt utiliser de nombreux gènes plutôt que quelques gènes, ou même un seul. Si on utilise un grand nombre de gènes, les

fluctuations du taux d'évolution provoquées par la sélection naturelle ou par d'autres facteurs qui varient au fil du temps peuvent s'annuler. Par exemple, un groupe de chercheurs a construit des horloges moléculaires de l'évolution des vertébrés à partir des séquences de 658 gènes nucléaires. En dépit de l'étendue considérable de la période de temps couverte (près de 600 millions d'années) et du fait que la sélection naturelle a probablement influé sur quelques-uns de ces gènes, leurs estimations des temps de divergence concordent étroitement avec les estimations effectuées à partir de fossiles. Comme le montre cet exemple, les horloges moléculaires peuvent nous aider à comprendre les liens évolutifs, pour autant qu'on les utilise avec prudence.

La datation de l'origine du VIH à l'aide d'une horloge moléculaire

Des chercheurs ont recouru à l'horloge moléculaire pour dater l'origine de la contamination de l'humain par le virus de l'immunodéficience humaine (VIH), celui qui provoque le sida. Les analyses phylogénétiques montrent que le VIH provient de virus apparentés qui ont contaminé des chimpanzés et d'autres primates. (La plupart de ces virus ne provoquent pas d'affections associées au sida chez leurs hôtes originaux.) À quel moment ce virus a-t-il évolué et quitté ces singes pour s'attaquer à l'humain? Il est difficile de trouver une réponse simple à cette question, parce que le VIH a assailli les humains à plusieurs reprises. Ces origines multiples sont encore présentes aujourd'hui dans les grands types de souches génétiques du VIH. Le matériel génétique du virus est fait d'ARN et, comme tous les virus à ARN, le VIH évolue rapidement.

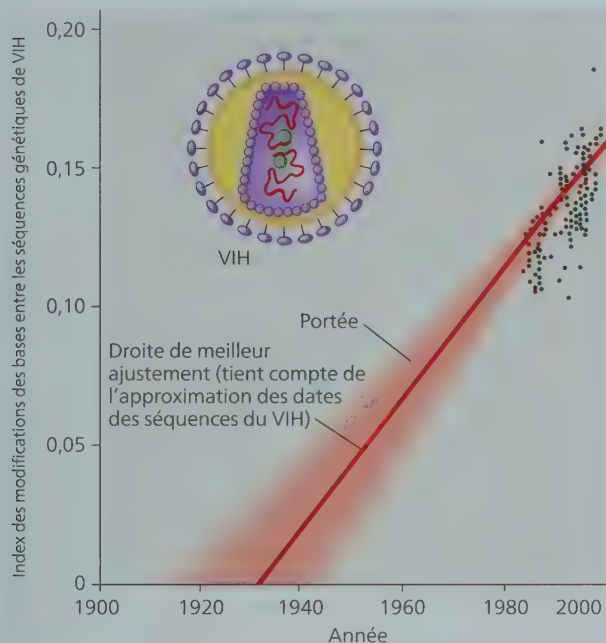
La souche la plus répandue dans le monde est le VIH-1 M. Pour déterminer le moment de la première contamination au VIH-1 M, des chercheurs ont comparé des prélèvements de virus effectués à divers moments de l'évolution de l'épidémie, dont un échantillon datant de 1959. La comparaison des séquences de gènes montre que le virus a évolué à un rythme remarquablement régulier. En extrapolant à partir de cette horloge moléculaire, les chercheurs ont conclu que le VIH-1 M se serait attaqué aux humains pour la première fois durant les années 1930 (figure 26.20). Dans une étude réalisée ultérieurement, on a toutefois estimé que la souche du VIH-1 M avait plutôt été transmise aux humains pour la première fois vers 1910. L'approche de l'horloge moléculaire utilisée dans cette dernière étude était plus avancée que celle décrite dans ce manuel.

