

BIOL 4393
ÉVOLUTION

NOTES DE COURS

Par Stéphan Reeb
Département de biologie
Université de Moncton

Première édition : 2009
Dernière révision : 2024

BIOL 4393 : ÉVOLUTION (NOTES DE COURS)

Par Stéphan Reeb

Département de biologie
Université de Moncton
Moncton, NB, Canada

J'ai écrit les notes de cours qui suivent pour le cours BIOL4393 (Évolution) offert par le Département de biologie à l'Université de Moncton. Ces notes sont complétées en classe par la présentation de photos, de résultats d'études scientifiques, et d'exemples additionnels.

Les pages sont imprimées au recto seulement. Les versos peuvent être utilisés pour rajouter à la main de l'information au sujet des pages leur faisant face, ou pour écrire les réponses aux questions à réflexion qui se trouvent à la fin de chaque chapitre.

Les sujets suivants ne sont pas vraiment couverts dans le présent recueil, mais ils pourraient faire l'objet de présentations écrites et/ou orales par les étudiantes et étudiants :

- Le concept de co-évolution.
- Évo-Dévo : la relation entre le développement ontogénique et l'évolution.
- Les activités humaines qui influencent l'évolution des espèces sauvages.
- L'évolution des espèces domestiques.
- L'évolution en laboratoire (études à long terme sur des micro-organismes ou des insectes).
- L'évolution rapide en nature.
- L'évolution des parasites.
- La valeur adaptative des signaux de communication.
- La valeur adaptative des comportements de choix de l'habitat.
- Le mélanisme des papillons de nuit.
- L'évolution de la taille corporelle (nanisme et gigantisme) dans les milieux insulaires.
- « Évolution » culturelle.
- John R. (« Jack ») Horner, Robin Bakker, et la nouvelle vision qu'on a des dinosaures.
- John Endler, David Reznick, et la sélection naturelle chez les guppies.
- Amotz Zahavi et la théorie du handicap.
- Robert Trivers et l'évolution des comportements parentaux.
- La vie aventureuse (et les contributions scientifiques) d'Alfred Russell Wallace.

Stéphan Reeb
Moncton, Nouveau-Brunswick.

BIOL 4393 : Évolution**Table des matières**

| | | |
|-------------|--|-----|
| Chapitre 1 | Principes de base | 3 |
| Chapitre 2 | Science de l'évolution et objections à la théorie | 9 |
| Chapitre 3 | Les fossiles | 20 |
| Chapitre 4 | Vestiges évolutifs | 31 |
| Chapitre 5 | Adaptation | 37 |
| Chapitre 6 | Évolution et sexe | 50 |
| Chapitre 7 | Évolution et comportements altruistes | 64 |
| Chapitre 8 | Cycles évolutifs | 73 |
| Chapitre 9 | Arbres phylogénétiques | 82 |
| Chapitre 10 | Spéciation et biogéographie | 88 |
| Chapitre 11 | Dérive génétique et horloges moléculaires | 96 |
| Chapitre 12 | Évolution et génétique | 103 |
| Chapitre 13 | Évolution du précambrien à aujourd'hui, et évolution humaine | 112 |
| Chapitre 14 | Psychologie évolutive | 127 |
| Chapitre 15 | Médecine évolutive | 139 |
| Chapitre 16 | Littérature en évolution | 142 |
| Index | | 148 |

BIOL 4393 : Évolution

Chapitre 1 : Principes de base

Voici quelques principes de base que vous connaissez probablement déjà mais qu'il est bon de se remémorer en ce début de cours. Plusieurs de ces concepts seront élaborés en plus de détails dans les chapitres qui suivront.

Évolution :

Le concept d'évolution dit que chaque espèce peut subir des changements dans son génome moyen au fil du temps, et qu'ainsi une espèce (ou une population de cette espèce) puisse se transformer lentement en une autre espèce. Le concept d'évolution dit aussi que de telles transformations ont mené à l'apparition de toutes les espèces actuelles à partir d'un même ancêtre commun qui remonte à des milliards d'années dans le temps. Ce concept implique donc qu'une espèce puisse se diviser en plusieurs autres espèces au fil du temps, car plusieurs de ses populations peuvent se transformer dans des directions différentes.

Sélection naturelle :

La sélection naturelle est un mécanisme de l'évolution. Elle est un processus par lequel certains génomes deviennent mieux représentés dans certaines populations car ils permettent à leurs propriétaires de mieux survivre dans l'environnement (on dira qu'ils sont mieux adaptés) et donc de laisser plus de descendants que les autres dans les générations futures. Ainsi, le génome moyen de l'espèce (ou d'une population de cette espèce) change au fil du temps. À noter que la sélection favorise ceux qui laissent plus de descendants peu importe qu'ils soient complexes ou simples, gentils ou cruels, indépendants ou parasites. La sélection est aveugle à tout sauf le succès de reproduction.

Sélection sexuelle :

La sélection sexuelle est habituellement vue comme une sous-catégorie de la sélection naturelle, bien que certaines personnes aiment la considérer comme étant séparée. Il s'agit quand même d'un mécanisme de l'évolution. Ce mécanisme fait en sorte que certains génomes deviennent plus fréquents dans les générations futures non pas parce qu'ils permettent une meilleure survie dans leur environnement, mais plutôt parce qu'ils rendent leurs propriétaires plus aptes à se trouver un partenaire sexuel. On distinguera la sélection intrasexuelle, dans laquelle l'accès au partenaire sexuel est favorisé par des combats avec des compétiteurs du même sexe que l'individu, de la sélection intersexuelle, dans laquelle l'accès au partenaire sexuel est favorisé par des traits physiques ou comportementaux qui rendent l'individu plus attrayant aux yeux du sexe opposé.

Dérive génétique :

La dérive génétique est un autre mécanisme de l'évolution. Ici, le changement dans la composition génétique d'une espèce ou d'une population est causé par des facteurs qui relèvent essentiellement du hasard (comme les catastrophes, les accidents bêtes, le hasard des mouvements de dispersion, le hasard de la rencontre de partenaires sexuels).

Sélection artificielle :

La sélection artificielle est un mécanisme de l'évolution des espèces domestiques. Ici aussi on a des génomes qui deviennent plus abondants au fil des générations, mais la raison n'est pas une survie ou une reproduction différentielle reliée au niveau d'adaptation vis-à-vis de l'environnement ou des partenaires sexuels. Il s'agit plutôt d'une survie ou reproduction différentielle reliée à l'intervention directe de l'être humain, lequel décide quels individus de l'espèce se reproduisent, en fonction de critères établis par l'humain. La puissance de la sélection artificielle (considérez par exemple la très grande variété de races de chiens) nous convainc que la sélection naturelle pourrait elle-aussi mener à de grands changements dans les populations, bien que plus lentement.

Charles Darwin :

Ce naturaliste britannique a publié en 1859 le livre « *On the Origin of Species by Means of Natural Selection* », ouvrage dans lequel il a exposé mieux que quiconque avant lui le bien-fondé du concept de l'évolution, et présenté pour la première fois le concept de sélection naturelle comme mécanisme de l'évolution. Il s'est, entre autres, servi de la sélection artificielle comme exemple de ce que pouvait accomplir la sélection naturelle si on lui laissait suffisamment de temps pour changer les espèces. Il a aussi présenté de nombreuses preuves de l'évolution, particulièrement au niveau de l'anatomie comparée et de la biogéographie.

Par la publication d'un deuxième ouvrage en 1871, intitulé « *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex* », Darwin a aussi introduit et expliqué le concept de la sélection sexuelle comme mécanisme de l'évolution.

Alfred Russell Wallace :

Autre naturaliste britannique qui a découvert le concept de la sélection naturelle plus ou moins en même temps que Darwin. Il est moins bien connu que Darwin car il n'est pas allé aussi loin que Darwin pour développer la théorie de l'évolution par sélection naturelle et pour défendre cette théorie comme Darwin l'a fait dans ses écrits.

Néo-darwinisme (= Théorie synthétique de l'évolution, = Synthèse moderne de l'évolution) :

Reformulation, dans les années 1940s, de la théorie de l'évolution par sélection naturelle de Darwin afin d'y intégrer les notions de génétique découvertes dans la première moitié du 20^e siècle. Parmi les architectes de cette reformulation se trouvent Theodosius Dobzhansky, Ernst Mayr, Ronald Fisher, and George Gaylord Simpson.

Mutation :

Changement soudain dans la nature d'un gène ou du génome¹. La mutation peut être la substitution d'une base (A, C, G, T) pour une autre, l'insertion ou la disparition d'une base ou d'une série de bases, ou la duplication erronée d'un gène (un brin d'ADN contient maintenant deux copies d'un même gène, souvent un à la suite de l'autre, et la deuxième copie peut alors subir des changements et devenir un nouveau gène tout en laissant le gène original continuer à fonctionner). Les mutations sont une composante essentielle du phénomène de l'évolution : elles fournissent la variation génétique sur laquelle la sélection naturelle peut maintenant opérer. La mutation propose, la sélection dispose.

Micro-évolution :

La micro-évolution correspond à des changements évolutifs (changements dans la fréquence des gènes d'une population) sur une période de temps suffisamment courte pour qu'ils soient observables en personne. Il s'agit habituellement d'exemples de sélection naturelle en action, tel que le développement de la résistance aux antibiotiques chez une population de bactéries. Mais il peut aussi s'agir d'exemples de dérive génétique.

Macro-évolution :

La macro-évolution correspond à des changements évolutifs sur une très longue période de temps. C'est le résultat de la micro-évolution étalée sur une longue période. La conséquence la plus frappante est la spéciation, c'est-à-dire le développement de nouvelles espèces.

Ontogénie et phylogénie :

L'ontogénie est l'histoire développementale d'un individu, de sa conception jusqu'à sa mort. La phylogénie est l'histoire développementale d'une espèce au cours de l'évolution. On peut rencontrer l'adjectif « phylogénétique » dans des expressions telles que « arbre phylogénétique » (l'arbre généalogique d'une espèce montrant les anciennes espèces desquelles elle est descendue) ou « ordre phylogénétique » (un ordre de présentation qui met en premier les espèces les plus anciennes, celles qui sont apparues il y a plus longtemps sur terre – comme dans les guides d'identification des oiseaux).

Les grandes preuves de l'évolution :

Fossiles : La théorie de l'évolution fait la prédiction que plus une strate rocheuse est ancienne, plus les fossiles qu'elle contient sont simples. De plus, la théorie prédit que les fossiles devraient présenter des changements progressifs (des lignées évolutives) à mesure qu'on passe de strates anciennes à des strates récentes. Toutes les découvertes de fossiles ont jusqu'à maintenant confirmé ces prédictions.

¹ Les mutations peuvent survenir dans les gènes eux-mêmes ou dans la partie de l'ADN qui contrôle quand (lors du développement, d'où le terme populaire « évo-dévo ») et à quel point chaque gène est exprimé.

Anatomie : La théorie de l'évolution est la seule qui explique de façon convaincante la présence de structures anatomiques inutiles ou imparfaites (ces structures sont des vestiges évolutifs, des marques du passé évolutif, des structures héritées des ancêtres évolutifs). Elle explique aussi la similarité anatomique de base qui unit les espèces d'un même grand groupe animal, malgré quelques différences, car cette similarité reflète une même descendance (cette situation s'appelle « homologie »). Par exemple, les membres antérieurs des mammifères ont tous le même plan de base et les mêmes os (humérus, radius, cubitus, etc.), malgré le fait que les diverses espèces de mammifères utilisent leurs membres antérieurs de façons très différentes de nos jours.

Biologie moléculaire : Tout comme dans le cas de l'anatomie, on retrouve des vestiges évolutifs dans le génome des espèces (sous forme de pseudogènes, des gènes qui étaient actifs chez l'ancêtre évolutif mais qui sont devenus inactifs chez le descendant et qui traînent encore dans le génome, puisqu'ils ne sont pas nuisibles, n'étant plus transcrits). Et on retrouve aussi des exemples d'homologie, des ressemblances dans les allèles d'espèces provenant d'un ancêtre commun. L'homologie ultime est le code génétique, lequel est arbitraire mais néanmoins partagé par presque tous les organismes eucaryotes et la plupart des bactéries, témoignant d'une descendance commune.

Embryologie : Puisque l'évolution ne peut que développer de nouvelles choses à partir de ce qui était déjà là dans le passé, il est logique de penser qu'un groupe animal qui a évolué à partir d'un autre devrait démontrer des vestiges de cet autre groupe dans son développement embryonnaire. Et c'est effectivement ce que l'on observe. Par exemple, les très jeunes embryons de mammifères ont les mêmes « arcs branchiaux » que les embryons de poissons, sauf que ces arcs branchiaux finissent par se développer en diverses structures de la gorge plutôt qu'en support pour les branchies. Ou bien encore, à l'âge de 6 mois l'embryon humain développe et garde pendant deux mois une fourrure dense appelée lanugo, vestige de nos ancêtres évolutifs à fourrure. Tel que prédit par l'évolution, les vestiges embryonnaires sont toujours ceux d'un ancêtre évolutif. On n'observe jamais de vestiges évolutifs de mammifères dans les embryons de poissons.

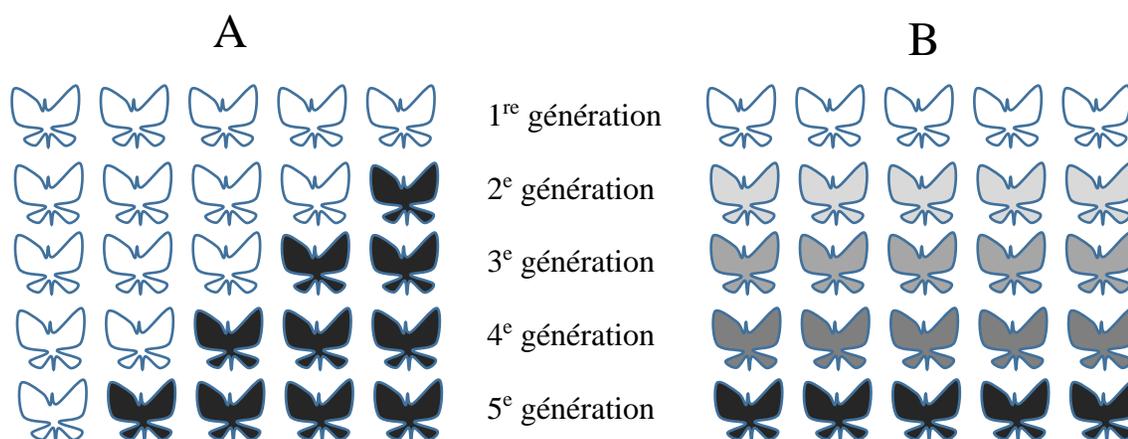
Biogéographie : De la même façon que les descendants d'un individu ont tendance à s'établir près de cet individu géographiquement, les espèces qui descendent d'un même ancêtre évolutif devraient être près l'une de l'autre géographiquement. L'évolution explique ainsi pourquoi les espèces d'une île sont plus similaires entre elles et avec les espèces du continent le plus proche qu'avec d'autres espèces; pourquoi les espèces d'un continent sont plus similaires entre elles qu'avec celles d'un habitat semblable sur un autre continent; et pourquoi les fossiles d'espèces ancestrales se retrouvent sur les mêmes continents que les espèces qui sont descendues de cet ancêtre.² En incluant la notion de dérive des continents, il est aussi possible d'expliquer les cas d'espèces primitives apparentées qui sont maintenant (ou dont les fossiles sont maintenant) séparées par de larges océans.

² En 1871, aucun fossile d'humain primitif n'avait encore été découvert. Mais dans son livre « *The Descent of Man* », Darwin a fait la prédiction que de tels fossiles seraient un jour découverts, et qu'ils le seraient en Afrique, car c'est en Afrique qu'on retrouve les plus proches cousins évolutifs de l'humain, à savoir les chimpanzés et les gorilles. Le premier fossile d'humain primitif fut découvert en 1924 – et vous l'aurez deviné : en Afrique. Depuis lors le registre fossile a amplement confirmé que l'espèce humaine a vu le jour en Afrique.

Questions à réflexion :

- 1) (A) Les générations humaines actuelles sont plus grandes (hauteur corporelle) que la génération de nos arrière-grands-parents. On est pas mal certain que c'est le résultat d'une meilleure alimentation et de la médecine moderne. Peut-on alors dire que cette augmentation de hauteur corporelle de l'espèce humaine est un exemple d'évolution? Si non, pourquoi pas? Si oui, comment le démontrer? (B) Au cours du dernier siècle, les records sportifs (championnats du monde, jeux olympiques) se sont sans cesse améliorés. Est-ce que c'est un exemple d'évolution de l'espèce humaine?
- 2) Dans une population A de levures, un mutant (B) apparaît qui surclasse et remplace l'original. Un peu plus tard dans cette population B, un autre mutant (C) apparaît qui surclasse et remplace l'original B. Mais voilà que quelques A réapparaissent (ils avaient survécu dans des refuges) et s'adonnent à être supérieurs à C, et les remplacent. De tels systèmes, qui ressemblent au jeu papier-ciseaux-marteau, ont déjà été documentés. Ces systèmes représentent-ils un exemple d'évolution?
- 3) Vrai ou faux : la sélection naturelle est une force qui contribue à l'apparition d'un génome favorable dans une population.
- 4) La phrase « la survie du plus fort » (« *survival of the fittest* ») est souvent associée au concept d'évolution ou au concept de sélection naturelle. En quoi est-elle inadéquate pour refléter exactement l'évolution par sélection naturelle?
- 5) Chez certaines bandes de primates, les plus gros mâles passent tout leur temps à battre et intimider les autres mâles. Leurs gènes deviendront-ils forcément plus abondants dans les générations futures?
- 6) Vrai ou faux : Nous sommes des descendants des chimpanzés. Que répondre à « Si nous sommes descendus des chimpanzés, comment se fait-il qu'il y a encore des chimpanzés dans la jungle? »
- 7) Peut-on étudier la macro-évolution avec l'approche expérimentale?
- 8) Si les créationnistes parvenaient un jour à démontrer que la sélection naturelle est un phénomène peu puissant (bonne chance!), est-ce que cela remettrait en cause la théorie de l'évolution?
- 9) Est-il possible d'être biologiste sans croire ou connaître la théorie de l'évolution?
- 10) Le grand évolutionniste George Williams a un jour écrit « L'évolution prend place EN DÉPIT de la sélection naturelle ». Pensez à ce que fait la sélection naturelle avec la majorité des mutations qui surviennent, et expliquez l'énoncé spirituel de Williams.
- 11) Le mot « évolution » est souvent perçu comme synonyme de « progrès ». Est-ce justifié dans le cas de l'évolution biologique?

- 12) Une mutation A est neutre (= elle n'influence pas le succès reproducteur). Une mutation B est elle-aussi neutre. Cependant, la combinaison des deux mutations (A et B ensemble dans un même individu) est très avantageuse. Imaginez une population qui n'a ni A ni B à l'origine, mais voici que la mutation A apparaît chez quelques individus. La sélection naturelle va-t-elle favoriser ces individus, étant donné qu'ils ont la moitié du chemin de fait envers la combinaison avantageuse A+B?
- 13) Une île a plusieurs espèces animales mais aucune d'entre elles n'est prédatrice. Voici que par chance une espèce de prédateur réussit à poser pied sur l'île et à s'établir. Dans les 50 ans qui suivent, son succès de prédation est tellement grand qu'elle réussit à éliminer trois de ses espèces de proies. Une personne dit « C'est parce que ces trois espèces, habituées à ne pas avoir de prédation, n'ont pas réussi à apprendre comment se défendre contre ce prédateur ». Est-ce bien dit? Pourquoi ou pourquoi pas?
- 14) Listez trois conditions qui sont nécessaires pour que la sélection naturelle puisse remplir son rôle de principal mécanisme de l'évolution. Pour chacune d'entre elles, expliquez pourquoi la sélection naturelle ne pourrait pas opérer si la condition n'était pas présente. (Indice : variation, succès reproducteur, hérédité.)
- 15) Lors du développement embryonnaire d'un bébé caribou, une mutation survient dans la région de sa tête, résultant en un panache (bois) plus gros et un meilleur succès reproducteur une fois devenu adulte. Est-ce le début de l'évolution de plus gros panaches chez cette espèce de caribous?
- 16) Une population de papillons blancs se camoufle bien sur les troncs blancs des bouleaux sur lesquels ils ont l'habitude de se poser. Mais voilà que l'apparition d'usines polluantes rend les troncs presque noirs. Lequel des deux scénarios suivants (A ou B) représente le mieux l'évolution qui est susceptible de se produire dans la population de papillons?



- 17) Que veut-on dire par « espèce plus évoluée » versus « moins évoluée »? Primitive versus moderne? Inférieure versus supérieure? Y a-t-il de meilleurs termes?

BIOL 4393 : Évolution

Chapitre 2 : La science de l'évolution, et les objections à la théorie

Science versus religion

La science est une méthode qui cherche à documenter et à comprendre la Nature en combinant observation, raison, et le test d'hypothèses.

La science exige que ses explications puissent être testées empiriquement (le philosophe Karl Popper était le champion de cette notion). Une explication scientifique (appelée « hypothèse » lorsque l'explication est encore incertaine) devrait pouvoir mener à des prédictions dans certaines situations, et il devrait être possible de vérifier si ces prédictions se réalisent lorsque les situations en question sont trouvées ou expérimentalement recréées. Les anglophones disent « *the hypothesis must be falsifiable* », ce que je traduirais par « une hypothèse se doit d'être vérifiable, ou invalidable, ou potentiellement réfutable ».

Le solipsisme est un mouvement philosophique qui dit qu'il n'y a pas de monde réel en dehors de ce qu'on perçoit. Le monde ne serait qu'un rêve, un peu comme dans le film « *The Matrix* ». Aucune prédiction du solipsisme n'est réfutable. Peu importe ce que l'on observe, même quelque chose qui prouverait l'existence d'un monde réel, un solipsiste pourrait toujours dire que cette observation n'est elle-même qu'une illusion. Le solipsisme n'est donc pas scientifique.

Pratiquement toutes les religions font appel à un dieu surpuissant qui peut faire ce qu'il veut. Donc, les explications religieuses de la nature ne sont pas scientifiques, car aucune observation ne peut être en contradiction avec un dieu qui peut faire n'importe quoi. Face à une situation qui suggère la non-existence du dieu (la souffrance par exemple), le croyant peut inventer une explication qui est invérifiable (peut-être que le dieu aime nous tester, ou qu'il n'est pas surpuissant à 100% car il ne peut pas combattre le diable, ou qu'il « a ses raisons »). L'absence de prédictions réfutables fait de la religion un domaine complètement distinct de la science.

Une autre chose qui distingue religion et science est le fait que la religion accepte souvent le dogme (dogme = acceptation inconditionnelle d'un concept, souvent basé sur une interprétation suggestive d'un texte sacré); la science, elle, n'accepte aucun dogme.³ Toute notion scientifique est sujette à modifications si certaines de ses prédictions ne se réalisent pas (quoique les modifications sont parfois lentes à se faire, en partie parce que les scientifiques peuvent développer des convictions sentimentales vis-à-vis certaines hypothèses, et aussi parce que certains résultats expérimentaux ne sont pas noirs et blancs et peuvent être interprétés de différentes façons).

³ Sans pour autant accepter le dogme, la science accepte quand même certains **postulats de base** jusqu'à preuve du contraire. Par exemple, les scientifiques acceptent de **croire** que l'Univers est géré par des lois naturelles qui sont immuables (qui ne changent pas, ni dans le temps ni dans l'espace) et qui sont découvrables par la raison. Ce n'est pas un dogme car si on commençait à découvrir des preuves du contraire, ce postulat serait abandonné.