RETOUR SUR LE CONCEPT 26.5

1. Qu'est-ce qu'une horloge moléculaire? Quelle hypothèse sous-tend son utilisation?
2. **FAITES DES LIENS** ► Révisez le concept 17.5, puis expliquez comment de nombreux changements de bases peuvent se produire dans l'ADN d'un organisme sans avoir d'effet sur sa capacité adaptative.
3. **ET SI ?** ► Imaginons qu'une horloge moléculaire permette de fixer à 80 millions d'années la date de la divergence de deux taxons, mais que de nouvelles données fossiles montrent que ceux-ci ont divergé bien avant, il y a au moins 120 millions d'années. Qu'est-ce qui a pu se produire?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

▼ **Figure 26.20** La datation de l'origine du VIH-1 M. Les données indiquées par des points noirs correspondent à des séquences d'ADN d'un gène de VIH détecté dans les échantillons de sang de patients. (La date à laquelle chacune de ces séquences génétiques s'est manifestée reste incertaine parce qu'une personne peut être porteuse du virus depuis des années lors de l'apparition des symptômes.) La projection à rebours de la vitesse des mutations génétiques donne à penser que le virus remonte approximativement aux années 1930.



CONCEPT 26.6

De nouvelles données continuent d'enrichir notre compréhension de l'arbre de la vie

La découverte de *Ophisaurus apodus* (voir la figure 26.1), descendant d'une lignée de lézards apodes étrangère aux serpents, illustre le rôle que joue la systématique dans notre compréhension de la diversité des formes de vie. Au cours des dernières décennies, les systématiciens sont ainsi parvenus à mieux connaître les branches les plus éloignées de l'arbre de la vie en analysant les données sur les séquences d'ADN.

De deux règnes à trois domaines

À une certaine époque, les taxinomistes avaient classifié toutes les espèces connues en deux règnes, soit les végétaux et les animaux. Les schémas de classification comportant plus de deux règnes ont été généralement reconnus vers la fin des années 1960; de nombreux biologistes ont alors convenu de l'existence de cinq règnes, soit ceux des végétaux, des eumycètes, des animaux, des monères (procaryotes) et des protistes (un règne diversifié, mais composé essentiellement d'organismes unicellulaires). Ce système mettait en évidence l'existence de deux types de

cellules fondamentalement différentes, les eucaryotes et les procaryotes, et distinguait ces dernières des premières en les plaçant sous un règne distinct, celui des monères.

Cependant, les phylogénèses réalisées à partir de données génétiques n'ont pas tardé à montrer les lacunes de cette classification: on observe autant de différences entre certains procaryotes qu'entre des procaryotes et des eucaryotes. Les biologistes ont donc fini par adopter un système à trois domaines, soit les bactéries, les archées et les eucaryotes. Les domaines apparaissent au niveau supérieur de la hiérarchie taxinomique, juste au-dessus des règnes. De nombreuses études ont confirmé la validité de ce modèle, dont une étude récente qui a analysé près de 100 génomes entièrement séquencés.

Le domaine des bactéries rassemble la plupart des procaryotes actuellement connus, alors que celui des archées constitue un groupe varié d'organismes procaryotes qui vivent dans toutes sortes d'environnements. Enfin, le domaine des eucaryotes comprend tous les organismes formés de cellules possédant un vrai noyau. Ce domaine renferme de nombreux groupes d'organismes unicellulaires, de même que des végétaux pluricellulaires, les eumycètes et les animaux. La figure 26.21 propose un arbre phylogénétique des trois domaines et des nombreuses lignées qu'ils renferment.

Le système à trois domaines souligne le fait que l'histoire de la vie s'articule en grande partie autour des organismes unicellulaires. Les deux domaines procaryotes ne renferment que des organismes unicellulaires et, même dans celui des eucaryotes, seules les ramifications rouges correspondant aux végétaux, aux eumycètes et aux animaux comprennent surtout des organismes multicellulaires. La plupart des biologistes reconnaissent à présent trois des cinq règnes qu'avaient proposés les taxinomistes, soit ceux des végétaux, des eumycètes et des animaux, mais ils ont abandonné les monères et les protistes. Le règne des monères est tombé en désuétude quand on a constaté que ses membres provenaient de deux domaines différents. Quant au règne des protistes, il s'est effondré parce que certains des organismes qu'il renfermait étaient plus proches des végétaux, des eumycètes ou des animaux que des autres protistes (voir la figure 28.2).

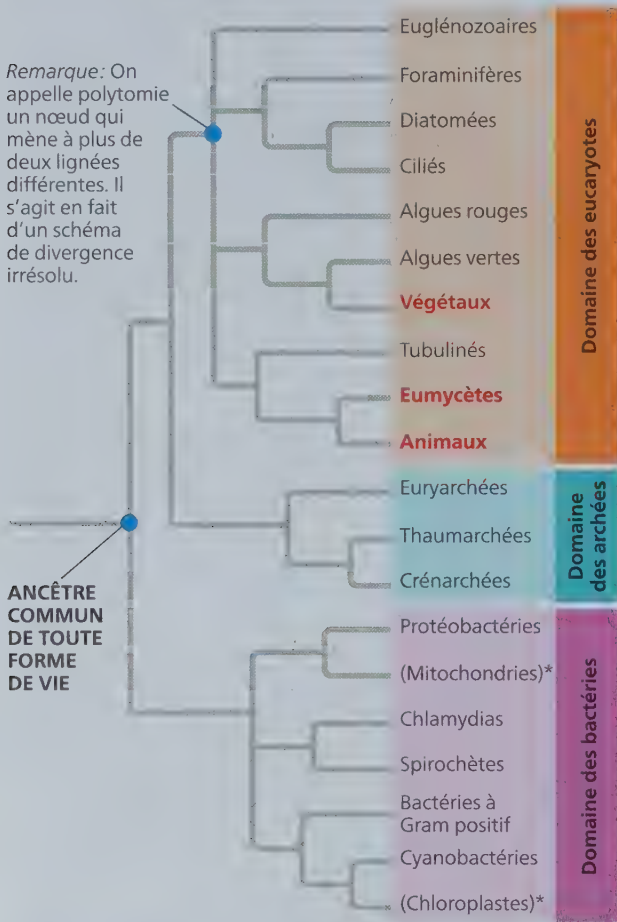
Notre compréhension de l'arbre de la vie continue de progresser grâce à de nouvelles recherches. Par exemple, au cours de la dernière décennie, des études métagénomiques ont permis de séquencer le génome de plusieurs nouvelles espèces d'archées, ce qui a mené à la découverte de *Thaumarchaeota* et d'autres embranchements des archées jusqu'alors inconnus (voir le concept 27.4).

Le rôle essentiel du transfert horizontal des gènes

L'arbre phylogénétique de la figure 26.21 montre que l'histoire de la vie a connu une première division importante lorsque les bactéries ont divergé des autres organismes. Si cet arbre est fidèle à la réalité, les liens entre les eucaryotes et les archées sont plus étroits que ceux qu'ils entretiennent avec les bactéries.

Cette reconstruction de l'arbre de la vie repose en partie sur la comparaison des séquences de gènes d'ARNr, qui codent pour les parties constituées d'ARN dans les ribosomes. Toutefois, une certaine prudence reste de mise, car d'autres gènes révèlent un type de liens différent. Par exemple, des chercheurs ont découvert que de nombreux gènes qui influent sur le métabolisme de

▼ **Figure 26.21** Les trois domaines de la vie. Cet arbre phylogénétique repose sur des séquences de gènes d'ARNr et d'autres gènes. Pour simplifier, seules quelques-unes des principales branches de chaque domaine sont illustrées. Les lignées du domaine des eucaryotes où dominent les organismes multicellulaires (végétaux, eumycètes et animaux) apparaissent en rouge, alors que les deux lignées marquées d'un astérisque reposent sur l'ADN d'organites cellulaires. Toutes les autres lignées se composent uniquement ou principalement d'organismes unicellulaires.



FAITES DES LIENS ► Revoyez la théorie endosymbiotique (voir la figure 6.16), puis expliquez les positions spécifiques des lignées des mitochondries et des chloroplastes dans cet arbre.

la levure (un eucaryote unicellulaire) présentent plus de similitudes avec des gènes du domaine des bactéries qu'avec ceux du domaine des archées. Cette découverte laisse entrevoir la possibilité que les eucaryotes aient avec les bactéries un ancêtre commun plus récent qu'avec les archées.