À l'encontre de la religion, la science de l'évolution sait faire des prédictions potentiellement réfutables. Par exemple, elle prédit que dans une série de strates rocheuses allant de très anciennes à très récentes, les fossiles d'animaux complexes n'apparaîtront que dans les strates les plus récentes. Cette prédiction est potentiellement réfutable. Il est concevable qu'on puisse découvrir un jour un fossile de mammifère dans une strate datant de l'ère cambrienne (une ère très ancienne). Si cela arrivait (et qu'on était confiant qu'il ne s'agissait pas d'une fraude), la notion de l'évolution serait réfutée et devrait être rejetée.

Notez bien que le fait de faire une prédiction basée sur une hypothèse, et de voir cette prédiction supportée par l'observation, ne garantit pas que l'hypothèse soit vraie. Le problème est que la même prédiction pourrait avoir été faite par d'autres hypothèses scientifiques, et on ne sait pas nécessairement laquelle de ces hypothèses est la bonne. C'est à force de tester une hypothèse, à travers de plusieurs prédictions que peu d'autres hypothèses peuvent faire, et de ne jamais réussir à la réfuter, qu'on commence à accepter qu'elle soit vraie. Les meilleures hypothèses scientifiques sont donc celles qui permettent de faire beaucoup de prédictions, ou expliquer beaucoup de faits, que nulle autre hypothèse ne peut faire. Il vaut donc la peine de noter qu'en biologie, la théorie de l'évolution est la seule qui explique une multitude d'observations relevant de l'anatomie, l'embryologie, la biogéographie, la paléontologie, la génétique, et plusieurs autres domaines.

Objection : « La théorie de l'évolution est incompatible avec mes convictions religieuses. »

Il est tout à fait légitime d'avoir des convictions religieuses (ou de ne pas en avoir).⁴ Heureusement, il n'y a pas de contradiction obligatoire entre le fait de l'évolution et les convictions religieuses non-fondamentalistes. Plusieurs personnes sont religieuses et acceptent la théorie de l'évolution. On peut très bien croire que l'être humain est issu du singe mais muni d'une âme. Rien n'empêche un dieu surpuissant d'avoir mis en marche le processus évolutif de la vie sur terre et de l'avoir guidé pour qu'il mène à l'apparition de l'humain, et d'avoir été là pour mettre une âme dans les premiers êtres qu'il a jugé plus-que-singes et finalement devenus humains. Dans le cas de la religion catholique, en 1996 le pape Jean-Paul II a reconnu que l'évolution était un fait, un point de vue qui a été (vaguement) réaffirmé par le pape Benoît XVI en 2008. (Ce que le Vatican ne reconnaît pas est le rôle du hasard dans l'évolution; pour le Vatican, l'évolution est un processus qui a été guidé par la « main de Dieu » pour s'assurer que l'espèce humaine apparaisse éventuellement sur terre, un point de vue qui, au moins, demeure compatible avec le fait de l'évolution.) Plusieurs membres du clergé protestant reconnaissent aussi que l'évolution est un fait. (Voir « *The Clergy Letter Project* » sous <https://ncse.com/library-resource/clergy-letter-project>)

⁴ Comme toutes les activités humaines, la religion peut inciter à la fois des actes ou positions répréhensibles (ex. : guerres saintes, inquisition espagnole, intolérance d'autres religions, intolérance des homosexuels, sexisme, entrave à l'utilisation de condoms dans les pays à forte incidence de SIDA) et des actes ou positions admirables (ex. : esprit de communauté fort, charité, missionariat, réconfort face à la maladie ou à la misère, sens à la vie).

Ce sont les fondamentalistes religieux qui ont de la difficulté à allier leurs croyances religieuses avec l'évolution. Un fondamentaliste croit en un texte sacré de façon littérale, mot pour mot, ou en son interprétation par une figure importante du mouvement religieux. Pour eux, « Dieu a créé l'homme le 6^e jour » n'est pas une parabole ou une analogie, mais plutôt une vérité littérale qui n'est pas compatible avec la notion d'un être humain « descendu du singe ». On ne peut pas argumenter de façon rationnelle avec un tel point de vue dogmatique, qui souvent a été inculqué dès un très jeune âge et qui est donc fortement ancré. Mais on peut espérer que ces gens puissent reconnaître que d'autres personnes qui, de par le hasard d'où elles sont nées, n'ont pas été éduquées dans la même croyance, pourraient légitimement avoir des doutes quant à la véracité d'un texte qui, même si sacré pour certains aujourd'hui, n'a été écrit que par des humains faillibles à l'origine; ou des doutes quant à l'objectivité des prêtres qui en font l'interprétation officielle au nom de toute la religion. En d'autres mots, on peut encourager les fondamentalistes d'être à tout le moins tolérants des autres points de vue, incluant le point de vue évolutionniste.

Objection : « La théorie de l'évolution fait perdre à l'être humain la place exaltée qu'il occupe dans le monde, celle d'un être créé par Dieu et imbu de la grâce divine. »

Il serait dommage que l'orgueil nous donne des œillères qui nous empêcheraient d'utiliser notre raison et qui nous feraient ignorer toutes les preuves de l'évolution. Premièrement, rien n'empêche un dieu tout puissant de nous remplir de sa grâce divine même si on partage un ancêtre évolutif commun avec le singe. N'assignons pas à un dieu nos propres sentiments bornés. Deuxièmement, avoir des origines humbles ne devrait pas nous empêcher d'être fiers, en tant qu'espèce, de la « supériorité » qu'on a réussi à atteindre, quelle que cette supériorité puisse bien être. Répétons la position officielle du Vatican et de plusieurs membres du clergé protestant : on peut concevoir qu'un dieu nous ait donné une humble origine, nous ait créés par un processus évolutif guidé par sa main.

Objection : « Croire en la théorie de l'évolution risque de mener à une dégénération morale de notre société. »

Notons tout d'abord qu'il n'existe aucune évidence que les évolutionnistes en général se comportent moins bien que les anti-évolutionnistes dans leur vie morale de tous les jours. Aucune. Et pour les gens qui ont peur que l'évolutionnisme mène à l'athéisme⁵, notons qu'il n'existe aucune évidence non plus que les athées en général se comportent moins bien dans leur vie de tous les jours.

Certains moralistes frémissent lorsqu'ils lisent comment la théorie de l'évolution réussit à expliquer certains actes répréhensibles tels que le combat ou l'infanticide (principalement chez les animaux, mais parfois aussi chez l'humain). Mais « explication » n'égale pas « justification morale ». Expliquer pourquoi une chose en est venu à exister ne veut pas

⁵ L'acceptation de la théorie de l'évolution peut, chez certaines personnes, mener éventuellement à l'athéisme. Mais il est aussi possible que l'acceptation de l'évolution et de l'athéisme soient tous les deux générés par le même facteur causal : la priorité accordée à la raison.

dire que cette chose doit être acceptable pour notre société. (Expliquer pourquoi une personne a commis un crime ne revient pas à excuser ce crime – le voleur a beau être pauvre, il sera condamné quand même; expliquer pourquoi l'être humain aime le sel ne justifie pas qu'on aille consommer tant de sel qu'on en vienne à faire de l'hypertension artérielle; expliquer l'origine du cancer n'empêche pas de vouloir combattre le cancer.) La théorie de l'évolution est amoral, pas immoral. Elle explique ce qui est, sans porter de jugement de valeur, et c'est à nous de décider ce qui est doit être considéré comme bon ou mal, encouragé ou réprimé.

À noter que l'explication de comportements répréhensibles chez une espèce, comme l'infanticide chez les lions, n'implique pas que le même comportement sera naturellement favorisé chez une autre espèce, comme l'humain. Chaque espèce a une écologie différente. Un comportement avantageux dans une écologie particulière peut ne pas être avantageux dans une autre. À ce titre, il est bon de se rappeler que l'être humain a évolué à partir d'une espèce de primate social. Il semble tout à fait plausible qu'un sens moral soit inné chez l'humain (peu importe que cet humain croit en l'évolution ou non, ou qu'il soit religieux ou non), un sens naturel de ce qui est un bon ou mauvais comportement envers son voisin, et que ce sens moral soit le produit de l'évolution car il a permis à nos ancêtres évolutifs de bien prospérer et de bien se reproduire à l'intérieur d'un groupe social.⁶ Vivre dans un groupe harmonieux présente des avantages indéniables pour tous les individus, et tout sentiment moral qui empêcherait un individu de briser cette harmonie ne pourrait qu'avoir été avantageux par la sélection naturelle. Selon cette vision, l'évolution ne mène pas à la dégénération morale; au contraire, pour une espèce grégaire elle résulte en un sens moral.⁷

Objection : « La théorie de l'évolution ne fait pas de bon sens. Tout le monde peut voir que les espèces sont immuables. Une vache donne naissance à une autre vache qui donne naissance elle aussi à une autre vache. Et la théorie de l'évolution exige que la vie sur terre soit vieille de millions d'années, une notion incompréhensible. »

Science (raison et logique) n'égale pas toujours « bon sens » ou « intuition ». Le bon sens et l'intuition sont de bonnes facultés pour survivre dans la vie de tous les jours, mais ils ne sont pas infaillibles, comme la science l'a démontré à maintes reprises.

Le bon sens nous dit, par exemple, que la terre est plate, que c'est le soleil qui bouge autour de la terre, que les objets lourds devraient tomber plus vite que les objets légers, que le temps ne varie pas avec la vitesse de déplacement, et que les continents ne bougent pas; pourtant ce sont là des notions que la science (la raison, l'observation attentive, et le test d'hypothèses) a démontrées comme étant fausses.

⁶ Ce point de vue est particulièrement bien défendu par le primatologue Frans de Waal dans ses livres « Primates and Philosophers » (2006, Princeton University Press) et « The Age of Empathy » (2009, McClelland and Stewart).

⁷ Mais soyons honnêtes : la sélection naturelle favorise aussi les individus qui peuvent tricher sans se faire prendre. Elle favorise le sens moral, mais elle favorise aussi les façons discrètes et avantageuses de passer à côté de ce sens moral de temps en temps. L'évolution explique que nous soyons à la fois bons et méchants (car nous sommes bel et bien les deux). Mais croire en la théorie de l'évolution ne nous pousse pas à être l'un plus que l'autre.

Le bon sens nous suggère que les espèces, tout comme les continents, ne changent pas, mais cela ne veut pas dire que c'est vrai. Les éleveurs savent que ce n'est pas vrai car ils peuvent créer par sélection artificielle de nouvelles races d'animaux domestiques en quelques décennies seulement – ce n'est pas pour rien que Darwin a commencé son livre *L'Origine des Espèces* en parlant des éleveurs de pigeons. Il ne faut qu'un peu d'imagination pour voir comment un processus similaire pourrait se traduire en de nouvelles espèces naturelles lorsque poursuivi sur des milliers ou des millions d'années.

Le bon sens a de la difficulté à concevoir une durée de temps s'étalant sur des millions d'années. Mais une telle longévité est quand même un fait, tel que démontré par la datation radioactive et les techniques radiométriques. (Notez : dans un argument, il est souvent utile de lancer de beaux grands mots de jargon comme « techniques radiométriques ». Ça impressionne l'audience. Mais ça ne la renseigne pas. Il faut toujours faire suivre le jargon par des explications vulgarisées. Pour l'instant, je défère cet exercice au prochain chapitre.)

Objection : « La théorie de l'évolution ne peut pas être prouvée car personne n'était là il y a des millions d'années. On ne peut pas prouver des choses du passé. »

La science accepte de trouver la vérité par inférence, par déduction logique, sans observer le phénomène directement.

Par exemple, on sait que le centre de la terre est une boule de fer semi-solide, pas parce qu'on l'a vue directement, mais plutôt parce que c'est la seule explication logique pour les patrons de réflexions d'ondes sismiques captées après un tremblement de terre, pour l'existence d'un champ magnétique terrestre, et pour la masse calculée de la terre.

Les atomes et les électrons ne sont pas observables directement, mais leur existence est la seule explication possible pour un grand nombre de phénomènes chimiques et physiques qui, eux, sont mesurables.