Pourquoi les arbres construits à partir de données sur divers gènes produisent-ils des résultats aussi différents ? Les comparaisons de génomes complets provenant des trois domaines montrent qu'il y a eu d'importants mouvements de gènes entre les organismes des différents domaines. Ces mouvements se sont produits par **transfert horizontal**, un processus au cours duquel des gènes passent d'un génome à un autre grâce à des mécanismes comme l'échange d'éléments transposables et de plasmides (voir le concept 19.2), une infection virale, voire

la fusion d'organismes différents (comme lorsqu'un hôte et ses endosymbiotes finissent par ne former qu'un seul organisme). Des recherches récentes renforcent l'idée de l'importance du transfert horizontal. Par exemple, une étude indique qu'en moyenne 80 % des gènes de 181 génomes procaryotes sont passés d'une espèce à une autre au cours de l'évolution. Étant donné que les arbres phylogénétiques reposent sur l'hypothèse voulant que les gènes soient transmis verticalement d'une génération à la suivante, l'occurrence de ces transferts horizontaux nous aide à comprendre pourquoi les arbres construits à partir de gènes différents donnent souvent des résultats incohérents en apparence.

Un transfert horizontal peut également avoir lieu entre différents eucaryotes. Par exemple, on a rapporté plus de 200 cas de transfert horizontal de transposons chez certains eucaryotes, notamment des humains et d'autres primates, des végétaux, des oiseaux et des lézards. La rubrique **Habilités scientifiques** présente un exemple de transfert horizontal entre des eucaryotes. Vous aurez ainsi l'occasion d'interpréter les données recueillies par Nancy Moran qui portent sur le transfert, à un puceron, d'un gène de la pigmentation provenant d'une autre espèce.

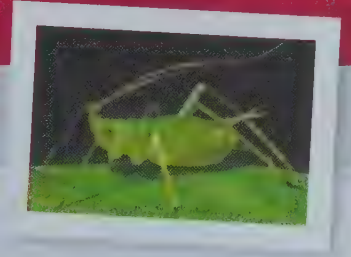
Des données récentes montrent que les eucaryotes peuvent aussi acquérir des gènes nucléaires de bactéries et d'archées. Par exemple, une analyse génomique réalisée en 2013 a démontré que l'algue *Galdieria sulphuraria* (figure 26.22) a acquis environ 5 % de ses gènes de diverses espèces de bactéries et d'archées. Contrairement à la plupart des eucaryotes, cette algue peut survivre dans des milieux où elle est exposée à une forte acidité, à des températures élevées et à de fortes concentrations de métaux lourds. Les chercheurs ont découvert que cette algue possédait des gènes spécifiques provenant de procaryotes et que ces gènes sont à l'origine de cette aptitude à survivre dans des conditions aussi extrêmes.

Dans l'ensemble, le transfert horizontal a joué un rôle crucial dans l'histoire évolutive de la vie, comme il continue de le faire encore aujourd'hui. Selon certains biologistes, le transfert horizontal s'est produit si fréquemment que l'on devrait présenter les débuts de l'histoire de la vie comme un réseau enchevêtré de ramifications (figure 26.23) plutôt que comme un arbre aux ramifications dichotomiques tel que celui de la figure 26.21. Bien que les scientifiques continuent toujours de débattre de la meilleure façon de représenter les premiers pas de l'histoire du vivant

▼ **Figure 26.22** L'acquisition de gènes par transfert chez l'algue *Galdieria sulphuraria*. Grâce aux gènes qu'elle a reçus de procaryotes, l'algue *G. sulphuraria* (en médaillon) peut croître dans des milieux extrêmes, dont les roches sulfurées qui cernent les sources chaudes volcaniques comme celle du parc national de Yellowstone.



Utiliser les données sur la séquence d'une protéine pour vérifier une hypothèse sur l'évolution



■ LES PUCERONS ONT-ILS ACQUIS LA CAPACITÉ DE PRODUIRE DES CAROTÉNOÏDES APRÈS UN TRANSFERT HORIZONTAL ? ■

Les caroténoïdes sont des pigments (molécules colorées) qui remplissent diverses fonctions dans bon nombre d'organismes, dont la photosynthèse chez les végétaux et la perception de la lumière chez les animaux. Les végétaux et de nombreux microorganismes peuvent eux-mêmes synthétiser des caroténoïdes, mais les animaux en sont incapables et doivent les trouver dans leur alimentation. Le puceron du pois (*Acyrtosiphon pisum*) fait toutefois exception. En effet, le génome de ce petit insecte qui vit sur certaines plantes comporte un ensemble complet de gènes codant pour les enzymes nécessaires à la production de caroténoïdes. Comme ces gènes n'existent pas chez d'autres animaux, il est peu probable que les pucerons en aient hérité d'un ancêtre unicellulaire qu'ils auraient en commun avec certains microorganismes et végétaux. D'où proviennent donc ces gènes ? Des biologistes de l'évolution ont émis l'hypothèse qu'un ancêtre du puceron aurait acquis ces gènes d'un organisme éloigné après un transfert horizontal. Si tel est bien le cas, la séquence des gènes du puceron associés à la biosynthèse des caroténoïdes devrait comporter

un fort degré d'homologie avec la séquence correspondante de l'organisme duquel il aurait été hérité.

■ MÉTHODE ■ Les scientifiques ont obtenu les séquences d'ADN des gènes de la biosynthèse des caroténoïdes de différentes espèces, notamment de pucerons, d'eumycètes, de bactéries et de végétaux. Un ordinateur a traduit ces séquences en séquences d'acides aminés des polypeptides encodés, pour ensuite les aligner. Grâce à ce procédé, les scientifiques ont pu comparer les polypeptides correspondants dans différents organismes.

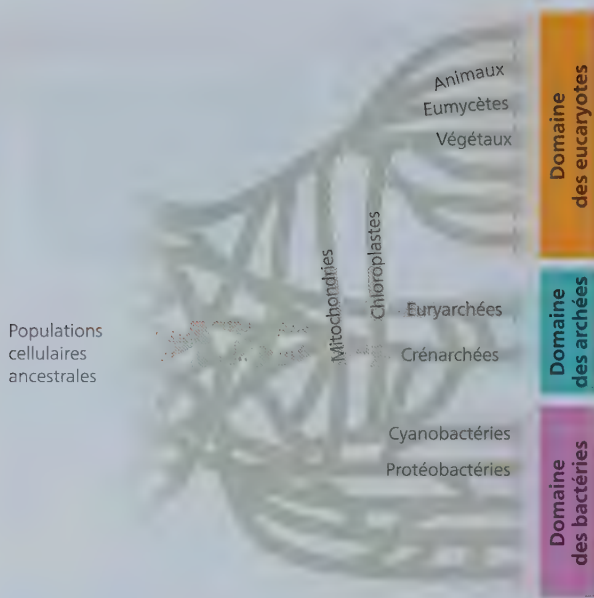
■ RÉSULTATS ■ Les séquences ci-dessous montrent les 60 premiers acides aminés d'un polypeptide des enzymes nécessaires à la biosynthèse des caroténoïdes dans un végétal (*Arabidopsis thaliana* ci-dessous) et les acides aminés correspondants de cinq espèces non végétales. On a utilisé un code à une lettre pour désigner les acides aminés (voir la figure 5.14). Un tiret (-) indique un trou inséré dans une séquence pour optimiser l'alignement par rapport à la séquence correspondante d'*Arabidopsis*.

Organisme	Alignement des séquences d'acides aminés
<i>Acyrtosiphon</i> (puceron)	IKLIIIGSGV GGTAAAARLS KKGfQVEVYE KNSYNGGRCS IIR-HNGHRF DQGPSL--YL
<i>Ustilago</i> (eumycète)	KKVVIIGAGA GGTALAARLG RRGYSVTVLE KNSFGGGRCS LTH-HDGRHW DQGPSL--YL
<i>Gibberella</i> (eumycète)	KSVIVIGAGV GGVSTAARLA KAGFKVTILE KNDFTGGRCS LTH-NDGHRF DQGPSL--LL
<i>Staphylococcus</i> (bactérie)	MKIAVIGAGV TGLAAAARIA SQGHEVTIFE KNNNVGGRMN QLK-KDGFTF DMGPTI--VM
<i>Pantoea</i> (bactérie)	KRTFVIGAGF GGLALAIRLQ AAGIATTVLE QHDKPGGRAY VWQ-DQGFTE DAGPTV -IT
<i>Arabidopsis</i> (végétal)	WDAVVI GGGH NGLTAAAYLA RGGLSVAVLE RRHVIGGA AV TEEIVPGFKF SRCSYLQGLL

Source des données : Nancy A. Moran, Yale University. Voir N. A. Moran et T. Jarvik, Lateral transfer of genes from fungi underlies carotenoid production in aphids, *Science* 328 : 624-627 (2010).