Il n'a jamais été observé directement que la terre tourne autour du soleil, plutôt que l'inverse, mais c'est la seule façon raisonnable d'expliquer le mouvement particulier des étoiles et des planètes qu'on observe dans le ciel.

La théorie de l'évolution est scientifique même si elle concerne des événements qui ont eu lieu dans le passé, et donc qu'on ne peut pas observer directement. En effet, par inférence, on peut utiliser l'état présent pour avoir une idée du passé. On peut prédire ce qui devrait être trouvé aujourd'hui si les événements du passé ont eu lieu de telle ou telle façon, de la même manière qu'on peut prédire quel sera l'empreinte génétique de l'ADN des taches de sang retrouvées sur les souliers d'un suspect si ce suspect a, dans le passé, attaqué la victime. Le passé laisse des traces dans le présent, et le présent est observable directement (exemples reliés à l'évolution : ordre stratigraphique des fossiles, vestiges évolutifs, pseudogènes, structures homologues, distributions biogéographiques des espèces). Si on accepte que des meurtriers soient reconnus coupables basé sur des preuves logiques mais circonstancielles, sans témoin direct, alors on peut tout aussi bien accepter le fait de l'évolution sans l'avoir observé directement et personnellement.

Objection : « L'évolution, c'est juste une théorie. »

Certaines hypothèses scientifiques font des prédictions sur beaucoup de choses, et ces prédictions sont toujours supportées, avec un minimum de postulats (un postulat est ce qu'on fait quand on dit « si on prend telle ou telle chose pour acquis »). Dû à leur grande portée et à la certitude qu'on commence à avoir en elles, ces grandes hypothèses changent de nom : on les appelle maintenant des théories. Cette définition scientifique de « théorie » n'est pas la même que celle de la vie de tous les jours. Dans le parler de tous les jours, le mot « théorie » est plutôt synonyme de « hypothèse » (ex. : « Les gens ont toutes sortes de théories pour expliquer pourquoi les Aigles Bleus ont perdu hier »).

Les gens qui disent « L'évolution, c'est juste une théorie » confondent les usages scientifique et vulgaire du mot « théorie ». En science, une théorie, c'est souvent une bonne chose, quelque chose que tu peux prendre pour de l'argent comptant. La théorie de la gravité universelle de Newton nous a permis d'envoyer des hommes sur la Lune. La théorie de la relativité d'Einstein nous a permis de développer la communication par satellites. La théorie atomique a permis les centrales (et malheureusement les bombes) nucléaires. En science, les théories sont généralement⁸ considérées comme des explications valides et démontrées. Elles expliquent tellement de choses, et elles ont tellement bien résisté aux tentatives de réfutation, qu'il serait « pervers de ne pas leur donner notre assentiment » (dans les mots de Stephen J. Gould). Il en va de même pour la théorie de l'évolution. L'évolution est considérée par tous les scientifiques sérieux comme étant un fait bien établi.

Objection : « Les scientifiques eux-mêmes admettent que la théorie de l'évolution n'est pas prouvée. »

Même s'ils sont couramment acceptés comme généralement vrais, les théories et faits scientifiques ne sont jamais considérés comme étant inviolables. Philosophiquement, les scientifiques acceptent la possibilité qu'un fait scientifique puisse être contredit un jour par une nouvelle observation. C'est pourquoi on entend souvent dire qu'en science, il est impossible de « prouver » de façon absolue une hypothèse ou une théorie, on ne peut que la « supporter ».⁹ Mais dans le parler de tous les jours, on oubliera la philosophie et on acceptera de dire que telle ou telle théorie (comme la théorie de l'évolution) est « prouvée » dans le sens de « prouvée hors de tout doute raisonnable ».

Les bonnes théories ne sont pas inviolables, philosophiquement, mais il faut admettre que ça prend une observation très bien établie pour renverser une théorie qui, jusqu'ici, a

⁸ Malheureusement, les scientifiques eux-mêmes trichent un peu à ce niveau. Il leur arrive parfois de donner le nom de « théorie » à des hypothèses très générales, qui ont une bonne logique interne, mais pour lesquelles on a encore peu de preuves concrètes. La théorie des cordes, en physique, en est un exemple. En biologie évolutive, il y a la théorie de la Reine Rouge, et la théorie des équilibres ponctués, sur lesquelles nous reviendrons.

⁹ Même si on tire à pile ou face 99 fois, et que les 99 fois c'est pile qu'on a eu, philosophiquement on ne peut pas dire qu'on a prouvé que la pièce de monnaie donne toujours pile. Qui sait, peut-être que la 100^e fois c'est face qu'on va avoir. Mais avouons quand même : être philosophique, c'est bien beau, mais dans les faits, jusqu'à preuve du contraire, on dira qu'on est raisonnablement sûr (scientifiquement sûr) que c'est toujours pile qu'on va avoir.

expliqué beaucoup de choses et a résisté à beaucoup de tentatives de réfutation. Plus la théorie est forte, ou acceptée jusque-là comme étant « prouvée », plus on a tendance à lui donner le bénéfice du doute. Par exemple, les premières observations du mouvement de la planète Uranus dans le ciel se sont avérées incompatibles avec la théorie de la gravité de Newton. Mais plutôt que de rejeter une théorie aussi performante que celle de Newton, les scientifiques ont jugé plus prudent de prédire l'existence d'une autre planète, jusque-là inconnue, qui influençait le mouvement d'Uranus. Et effectivement, une fois que des télescopes plus puissants ont été développés, la planète Neptune fut découverte et les mouvements d'Uranus ont pu être expliqués dans le cadre de la théorie de Newton.

L'anti-évolutionniste qui essaie de discréditer la théorie de l'évolution en disant « les scientifiques eux-mêmes admettent que la théorie de l'évolution n'est pas prouvée » utilise un argument peu sophistiqué qui joue sur la différence de ce que veut dire le mot « preuve » dans la vie de tous les jours et dans le domaine de la philosophie des sciences. Dans le sens du parler de tous les jours, il y a longtemps que la théorie de l'évolution a été prouvée. Dans le sens de la philosophie scientifique, la théorie de l'évolution effectivement n'est pas « prouvée » de façon absolue, au même titre que la théorie de la gravité et la théorie de la relativité ne sont pas « prouvées » elles non plus (aucune théorie ne peut l'être, philosophiquement), ce qui n'empêche pas que toutes ces théories soient aujourd'hui acceptées comme étant correctes. Dire que la théorie de l'évolution n'est pas prouvée, c'est jouer avec un argument philosophique obscur aux yeux du public dans le but de tromper ce dernier.

Objection : « Même les scientifiques ne s'entendent pas sur la théorie de l'évolution. »

Les faits scientifiques et les théories scientifiques sont rarement coulés dans le béton. Il y a toujours des détails incertains, bien qu'ils puissent finir par être confirmées ou précisés lorsque de nouveaux faits sont découverts. De plus, il y a souvent des résultats d'expériences ou des observations qui peuvent être interprétés de différentes façons, ce qui génère des débats à l'intérieur des cercles scientifiques, débats qui sont parfois plus émotionnels que rationnels parce les scientifiques sont après tout humains et vont souvent développer des attaches sentimentales envers leurs hypothèses préférées (surtout quand ce sont eux qui ont développé les hypothèses en question). Cet état de choses est normal pour l'entreprise scientifique.

Prenez par exemple la théorie de la gravité. Il y a encore des incertitudes dans la théorie, comme par exemple la nature des « gravitons », le comportement des champs gravitationnels près des trous noirs, la raison pour laquelle la gravité est une force attractive plutôt que répulsive. Mais cela ne veut pas dire que la théorie de la gravité n'est pas la vérité. Elle est la vérité, et grâce à elle et aux travaux des scientifiques on met des satellites en orbite, on prédit avec succès la trajectoire des comètes, on construit des avions qui volent. Avoir des débats sur certains détails d'une théorie ne réfute pas toute la théorie.

Dire que « les scientifiques eux-mêmes ne s'entendent pas sur le bien-fondé de la théorie » est un argument peu sophistiqué qui représente mal la situation. Les scientifiques s'entendent bien pour dire que l'évolution est un fait; c'est dans les détails qu'il y a encore

des débats, une situation bien normale. Parmi les détails incertains (c'est-à-dire, parmi les débats qui existent encore), il y a l'importance relative de la sélection naturelle et de la dérive génétique comme mécanismes de l'évolution (ces deux mécanismes sont reconnus, mais leur importance relative reste à déterminer dans certaines situations), ou encore la possibilité dans certains cas que la sélection naturelle puisse opérer entre groupes plutôt qu'entre individus (ce qu'on appelle l'unité de sélection – on y reviendra).

Objection : « La théorie de l'évolution, qui décrit une progression vers des espèces de plus en plus complexes, est en contradiction avec la deuxième loi de la thermodynamique, qui dit que l'entropie, et donc l'uniformité, augmente avec le temps. »

Cette vieille objection a été réfutée il y a longtemps. La deuxième loi de la thermodynamique dit, bien précisément, que l'entropie augmente ou reste à tout le moins constante dans des systèmes fermés. Or la Terre est un système ouvert : elle reçoit de l'énergie en provenance du soleil. La Terre étant un système ouvert plutôt que fermé, la deuxième loi de la thermodynamique ne s'applique pas. Rien dans la thermodynamique n'empêche la complexité de se développer dans le système ouvert qu'est la Terre.

Objection : « Le registre fossile est plein de lacunes. Il ne montre pas les formes intermédiaires prédites par l'évolution. »

Voilà un autre vieil argument. Acceptable à l'époque de Darwin, il ne peut plus l'être aujourd'hui. Depuis Darwin, de nombreux fossiles d'espèces intermédiaires ont été découverts et continuent de l'être. Nous en verrons des exemples dans le chapitre sur les fossiles.

Objection : « La théorie de l'évolution n'explique pas tout. Il y a des organes ou des systèmes complexes, comme l'œil des vertébrés ou le flagelle propulseur des bactéries, que la théorie de l'évolution ne peut pas expliquer. Elle ne peut pas expliquer comment des formes intermédiaires auraient pu évoluer pour en arriver là. »

Cette objection appartient au mouvement du dessein intelligent (« intelligent design »). Bien qu'ils ne l'admettent pas toujours en public (mais qu'ils le font entre eux, dans leurs communications internes), les adhérents du dessein intelligent font cette objection dans le but de proposer que la structure complexe se doit d'avoir été créée par un être intelligent (un dieu habituellement, quoique les Raéliens disent que ce sont des extra-terrestres qui sont les créateurs). Le meilleur commentaire à faire face à cette position essentiellement religieuse est le même que pour la religion en général : ce n'est pas de la science car on ne peut pas faire de prédictions vérifiables. On ne peut pas savoir ce qui se passe dans la tête de l'être intelligent créateur, et donc on ne peut pas faire de prédictions réfutables sur ce qu'il devrait créer. Même si on trouve des structures anatomiques qui ne semblent vraiment pas « brillantes » (nous en verrons des exemples plus tard, comme le coccyx de l'être humain), le créationniste peut toujours dire que le créateur avait une raison cachée pour ce manque apparent d'intelligence. Toute réfutation étant impossible, le dessein intelligent n'est pas une science, et il ne devrait pas être enseigné dans des cours de science. Et

effectivement, les cours juridiques américaines ont reconnu que le dessein intelligent n'était pas un concept scientifique et qu'il ne devait pas être enseigné dans les cours de science à l'école.

Mais même si on ne pouvait pas concevoir comment les formes intermédiaires auraient pu évoluer, devrait-on s'en inquiéter? Non, car il faut bien se rendre compte qu'il n'existe aucune théorie scientifique qui explique tout. La science ne nous donne pas un savoir complet et universel. Il reste encore des choses à découvrir. Mais le fait que certaines choses ne sont pas encore connues ne veut pas dire que la science est à blâmer pour cet état de choses, et cela ne veut pas dire que les théories acceptées jusqu'ici sont fausses. Pour juger des mérites de la science, il faudrait se baser sur ce que la science a accompli jusqu'à maintenant, et sur son progrès actuel et sa détermination à « gruger » le territoire de l'inconnu.