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

1. Examinez les rangées de données des organismes comparés au puceron et soulignez les acides aminés qui sont identiques à ceux du puceron, pour une même position.
2. Quel organisme a le plus d'acides aminés en commun avec le puceron ? Classez les polypeptides partiels des quatre autres organismes en fonction de leur degré de similarité avec le puceron.
3. Ces données appuient-elles l'hypothèse voulant que les pucerons aient acquis le gène codant pour ce polypeptide par transfert horizontal ? Expliquez votre réponse. Si un transfert horizontal a bel et bien eu lieu, quel type d'organisme pourrait en avoir été la source ?
4. Quelles autres données sur ces séquences appuieraient votre hypothèse ?
5. Comment expliqueriez-vous les similitudes entre la séquence du puceron et celles des bactéries et du végétal ?



▲ **Figure 26.23 Une toile enchevêtrée de la vie.** Le transfert horizontal pourrait avoir été si fréquent au début de l'histoire de la vie qu'il serait probablement plus juste de représenter l'arbre de la vie sous forme d'une toile enchevêtrée.

– par un arbre, un cercle ou un réseau enchevêtré –, les dernières décennies ont été le théâtre de nombreuses découvertes captivantes concernant des changements révolutionnaires survenus plus tard dans l'histoire du vivant. Nous en ferons l'exploration dans les autres chapitres de cette partie, en commençant par les premiers habitants de la Terre, les procaryotes.

RETOUR SUR LE CONCEPT **26.6**

1. Pourquoi le règne des monères n'est-il plus considéré comme un taxon valable ?
2. Expliquez pourquoi les phylogénèses réalisées à partir de gènes différents peuvent produire des arbres de la vie aux ramifications différentes.
3. **FAITES DES LIENS** ► Expliquez comment les eucaryotes pourraient tirer leur origine de la fusion d'organismes, laquelle aurait donné lieu à un vaste transfert horizontal. (Voir la figure 25.10.)

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

RÉVISION DU CHAPITRE 26



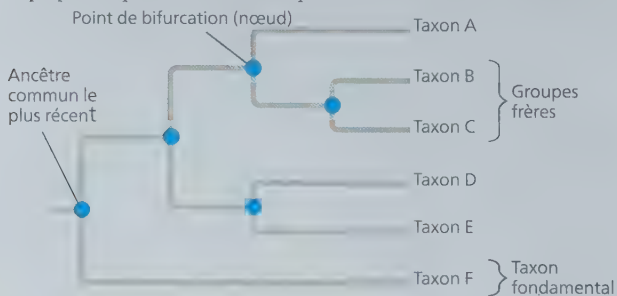
Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'**anatomie interactive**.

Résumé des concepts clés

CONCEPT **26.1**

La phylogénèse révèle les liens évolutifs (p. 606 à 610)

- Selon la **nomenclature binominale** proposée par Linné, les noms des organismes sont constitués de deux parties, soit le **genre**, suivi de l'espèce.
- Selon le système de Linné, les espèces sont regroupées en taxons de plus en plus généraux : les genres apparentés sont placés dans la même **famille**, les familles sont réunies en **ordres**, les ordres, en **classes**, les classes, en **embranchements**, les embranchements, en **règnes** et, plus récemment, les règnes, en **domaines**.
- Les systématiciens représentent les liens évolutifs par des **arbres phylogénétiques** aux multiples ramifications. De nombreux systématiciens proposent que la classification repose entièrement sur les liens évolutifs.



- À moins que la longueur des branches soit proportionnelle au temps écoulé ou à la quantité de mutations génétiques, un arbre phylogénétique n'indique que des modèles de descendance.
- L'histoire évolutive d'une espèce nous renseigne beaucoup à son sujet ; en fait, la phylogénèse trouve de nombreuses applications utiles.

? Les humains et les chimpanzés sont des groupes frères. Expliquez ce que signifie cette phrase.