Lorsque Darwin a émis sa théorie de l'évolution par sélection naturelle, il a admis que le registre fossile semblait montrer bien peu de formes intermédiaires entre les espèces, contrairement à ce que sa théorie prédisait. Mais depuis lors, de façon régulière, des formes intermédiaires ont été découvertes et continuent de l'être, nous donnant systématiquement de nouvelles preuves du bien-fondé de la théorie de Darwin.

Lorsque Darwin a émis sa théorie, il ne connaissait pas le mécanisme par lequel la variation pouvait survenir parmi les individus d'une population, ni comment les nouvelles adaptations pouvaient être retransmises aux nouvelles générations. Mais depuis lors, l'ADN, les mutations et les gènes ont été découverts, et la génétique est une des disciplines scientifiques qui apportent le plus de confirmations de la théorie de Darwin.

Les créationnistes ont utilisé notre ignorance originale sur l'évolution de structures complexes comme l'œil des vertébrés ou le moteur flagellé propulseur des bactéries pour argumenter que de telles adaptations ne pouvaient tout simplement pas avoir évolué, qu'elles devaient avoir été créées par un être suprême. C'est là un argument négatif basé sur un manque d'imagination et de bonne volonté. Cela fait penser à quelqu'un qui découvrirait une immense pierre au milieu d'un champ dénudé de toute roche, qui ne pourrait concevoir comment la roche est arrivée là de façon naturelle, et qui en conclurait que c'est un être surnaturel qui l'a laissée tomber là. Une scientifique, heureusement, prendrait plutôt cela comme une question intéressante, un défi intellectuel, et ne tarderait pas à obtenir des évidences sur la présence antérieure de glaciers et sur leur capacité à transporter des objets lourds sur de longues distances avant de les « laisser tomber » lorsqu'ils fondent. De la même façon, la science a en fait commencé à expliquer comment l'œil des vertébrés et le flagelle des bactéries ont pu évoluer,¹⁰ et a commencé à découvrir des formes intermédiaires pour ces structures, et les explications en question sont admirablement basées sur l'expérimentation, l'observation, et la raison.

¹⁰ Dans le chapitre sur l'adaptation, nous verrons le concept d'exaptation, qui répond à un autre argument des anti-évolutionnistes qui dit « Comment une plume (par exemple) a-t-elle pu évoluer à partir de formes intermédiaires? Une demi-plume ne permet pas le vol et donc n'aurait pas pu évoluer ». L'exaptation est un concept qui dit que les formes intermédiaires n'évoluent pas nécessairement pour les mêmes raisons que les formes finales. Une demi-plume peut avoir évolué pour des raisons de thermorégulation, par exemple, et seulement à partir de là avoir commencé à être sélectionnée pour des raisons reliées au vol.

Quelques belles citations du livre “Why Darwin Matters” de Michael Shermer:

Does a scientific explanation for the world diminish its spiritual beauty? I think not. Science and spirituality are complementary, not conflicting; additive, not detractive. Anything that generates a sense of awe may be a source of spirituality. Science does this in spades. – *Michael Shermer, Why Darwin matters*

Christians believe in a God who is omniscient, omnipotent, and eternal. The glory of the creation commands reverence regardless of when creation took place. And compared to omniscience and omnipotence, what difference does it make *how* God created life – via spoken word or via natural forces? The grandeur of life’s complexity elicits awe regardless of what creative processes were employed. Christians should embrace modern science for what it has done to reveal the magnificence of the divinity in a depth and detail unmatched by ancient texts. – *Michael Shermer, Why Darwin matters*

Evolution provides a scientific foundation for the core values shared by most Christians and conservatives [[truth, social harmony]], and by accepting – and embracing – the theory of evolution, Christians and conservatives strengthen their religion, their politics, and science itself. The conflict between science and religion is senseless. It is based on fears and misunderstandings rather than on facts and moral wisdom. Indeed, for the benefit of our society, the battle currently being played out in curriculum committees and public courtrooms over evolution and creationism must end now, or else, as the book of Proverbs (11 :29) warned : « He that troubleth his own house shall inherit the wind : and the fool shall be servant to the wise of heart. » – *Michael Shermer, Why Darwin matters*

Let us reconsider the motto of the Christian AMDG Foundation – *Ad Majorem Dei Gloriam* – « To the greater glory of God. » These are stirring words, even emblazoned on the stationery of Pope John Paul II, the same Pope who granted one billion Catholics permission to accept evolution as a reality of nature that poses no threat to religion. If you are a theist, what could possibly proclaim the greater glory of God’s creation more than science, the instrument that has illuminated more than any other tool of human knowledge the grandeur in this evolutionary view of life? There are questions that remain to be answered, to be sure, and controversies still to be resolved, but they are questions and controversies open to all of us – theists and atheists, conservatives and liberals – because science knows no religious or political boundaries. Science, more than any other tradition, follows the motto erected at the Panama Canal : *Aperire Terram Gentibus*, « To Open the World to All People. » – *Michael Shermer, Why Darwin matters*

Darwin matters because evolution matters. Evolution matters because science matters. Science matters because it is the preeminent story of our age, an epic saga about who we are, where we came from, and where we are going. – *Michael Shermer, Why Darwin matters*

Questions à réflexion:

- 1) Question de sémantique. Tous les scientifiques sérieux acceptent la théorie de l’évolution comme étant un fait. Pourquoi alors dit-on souvent qu’on “croit” en la théorie de l’évolution, plutôt que de dire qu’on “sait” que l’évolution est un fait?
- 2) Les créationnistes font appel à la liberté académique et à la pédagogie éclairée pour réclamer que les écoles présentent leur théorie créationniste en même temps que celle de l’évolution, laissant les étudiants décider par eux-mêmes laquelle est la meilleure. Cela semble équitable, n’est-ce pas? Alors pourquoi est-ce que les professeurs de science s’objectent à cette demande?

3) L'expression "créationnisme scientifique" est un oxymore, une contradiction. Pourquoi?

4) Pourquoi est-ce que la théorie de la gravité universelle ne connaît pas les mêmes objections de la part de la populace que la théorie de l'évolution?

5) Que répondre à:

- a) Si on enseigne aux enfants qu'ils descendent d'un singe, ils se comporteront comme des singes.
- b) La sélection naturelle nous dit que la violence est justifiée quand elle est utile. Quand Hitler a tué des millions de personnes, il était concordant avec la théorie de l'évolution par sélection naturelle. C'est pourquoi il faut rejeter la théorie de l'évolution.
- c) L'ADN est empaqueté dans les chromosomes d'une façon si efficace qu'on a décrit cette situation comme un « chef-d'œuvre d'ingénierie ». Comment une telle organisation pourrait-elle être le résultat de simples mutations au hasard, sans intelligence?
- d) La science n'a pas de réponse à la question « Comment la vie est-elle apparue sur terre? » Tout comme un bâtiment s'effondre sans une bonne fondation, la théorie de l'évolution s'effondre puisqu'il n'y a pas d'explication pour l'origine de la vie.

6) À la lumière des trois énoncés ci-dessous, qui sont tous vrais, à quel genre de Dieu est-ce qu'une personne doit souscrire pour être à la fois évolutionniste et religieuse? Une telle perception de Dieu se compare-t-elle bien avec celle que la plupart des gens préfèrent?

- (1) La sélection est aveugle à tout sauf le succès de reproduction. Elle favorise les comportements cruels si ceux-ci favorisent le succès de reproduction. Et effectivement il y a beaucoup de cruauté dans la nature (surtout entre espèces, mais aussi à l'intérieur d'une même espèce dans certains cas).
- (2) La nature est gaspilleuse : chez beaucoup d'espèces il faut que la femelle produise des milliers d'œufs pour garantir que deux jeunes survivront jusqu'à pouvoir se reproduire eux-mêmes; beaucoup d'espèces se sont éteintes; beaucoup de corps contiennent des structures inutiles, ou des gènes inactifs.
- (3) L'humain est apparu sur terre suite à un processus évolutif qui a duré des millions d'années et qui a passé par toute une série d'organismes, en commençant par des unicellulaires et se poursuivant par des invertébrés, des poissons, des reptiles, et des singes.

BIOL 4393 : Évolution

Chapitre 3 : Les fossiles

Les fossiles constituent l'une des preuves les plus convaincantes de l'évolution. Mais soyons précis : ce ne sont pas les fossiles comme tels qui sont convaincants,¹¹ mais plutôt l'ordre dans lequel les fossiles sont retrouvés dans des strates rocheuses d'âges différents. Les fossiles d'animaux plus complexes sont invariablement trouvés dans des couches rocheuses plus jeunes que les fossiles d'animaux plus simples. De plus, l'ordre est chronologiquement graduel et forme des chaînes d'espèces intermédiaires. Cela est exactement ce à quoi on s'attendrait s'il y a eu évolution, et c'est incompatible avec l'idée d'une « création » simultanée de toutes les espèces.

Comment les fossiles se forment-ils?

Pour devenir fossilisée, une carcasse se doit de demeurer intacte pendant plusieurs mois ou plusieurs années. Cela n'est pas courant car les bactéries et les champignons décomposent rapidement toute carcasse, habituellement. Il faut donc avoir un endroit où la décomposition est absente ou grandement ralentie, c'est-à-dire un endroit dépourvu de bactéries et champignons, ce qui est rare (un milieu anoxique offre les meilleures chances).

Donc, pour avoir de bonnes chances de se fossiliser, un animal doit mourir dans des sédiments qui se déposent rapidement (à l'embouchure de rivières, par exemple), dans des sables mouvants, dans des puits de goudron (« *tar pits* »), dans des cendres volcaniques, dans de la glace, ou dans de la résine d'arbre (qui, si enterrée et mise sous pression, subira quelques modifications chimiques qui la rendront dure et résistante, lui méritant alors le nom « ambre »). Ces milieux retardent grandement la décomposition. Ce sont les sédiments qui sont le milieu le plus répandu, et donc c'est presque toujours dans des roches sédimentaires qu'on retrouve les fossiles (jamais dans des roches volcaniques ou métamorphiques).

Mais même dans de telles situations, il est pratiquement impossible que les tissus mous demeurent intacts. Essentiellement, les seuls tissus qui pourront survivre assez longtemps pour être fossilisés sont les tissus durs, à savoir : les os, les dents, les coquilles de (souvent micro) organismes marins, les exosquelettes, les troncs d'arbre, les graines, le pollen.

Il y a quelques exceptions. On retrouve parfois des œufs d'invertébrés fossilisés; certains reptiles fossiles ont des bouts de peau fossilisée; on trouve parfois des restants de collagène et d'élastine –des protéines– dans des os fossilisés de dinosaure; on a même trouvé un cerveau fossilisé dans un crâne de poisson vieux de 300 millions d'années.¹² Ces cas très rares témoignent de circonstances exceptionnelles de préservation, comme un milieu riche en sels dissous qui a permis une minéralisation relativement rapide.

¹¹ En tant que tel, tout ce que les fossiles prouvent est qu'il y a eu des extinctions, ou que les habitats et climats ont changé lors de l'histoire de la Terre. Tout cela ne représente pas une preuve de l'évolution.

¹² Proceedings of the National Academy of Science, 31 mars 2009, vol. 106, pages 5224-5228.

La minéralisation (= pétrification) est le principal mécanisme de la fossilisation. De l'eau riche en sels minéraux envahit les espaces de l'os (ou autre tissu dur) qui étaient occupés par les cellules ou par du liquide interstitiel tissulaire. Au fil des ans, les sels minéraux précipitent et remplissent ces espaces. Les sels peuvent aussi se substituer directement pour ceux qui constituaient le tissu d'origine. Dans les deux cas, on obtient un fossile très lourd (c'est essentiellement de la roche) qui reproduit la forme du tissu original.

Parfois, le tissu dur lui-même finit par se dissoudre, mais pas avant que les sédiments qui l'entourent se soient solidifiés. Ces sédiments durcis forment alors un moule qui reproduit la forme externe du tissu en question. Si le tissu dur était une enveloppe corporelle, c'est la forme du corps lui-même qui est reproduite. Le fossile apparaît sous forme d'empreinte.

Parlant d'empreinte, il peut aussi arriver parfois que des traces de pas ou de déplacements sur sable ou sur cendres soient fossilisées. Il faut que le substrat qui a pris l'empreinte se soit solidifié rapidement. Habituellement, il s'agit de cendres volcaniques qui se sont ensuite fait arroser par une pluie, ou de sable sur lequel a poussé rapidement un film microbien. (Amusez-vous à lire « *trace fossil* » sur Wikipedia – ou « paléoichnologie », en français.)

Les fossiles sont relativement rares. Non seulement leurs chances d'être formés sont-elles faibles, mais ils doivent en plus demeurer intacts. Ils doivent survivre aux pressions et aux mouvements de la croûte terrestre.¹³ S'ils deviennent exposés à la surface, ils doivent survivre à l'érosion. Heureusement, leur faible chance d'exister est compensée par le très grand nombre d'individus qui sont morts au cours des millions d'années qui ont précédé le présent, et donc on finit par en découvrir de plus en plus et à combler peu à peu les lacunes du « registre fossile » (« *fossil record* »).

Les fossiles comme preuve de l'évolution :

1) Ordre chronologique en général :

Tel que mentionné plus haut, ce ne sont pas les fossiles eux-mêmes qui constituent une preuve de l'évolution. C'est l'ordre dans lequel on les retrouve. S'il y a eu évolution, alors en allant des couches rocheuses les plus anciennes jusqu'aux couches rocheuses les plus récentes, on devrait trouver les fossiles dans un certain ordre plutôt que pêle-mêle. On ne devrait pas trouver des fossiles humains avant les premiers fossiles de mammifères. On ne devrait pas trouver de fossiles de dinosaures avant les premiers poissons. On ne devrait pas trouver des lapins fossiles dans le précambrien (pour reprendre une expression de J.B.S. Haldane). Et effectivement, l'ordre des fossiles observé est consistant avec l'idée de l'évolution.

Certains créationnistes avancent la notion que l'ordre des fossiles représente la mort graduelle des espèces à mesure que l'eau montait lors du Déluge de la bible. Mais soyons sérieux : Pourquoi les ptérodactyles, ces reptiles qui pouvaient voler, ont-ils été attrapés par l'eau montante avant les petits mammifères?

¹³ On ne retrouve jamais de fossiles dans les roches dites métamorphiques, qui par définition sont des roches qui ont été soumises à des extrêmes de pression et de température dans les profondeurs de la croûte terrestre.

L'ordre des fossiles dans les couches rocheuses (on parle d'un ordre « stratigraphique ») est tellement constant à travers le monde que dans le cas de certaines espèces dont la présence sur terre n'a duré que quelques millions d'années, on peut identifier l'âge relatif des couches rocheuses en identifiant tout simplement les fossiles qu'on y retrouve.

Les couches rocheuses les plus anciennes sont habituellement les plus profondes. Mais attention, il peut y avoir des exceptions, car les couches rocheuses peuvent se faire déformer par des mouvements tectoniques ou volcaniques, allant même jusqu'à se faire renverser. Mais de tels cas sont rares et habituellement assez évidents lorsqu'on examine les régions avoisinantes.

2) Ordre chronologique graduel :

Dans les cas où les fossiles sont suffisamment abondants, leur chronologie devrait refléter des changements graduels, des lignées évolutives, des séries anatomiques qui « font du sens » en termes évolutifs. Et effectivement, dans certains cas le registre fossile est tellement complet qu'il est possible de voir la gradation qui s'établit dans les structures anatomiques au fil du temps évolutif. L'exemple classique est l'arbre « généalogique » fossile du cheval, le « cheval de parade de la paléontologie », d'après Haeckel.¹⁴ À partir de *Hyracotherium*, espèce de l'éocène, de la taille d'un renard, jusqu'au *Equus* des temps modernes, la suite des fossiles montre comment les chevaux en général ont augmenté de taille, ont vu le nombre de leurs doigts passer de 4 à 3 à 1, et la surface de leurs dents s'enrichir de crêtes pour mieux mastiquer. Attention cependant : l'arbre généalogique du cheval montre en fait beaucoup de zig-zags et de culs-de-sac. De plus en plus, on s'aperçoit que les arbres généalogiques des espèces (ou arbres « phylogénétiques », pour utiliser un jargon qui ne prête pas à confusion avec les familles humaines) sont beaucoup mieux représentés par des buissons touffus que par de simples lignées directes.

Il y a beaucoup d'autres exemples de lignées graduelles fossilisées. Les plus beaux exemples proviennent des invertébrés marins (dont beaucoup sont microscopiques, comme les radiolaires et les foraminifères), car ils ont des enveloppes corporelles dures et les sédiments marins permettent bien la fossilisation et donc leur registre fossile est assez complet.

Mais le registre fossile n'est pas toujours complet. Il peut encore exister de grandes lacunes dans certaines séries anatomiques. Darwin avait mentionné ce fait mais il avait espoir que petit à petit, au fil des découvertes, la situation s'améliorerait. Et c'est ce qui semble arriver. Prenez par exemple les poissons plats. Les anti-évolutionnistes mentionnent souvent les poissons plats car jusqu'à récemment il n'existait pas d'évidence fossile de la formation graduelle de leur anatomie bizarre (incluant les deux yeux du même côté du corps). Mais voilà qu'en 2008, un article dans *Nature* (Volume 454, 10 juillet 2008, pages 209-212) a rapporté l'existence de fossiles qui montre une série de formes intermédiaires à partir d'une espèce normale (un œil de chaque côté) dont l'œil d'un bord migre vers le haut de la tête jusqu'à éventuellement se retrouver du même côté que l'autre œil.

¹⁴ Ernst Haeckel était un biologiste allemand du 19^e siècle qui a grandement défendu le point de vue de Darwin et la théorie de l'évolution par sélection naturelle en Allemagne. On reparlera de lui dans le prochain chapitre.

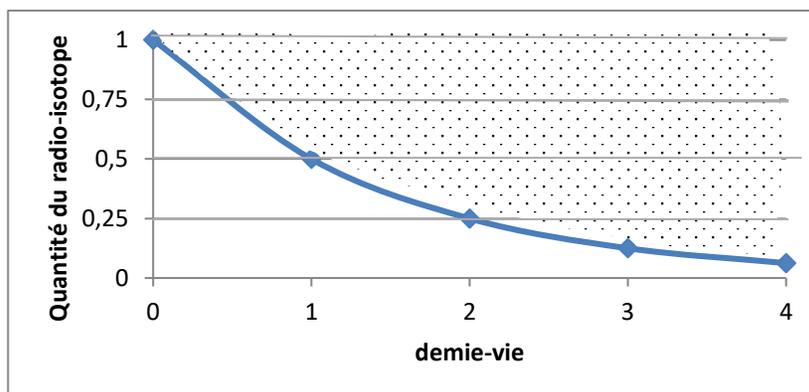
À noter que même si la plupart des séries anatomiques représentées par les fossiles sont « progressives » (l'anatomie devient de plus en plus sophistiquée), il n'y a pas d'obligation qu'il en soit ainsi. La sélection naturelle est inconsciente, elle ne vise pas à améliorer la Nature. Il est tout à fait concevable que dans certains habitats, il soit avantageux pour une lignée de se simplifier. Il en va ainsi des parasites, ou des espèces cavernicoles (ces dernières perdent leurs yeux, perdent les pigments tégumentaires qui les protégeaient des rayons UV, et perdent certaines adaptations anti-prédatrices). Cela peut donner naissance à des séries anatomiques dites « régressives », et à une évolution dite régressive.

Comment connaître l'âge absolu des fossiles?

Pour dater un fossile, on date une couche rocheuse près de laquelle se trouve ce fossile. On utilise des méthodes radiométriques (datation radioactive) qui font appel à des isotopes radioactifs. (Les isotopes sont des atomes d'un élément qui n'ont pas le même nombre de neutrons que la plupart des atomes de cet élément – par exemple, le carbone a normalement 6 protons et 6 neutrons, mais le carbone-14, lui, a 6 protons, ce qui le définit comme du carbone, et 8 neutrons.) Dans plusieurs cas (pas tous), le nombre inhabituel de neutrons rend l'atome instable et susceptible de se désintégrer, de se transformer en un autre atome. Cette désintégration se fait à un taux exponentiel, mesurable et connu, qui se définit par la demi-vie, c'est-à-dire le temps pris pour que la moitié d'un échantillon se désintègre. Ce temps est souvent très long. On peut donc mesurer l'âge d'une roche en mesurant la proportion relative d'un isotope et de ses produits de désintégration (avec un spectromètre de masse). À noter que ces techniques de datation exigent que la roche, une fois formée, soit imperméable aux produits de désintégration, qu'elle ne les laisse pas s'échapper.

Il faut que l'horloge ait été mise à zéro au moment approximatif de la formation du fossile. Cela survient lors d'éruptions volcaniques : la grande chaleur volatilise les produits de la désintégration qui étaient déjà présents et les chasse de la lave, ne laissant derrière que les isotopes radioactifs. La plupart des techniques de datation radioactive mesurent donc l'âge des couches de roches volcaniques (ou cendres volcaniques) les plus près du fossile. C'est pourquoi l'âge des fossiles est parfois donné par deux dates : celle de la couche volcanique la plus proche en dessous du fossile, et celle de la couche volcanique la plus proche en dessus.

- 1) La datation au potassium-argon : L'isotope de potassium-40 se désintègre en argon-40 et en calcium-40 avec une demi-vie de 1,250,000,000 ans. Cette très longue demi-vie permet de mesurer l'âge de fossiles très vieux, en mesurant les proportions de potassium-40 et argon-40. Ou plus précisément, répétons-le, on mesure l'âge des couches de roches volcaniques les plus proches du fossile (ces couches sont riches en potassium, et l'argon-40, qui est un gaz, en a été chassé lors de l'éruption originale, mettant ainsi l'horloge à zéro – et on sait cela en observant les éruptions modernes). Il existe aussi des systèmes similaires qui font appel à la désintégration du rubidium-87 en strontium-87 avec une demi-vie de 48,600,000,000 ans, ou à la désintégration de l'uranium-235 en plomb-207 (demi-vie : 700,000,000 ans) et de l'uranium-238 en plomb-206 (demi-vie : 4,500,000,000 ans), ou à la désintégration de l'uranium-238 en thorium-230 (demi-vie de 76,500 ans).



La zone sous la courbe représente la quantité de radio-isotopes qui diminue. La zone pointillée au-dessus de la courbe représente les produits de désintégration qui s'accumulent au fil du temps. Au début, il n'y a pas de produits de désintégration car ceux-ci ont été chassés par la grande chaleur d'une éruption volcanique. Après qu'une demi-vie se soit écoulée, il reste la moitié de la quantité originale de radio-isotopes (donc, 0.5). Après qu'une autre demi-vie se soit écoulée, il reste la moitié de la moitié qui restait (donc, 0.25). Après qu'une autre demi-vie se soit écoulée, il reste la moitié de la moitié de la moitié qui restait (donc, 0.125); et ainsi de suite.

$$D = D_0 + N (e^{\lambda t} - 1)$$

où D = Nombre présent d'atomes de l'élément produit par la désintégration;

D_0 = Nombre d'atomes de l'élément produit au départ (habituellement 0);

N = Nombre présent d'atomes de l'élément radioactif;

λ = $(\text{Ln } 2) / \text{demi-vie}$;

t = âge de l'échantillon.

$$t = - (\text{demi-vie} / \text{Ln } 2) \times \text{Ln} (N/N_0)$$

où t = âge de l'échantillon;

N = Nombre présent d'atomes de l'élément radioactif;

N_0 = Nombre original d'atomes de l'élément radioactif (calculé en additionnant le nombre qui reste actuellement avec la quantité de produits de désintégration).