CONCEPT **26.2**

La phylogénèse repose sur des données morphologiques et moléculaires (p. 610 à 612)

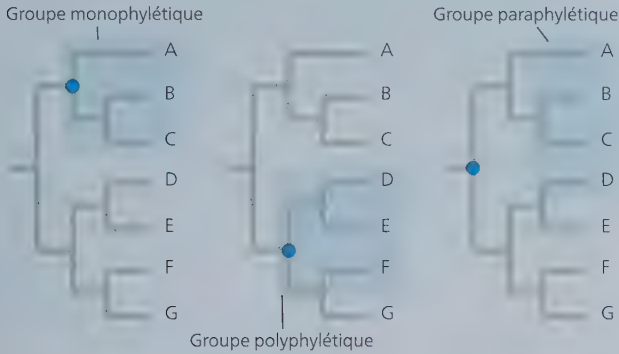
- Les organismes qui possèdent des morphologies ou des séquences d'ADN très semblables sont susceptibles d'être plus étroitement apparentés que les organismes ayant des structures et des séquences génétiques très différentes.
- Pour déduire la phylogénèse, il importe de distinguer l'**homologie** (ressemblance imputable à un ancêtre commun) de l'**analogie** (ressemblance imputable à une évolution convergente).
- Des logiciels permettent d'aligner des séquences d'ADN comparables et de distinguer les homologies moléculaires des correspondances accidentelles entre des taxons qui ont divergé depuis longtemps.

? Pourquoi est-il nécessaire de distinguer l'homologie de l'analogie pour prédire une phylogénèse ?

CONCEPT 26.3

Les arbres phylogénétiques sont construits à partir de caractères communs (p. 612 à 617)

- Un **clade** est un taxon monophylétique qui comprend un ancêtre et tous ses descendants.
- Les clades sont définis en fonction de leurs **caractères dérivés communs**.



- Parmi les hypothèses phylogénétiques, celle de l'arbre le plus simple nécessite le plus petit nombre de changements au cours de l'évolution, et celle de l'arbre le plus probable est basée sur les types de changements les plus plausibles.
- Les meilleures théories phylogénétiques sont celles qui intègrent la plus grande variété de données.

? Quelle logique sous-tend l'utilisation de caractères dérivés communs pour formuler une hypothèse phylogénétique ?

CONCEPT 26.4

Le génome recèle l'histoire évolutive de tout organisme (p. 617 à 619)

- Les **gènes orthologues** sont des gènes homologues trouvés dans des espèces différentes du fait de la spéciation. Les **gènes paralogues** sont des gènes homologues présents au sein d'une espèce à la suite d'une duplication. Ces gènes peuvent diverger et remplir de nouvelles fonctions.
- Les espèces éloignées possèdent souvent de nombreux gènes orthologues. La légère variation observée dans le nombre de gènes des organismes de différente complexité laisse penser que les gènes sont polyvalents et qu'ils peuvent accomplir plusieurs fonctions.

? Pour reconstituer une phylogénèse, vaut-il mieux comparer les gènes orthologues ou les gènes paralogues ? Expliquez votre réponse.

CONCEPT 26.5

Les horloges moléculaires rendent compte du temps de l'évolution (p. 619 à 621)

- Certaines régions de l'ADN évoluent à une vitesse suffisamment constante pour constituer une véritable **horloge moléculaire**, une méthode qui sert à estimer le moment où se sont produits les changements évolutifs en fonction de l'accumulation des modifications génétiques. D'autres gènes, cependant, changent d'une manière moins prévisible.

- Une analyse réalisée au moyen d'une horloge moléculaire donne à penser que la souche la plus commune du VIH est passée des primates aux humains dans au début des années 1900.

? Décrivez certaines présomptions et limites des horloges moléculaires.

CONCEPT 26.6

De nouvelles données continuent d'enrichir notre compréhension de l'arbre de la vie (p. 621 à 624)

- Les systèmes de classification antérieurs ont cédé le pas à la vision actuelle de l'arbre de la vie, qui comprend trois grands domaines : les bactéries, les archées et les eucaryotes.
- Selon les phylogénèses construites à partir de gènes d'ARNr, les eucaryotes seraient plus étroitement apparentés aux archées, alors que des données provenant d'autres gènes indiquent des liens plus étroits avec les bactéries.
- Des analyses génétiques indiquent qu'un vaste **transfert horizontal** a eu lieu tout au long de l'histoire évolutive de la vie.