2) La datation par traces de fission : Ici, l'isotope est l'uranium-238, mais plutôt que mesurer le plomb comme produit de désintégration, on mesure les traces que les particules alpha (produites lors de la fission) ont laissées dans des matériaux vitreux tels que l'obsidienne. Plus le temps écoulé est grand, plus il y a eu de désintégration, et plus il y a de traces dans l'obsidienne.

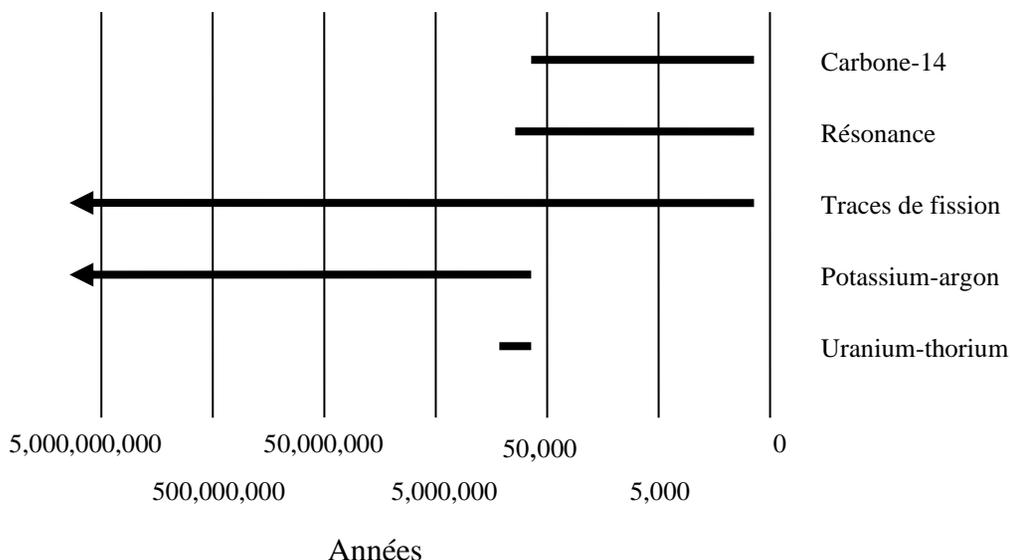
3) La datation par résonance paramagnétique de l'électron : Certains minéraux cristallins, lorsqu'exposés aux radiations cosmiques qui réussissent à percer notre atmosphère, subissent des modifications de leur champ magnétique à un taux mesurable et constant. On se sert de cette technique (qui, à strictement parler, n'est pas radiométrique) pour mesurer l'âge du carbonate de calcium dans des mollusques, coraux, ou dents fossilisées.

4) La datation au carbone-14 : Cette technique ne mesure que la quantité de carbone-14 restant plutôt que la proportion entre la quantité restante et la quantité du produit de désintégration (l'azote-14). La proportion de carbone-14 dans un corps vivant est la même que dans la biosphère tout entière : 0.000 000 000 1% du carbone total. Cette proportion est relativement stable car la désintégration radioactive du carbone-14 est compensée par un processus de formation dans les hautes couches de l'atmosphère par des radiations cosmiques qui transforment les atomes d'azote en carbone-14, et ce dernier s'intègre au CO₂ de l'atmosphère; par l'intermédiaire du CO₂, le carbone-14 s'intègre aux plantes par photosynthèse, et donc il finit par s'intégrer à tous les animaux de la chaîne alimentaire. Mais une fois que l'organisme meurt, le carbone-14 continue à se désintégrer dans son corps mais maintenant sans se faire remplacer (l'animal ne mange plus, par exemple), et sa demi-vie est de 5730 ans. Donc on peut mesurer l'âge depuis la mort en mesurant la proportion de carbone-14 par rapport au carbone total. Cela fonctionne bien pour des objets vieux de 50,000 ans ou moins. Plus vieux que cela, la quantité de carbone-14 restante devient tellement faible qu'il devient impossible (avec nos instruments actuels) de la mesurer.

Les anti-évolutionnistes prétendent que les taux de désintégration ne sont pas demeurés stables au fil du temps, que les extrêmes de pression et de température de la croûte terrestre peuvent les avoir fait changer. Mais les physiciens ont mesuré les taux de désintégration sous de tels extrêmes en laboratoire, et ces taux demeureraient inchangés. De plus, les différentes techniques de datation mènent toutes aux mêmes résultats (on parle donc ici d'inter-calibration). Et elles sont aussi validées par l'observation suivante :

Saviez-vous que la durée du jour n'a pas toujours été de 24 h? Les calculs des géophysiciens (et les mesures par les horloges atomiques super-précises) indiquent que la friction causée par les marées ralentit la rotation de la terre par deux secondes à tous les 100,000 ans. Il y a 380 millions d'années par exemple, l'année terrestre comprenait 396 jours plutôt que 365 (chaque jour durait 22 h). Des fossiles de coraux, trouvés dans des roches vieilles de 380 millions d'années d'après la datation radiométrique, montrent encore leurs anneaux de croissance journaliers et annuels. Si la datation radiométrique est correcte, ces coraux fossilisés devraient montrer 396 anneaux par année. Ils en montrent 400, ce qui est très près de 396. Il s'agit donc ici d'une validation biologique de la technique de datation radiométrique.

Âges couverts par les méthodes radiométriques



La paléontologie :

La paléontologie est l'étude des fossiles. Pour être bon paléontologue, il faut avoir de très bonnes connaissances de l'anatomie (l'anatomie des squelettes surtout – incluant les exosquelettes – mais aussi l'anatomie musculaire, car sur les os on peut voir les points d'attache de certains muscles). Il faut aussi bien connaître la géologie et les ères géologiques. Dans le cas des ères géologiques (géochronologie), je vous réfère à votre livre de biologie générale de première année, où vous reconnaîtrez de beaux grands mots comme mésozoïque, silurien, carbonifère, jurassique, miocène, pléistocène, et autres noms d'ères, périodes, ou époques géologiques.

Une technique ultramoderne pour l'étude des fossiles est la tomodensitographie (« *CT scanning* »). On peut se servir de ces balayages par rayons-X assistés par ordinateur pour obtenir des représentations en trois dimensions de l'intérieur d'os fossilisés, ou encore l'intérieur des corps d'insectes préservés dans l'ambre sans avoir à les briser.

Les articles scientifiques en paléontologie ont leurs conventions. Souvent ils commencent par donner l'étymologie (l'origine) du nom qui a été donné au fossile découvert, et des données sur l'holotype (le fossile original – en taxonomie, le mot « holotype » désigne le premier spécimen d'une espèce à avoir été décrit, fossile ou non) comme par exemple le musée ou institution où il est entreposé et son numéro de catalogue, et l'endroit et « horizon » où il a été trouvé. (L'horizon est le nom et l'âge de la strate rocheuse où le fossile reposait.)

Fossiles importants:

Trilobites : Arthropodes super-abondants dans le registre fossile, à cause de leur longue présence sur terre (apparition il y a 540 millions d'années, extinction il y a 250 millions d'années), et aussi parce qu'ils vivaient près de fonds marins à forte sédimentation.

Dorudon, Rodhocetus, Ambulocetus, Pakicetus : Fossiles trouvés en Amérique du Nord, en Égypte et au Pakistan, qui sont des chaînons manquants entre baleines et mammifères terrestres. Plusieurs caractéristiques de leur squelette indiquent un ancêtre commun avec les hippopotames (qui eux-mêmes sont passablement aquatiques).

Archaeoptéryx : Intermédiaire entre les reptiles et les oiseaux, ayant vécu il y a 140 millions d'années, dont les fossiles ont été découverts en 1861 et 1877 en Allemagne. Parmi ses caractères aviens, il y a la présence de plumes, une ceinture scapulaire soudée, et un doigt opposable. Parmi ses caractères reptiliens, on compte la présence de dents, une queue osseuse, des côtes abdominales, et l'absence d'un bréchet (extension du sternum pour attacher les muscles du vol chez l'oiseau). Plusieurs caractéristiques anatomiques d'*Archaeoptéryx* et autres fossiles d'oiseaux primitifs indiquent que les oiseaux sont les descendants directs de dinosaures. En Chine, de nombreux autres intermédiaires entre reptiles et oiseaux se font découvrir de nos jours, tel *Microraptor gui* et *Sinosauropteryx*.

Tiktaalik : Fossile découvert en 2006 dans le grand nord canadien (Ile Ellesmere). Remontant à 383 millions d'années, il est intermédiaire entre les poissons et les premiers tétrapodes (amphibiens). Il avait des branchies et des écailles comme un poisson, mais un cou flexible et une tête plate comme une salamandre, et le squelette de ses membres antérieurs était intermédiaire entre celui d'un poisson et celui d'un tétrapode terrestre.

Fossiles du Mont Burgess : Le Mont Burgess est situé dans les Rocheuses Canadiennes. Les fossiles qu'on y retrouve, vieux de 510 millions d'années, sont remarquables parce qu'ils incluent beaucoup d'organismes dépourvus de tissus durs, et aussi parce qu'ils présentent une grande diversité de formes corporelles, certaines très bizarres (exemple : *Hallucigenia*). En général, il s'agissait d'éponges, de vers, et d'arthropodes marins.

Stromatolithes : Parmi les plus vieux fossiles du monde (2 à 3 milliards d'années). Il s'agit de colonnes formées par l'accumulation de couches successives de cyanobactéries mélangées avec du sable fin. Beaucoup ont été découverts au Canada, dans le Nunavut et aussi dans une falaise près de Saint-Jean, N.-B. Pendant longtemps on a pensé que les stromatolithes étaient des formations géologiques plutôt que des fossiles. Mais suite à la découverte de formations encore vivantes (mais visibles seulement à marée basse) en Australie, au Brésil, au Mexique, et dans les Bahamas, on s'est rendu compte de leur vraie nature.

Divers : (1) L'ambre préserve bien les araignées, quelque chose que les sédiments font mal car les araignées ont des exosquelettes qui ne sont pas très durs. L'ambre renferme aussi des fils d'araignée, même avec les gouttes de colle encore présentes, vieux de 100 millions d'années. (2) Le désert du Gobi révèle de grands trésors paléontologiques, incluant des nids d'œufs de dinosaures. (3) Sur l'Île Wrangle, au large de la Sibérie, on a trouvé dans la glace des corps entiers de mammoths vieux de 4,000 ans.

Des sites fossilifères canadiens (en plus du Mont Burgess et de l'Île Ellesmere cités ci-haut):

Joggins (Nouvelle-Écosse) : Site du Patrimoine Mondial de l'UNESCO. Situé sur la côte sud du bassin de Cumberland de la Baie de Fundy. Nombreux fossiles végétaux et animaux datant du carbonifère, il y a 310 millions d'années. On y a trouvé *Hylonomus lyelli*, le plus vieux reptile au monde (maintenant le fossile emblème de la Nouvelle-Écosse¹⁵). Le site et ses reptiles fossilisés étaient connus du temps de Charles Darwin et ont contribué au développement de ses idées. Musée et Centre d'accueil sur place.

Parc Provincial de Miguasha (Gaspésie) : Site du Patrimoine Mondial de l'UNESCO. Sur la côte nord de la Baie des Chaleurs à une demi-heure de route de Campbellton. Superbes fossiles de poissons vieux de 350 millions d'années (certains sont maintenant au British Museum et au Royal Scottish Museum). Musée et Centre d'accueil sur place.

Mistaken Point (Terre-Neuve) : Réserve écologique à l'extrémité sud de la péninsule Avalon, près du village de Portugal Cove (où se trouve un petit Centre d'accueil). Une (mais pas la seule) des plus belles sources de fossiles édiacariens (qui furent les premiers organismes multicellulaires fossilisés), vieux de 565-595 millions d'années et donc datant du précambrien.¹⁶ Site d'étude du paléontologue Guy M. Narbonne de l'Université Queen's (Kingston, Ontario).