? Pourquoi a-t-on abandonné le système à cinq règnes au profit d'un système à trois domaines ?

Évaluation

NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

1. Lorsque l'on compare les oiseaux aux mammifères, la présence de quatre membres constitue :
 - a) un caractère ancestral commun.
 - b) un caractère dérivé commun.
 - c) un caractère utile pour distinguer les oiseaux des mammifères.
 - d) un exemple d'analogie et non d'homologie.
2. Pour appliquer le principe de parcimonie à la construction d'un arbre phylogénétique, il faut :
 - a) choisir un arbre pour lequel on suppose l'existence de probabilités égales pour tous les changements évolutifs.
 - b) choisir un arbre dans lequel les ramifications sont fondées sur le plus grand nombre possible de caractères dérivés communs.
 - c) choisir l'arbre qui représente le moins de changements au cours de l'évolution, soit dans les séquences d'ADN, soit dans les caractères morphologiques.
 - d) choisir l'arbre qui comporte le moins de ramifications.

NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

3. **HABILETÉS VISUELLES** ► Dans la figure 26.4, quel groupe taxinomique descend du même ancêtre que les canidés ?
 - a) Les félidés.
 - b) Les mustélidés.
 - c) Les carnivores.
 - d) *Lutra*.
4. Les trois espèces vivantes X, Y et Z ont un ancêtre commun, appelé T, qui est également l'ancêtre commun des espèces disparues U et V. Le groupement des espèces T, X, Y et Z (excluant U et V) forme :
 - a) un taxon monophylétique.
 - b) un groupe intérieur à comparer avec l'espèce U du groupe extérieur.
 - c) un groupe paraphylétique.
 - d) un groupe polyphylétique.

5. **HABILETÉS VISUELLES** ► Dans cet arbre, quel énoncé est *incorrect*?



- a) La chèvre et l'humain forment un groupe frère.
 - b) Les salamandres forment un groupe frère du groupe contenant les lézards, les chèvres et les humains.
 - c) La salamandre présente des liens aussi étroits avec la chèvre qu'avec l'humain.
 - d) Le lézard présente des liens plus étroits avec la salamandre qu'avec l'humain.
6. Si vous faisiez appel à l'analyse cladistique pour bâtir un arbre phylogénétique des félidés, lequel des animaux suivants constituerait un choix valable pour former le groupe extérieur?
- a) Le loup gris.
 - b) Le chat domestique.
 - c) Le lion.
 - d) Le léopard.
7. **HABILETÉS VISUELLES** ► Les longueurs relatives des ramifications dans la phylogénèse des grenouilles et des souris de la figure 26.13 indiquent que:
- a) les grenouilles ont évolué avant les souris.
 - b) les souris ont évolué avant les grenouilles.
 - c) le gène homologue a évolué plus rapidement chez les souris.
 - d) le gène homologue a évolué plus lentement chez les souris.

NIVEAU 3 : SYNTHÈSE ET ÉVALUATION

8. **INTÉGRATION**

FAITES UN DESSIN ► (a) Dessinez un arbre phylogénétique à partir des cinq premiers caractères ci-dessous. Placez des traits dans l'arbre pour indiquer l'origine (ou les origines) de chacun des six caractères.

(b) Redessinez l'arbre en présupant que le thon et le dauphin sont des groupes frères. Placez des traits pour indiquer l'origine (ou les origines) de chacun des six caractères.

(c) Combien de changements évolutifs devraient figurer dans chaque arbre? Quel est l'arbre le plus simple?

Caractères	Amphioxus (groupe extérieur)	Lamproie	Thon	Salamandre	Tortue	Léopard	Dauphin
(1) Épine dorsale	0	1	1	1	1	1	1
(2) Mâchoires articulées	0	0	1	1	1	1	1
(3) Quatre membres	0	0	0	1	1	1	1*
(4) Amnios	0	0	0	0	1	1	1
(5) Lait	0	0	0	0	0	1	1
(6) Nageoire dorsale	0	0	1	0	0	0	1

* Bien que le dauphin adulte n'ait que deux membres visibles (ses nageoires), il présente, au stade embryonnaire, deux membres postérieurs à l'état de bourgeons, soit en tout quatre membres.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.