Dinosaur Provincial Park (Alberta): Site du Patrimoine Mondial de l'UNESCO. Environ 200 km à l'est de Calgary. « *Badlands* » le long de la Rivière Red Deer. Très grande richesse de fossiles, les dinosaures en particulier. Associé au Royal Tyrrell Museum of Paleontology situé près de Drumheller, à 100 km au nord-ouest.

Les forêts d'arbres de Axel Heiberg Island : Site non-protégé mais difficile d'accès (Axel Heiberg est une île du Grand Nord canadien, à 79 ° de latitude). Grosses souches d'arbres momifiés plutôt que pétrifiés (le carbone original n'a pas été remplacé par des minéraux, et donc le bois se brûle encore!; de plus, les anneaux de croissance sont encore visibles) datant de l'éocène (45 millions d'années). Axel Heiberg a toujours été nordique, même lors de la dérive des continents, et donc pendant l'éocène le climat global devait être relativement chaud pour permettre à de gros arbres de pousser dans l'Arctique, même s'il faisait noir presque toute la journée en hiver. Le réchauffement actuel de la planète nous amènera-t-il à une situation semblable?

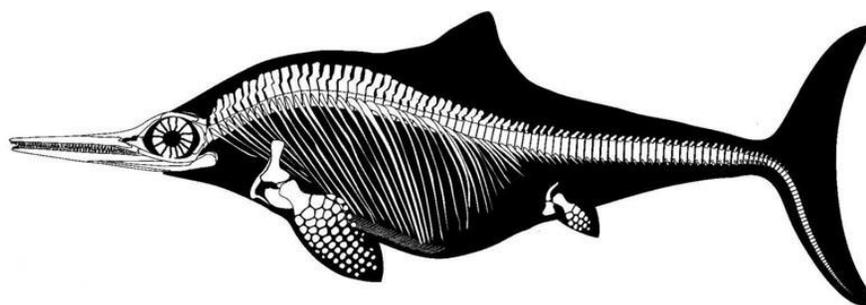
¹⁵ Le Nouveau-Brunswick n'a pas de fossile emblème, mais s'il en avait un ça pourrait être *Doliodus problematicus*, le plus vieux fossile de requin au monde (407 millions d'années), découvert dans le nord de la province.

¹⁶ Il existe, ailleurs dans le monde, des traces d'organismes encore plus vieux (plus de 2 milliards d'années): graphite où le rapport C-12 / C-13 (deux isotopes de carbone) est plus faible, signe de photosynthèse; tunnels dans les vieilles roches volcaniques similaires à ceux que creusent certaines bactéries modernes.

Questions à réflexion :

- 1) La demi-vie du carbone-14 est de 5730 ans. La proportion de carbone-14 dans un corps vivant est normalement 0. 000 000 000 1% du carbone total de ce corps. Quel serait l'âge d'un morceau de tissu –fait de lin, une plante– dont la quantité de carbone-14 serait 0. 000 000 000 025 % de son carbone total?)
- 2) Un isotope radioactif A se désintègre en un produit stable B avec une demi-vie de 100,000 ans. Dans les cristaux d'une roche volcanique imperméables à A et B, vous trouvez exactement sept fois plus de B que de A. Quel est l'âge de la roche?
- 3) Les fossiles d'oiseaux sont relativement rares. Pourquoi? Indices : les plans d'eau où il y a une forte sédimentation (dans le fond, forcément) sont de loin les endroits les plus abondants pour la fossilisation, et les os d'oiseaux sont souvent creux, leur intérieur étant connecté aux sacs aériens du système respiratoire (ce qui contribue à l'efficacité de la respiration, et qui allège aussi les os pour aider au vol).
- 4) Mettez les animaux suivants en ordre croissant de probabilité d'être fossilisé : (A) une souris, (B) un ver marin, (C) une moule qui vit dans la vase.
- 5) Regardez une échelle de temps géologique. Les différentes périodes n'ont pas toutes la même durée. Par exemple, le trias a duré 35 millions d'années tandis que le crétacé a duré 79 millions d'années. Essayez de deviner sur quoi les géologues se sont basés pour définir la durée de chaque période. (Après un effort honnête, regardez la page 113 si vous avez besoin d'un indice.)
- 6) Au Musée de la science et technologie de Chicago se trouve Sue, le fossile le plus complet de *T. rex* jamais découvert. Je l'ai vu en personne en 2007. Dans le hall d'entrée se trouve le squelette complet. Comme d'habitude, il ne s'agit pas de l'original mais d'une copie (monter l'original serait beaucoup trop difficile : rappelez-vous que l'original, c'est de la roche pesante!). Mais au deuxième étage on peut voir le crâne minéralisé original. Il est tout croche, déformé vers le côté! Pourquoi?
- 7) Les scientifiques qui utilisent la datation radiométrique font leurs mesures sur de petits cristaux présents dans le centre de la roche plutôt que sur toute la roche elle-même. Pourquoi? (Indice : quelle critique donneriez-vous à quelqu'un qui a utilisé toute une roche pour faire sa datation, sachant que les roches sont parfois poreuses?)

- 8) Qu'est-ce qu'un « fossile vivant »?
- 9) « Lithé » = roche. Sur l'internet, trouvez ce qu'est un coprolithe. Et un phytolithe.
- 10) Vous achetez le fossile d'un petit dinosaure encore à moitié enterré dans sa roche. Pouvez-vous déterminer l'âge de ce fossile?
- 11) Comment a-t-on pu déterminer l'âge des fossiles retrouvés dans les puits de goudron, ou dans la glace? Indice : ils sont tous plus jeunes que 40,000 ans.
- 12) J'observe une strate rocheuse au Nouveau-Brunswick et je trouve son âge par datation radiométrique. Puis je vais en Angleterre et j'y observe une autre strate rocheuse et après un examen minutieux, mais sans utiliser de datation radiométrique, j'affirme que cette strate anglaise est du même âge que la strate néo-brunswickoise. Sur quoi me suis-je basé, d'après vous, pour faire une telle affirmation?
- 13) Voici une illustration de l'ichtyosaure *Ophthalmosaurus icenicus*, dont on connaît l'existence grâce à de beaux fossiles. Comment a-t-on pu savoir que ce reptile marin possédait une nageoire dorsale et un lobe caudal supérieur même si ces structures n'avaient pas d'os en elles?



- 14) On a découvert un fossile de sauterelle vieux de 165 millions d'années. Le fossile est si bien préservé qu'on peut y observer une zone râpée et de petites « dents » sur la surface des élytres. Que faisaient les sauterelles il y a 165 millions d'années qu'elles font encore de nos jours?
- 15) Pourquoi est-ce que les araignées se fossilisent moins bien que les insectes? Le bas de la page 27 fournit un début de réponse, mais comment compléter ce début de réponse?

BIOL 4393 : Évolution

Chapitre 4 : Vestiges évolutifs et marques du passé évolutif

Examinez une maison ancienne. Souvent vous trouverez des traces que cette maison n'a pas été créée telle quelle, qu'elle n'a pas toujours eu la même forme qu'aujourd'hui, mais plutôt que sa forme a évolué au fil du temps, qu'il y a eu des additions, ou des remplacements mais sur la même fondation, ou des couches de peintures additionnelles, ou de nouvelles fonctions assignées aux mêmes vieilles pièces. De la même façon, en examinant les espèces de près, on peut déceler des traces de leur passé évolutif. Ces traces ne sont explicables que par la théorie de l'évolution.

Vestiges évolutifs anatomiques :

Un vestige est une structure grandement réduite ou rudimentaire, en comparaison avec la même structure chez d'autres organismes, et qui ne remplit plus aucune fonction, ou à tout le moins remplit une fonction très mineure à comparer avec la fonction normale de cette pleine structure chez les autres organismes. La théorie de l'évolution explique les vestiges en disant qu'ils ont été hérités des ancêtres évolutifs, mais qu'ils sont devenus inutiles par rapport à leur fonction première, et qu'ils prennent du temps à disparaître, ou ils ont commencé à remplir une nouvelle fonction plutôt mineure.

Il y a des tonnes d'exemples. En voici quelques-uns seulement : (1) Les ailes de l'autruche et autres oiseaux qui ne volent plus sont vestigiales. Elles sont bâties comme des ailes normales mais sont trop petites pour permettre le vol. (2) Plusieurs espèces cavernicoles (ex. : le poisson *Astyanax mexicanus* et la salamandre *Proteus anguinus*) ont des yeux rudimentaires qui sont devenus non-fonctionnels mais qui ne sont pas encore complètement disparus. (3) Plusieurs pythons ont encore une ceinture pelvienne qui flotte dans leur cavité abdominale, sans fonction maintenant que les pattes sont disparues chez les serpents (chez les tétrapodes, la ceinture pelvienne sert à supporter les pattes postérieures). (4) Les baleines ont elles aussi une ceinture pelvienne réduite, attachée à la colonne vertébrale celle-là, mais sans rôle apparent. (5) Les tortues d'eau douce ont des muscles intercostaux vestigiaux; ces muscles servent à faire bouger les côtes des reptiles et de leurs descendants évolutifs (oiseaux, mammifères) lors de l'inspiration, mais les côtes sont maintenant soudées à la carapace chez la tortue et donc les muscles intercostaux ne servent plus à rien. (6) Les embryons de marsupiaux ont une dent de diamant vestigiale (cette excroissance sur le nez d'un reptile sert à briser la coquille de l'œuf lors de l'éclosion). (7) L'être humain a un coccyx (un vestige de queue, maintenant inutile), un appendice vermiforme (un vestige de caecum¹⁷), des dents de sagesse (une troisième molaire qui était sans doute utile pour nos ancêtres évolutifs herbivores, mais qui maintenant ne fait que nous causer du trouble),

¹⁷ Le caecum est un embranchement du tube digestif qui sert de chambre de fermentation pour les espèces herbivores. Chez nous, il ne remplit plus ce rôle puisque nous ne sommes plus exclusivement herbivores. Il remplit peut-être certains rôles mineurs encore mal démontrés (refuge pour certaines bactéries bénéfiques, présence de tissus immunitaires) mais il peut aussi être néfaste (l'appendicite est souvent mortelle lorsque non traitée par ablation chirurgicale). Au sujet du rôle de l'appendice, l'anatomiste Alfred Romer a écrit : « *Its major importance would appear to be financial support of the surgical profession* ».

des muscles pour faire bouger les oreilles (que seulement quelques personnes peuvent encore contrôler volontairement), et un réflexe de pilo-érection en réponse au froid (un hérissément des poils, maintenant inutile pour nous protéger du froid puisque nos poils sont devenus trop courts pour emprisonner une couche d'air isolante autour de notre corps; mais le redressement des poils crée des bosses sur la peau, d'où le nom « chair de poule »).

L'évolution fait la prédiction que toute structure vestigiale qui serait découverte dans le futur aurait un pendant fonctionnel seulement chez les présumés ancêtres évolutifs. Si on trouvait un poisson avec une ceinture pelvienne vestigiale, ou si on trouvait un mammifère avec des ailes vestigiales, la théorie de l'évolution serait réfutée.

Les anti-évolutionnistes prétendent que les structures vestigiales ne sont pas des rudiments en train de disparaître, mais qu'elles remplissent plutôt des rôles particuliers (bien que parfois inconnus). Cette idée est réfutée parce qu'il est souvent possible d'enlever la structure (exemple : les dents de sagesse et l'appendice chez l'humain) sans conséquence défavorable. Et l'idée n'explique pas pourquoi la structure qui remplit ce rôle particulier se doit de ressembler à une structure qui, elle, remplit un rôle important chez les cousins évolutifs de l'organisme. Ainsi, l'aile réduite d'une autruche peut servir de stabilisateur pendant la course, ou à faire paraître le corps plus gros face à un prédateur, mais pourquoi faut-il que ces rôles soient remplis par une structure qui ressemble à une aile?

Atavismes (= atavus):

L'atavisme est la rare ré-apparition, chez un sujet, de certains caractères ancestraux disparus depuis plusieurs générations.

Exemples : (1) Bébés humains qui viennent au monde avec une vraie queue (très rare, seulement une centaine de cas environ documentés dans la littérature médicale) qui est une continuation du coccyx, parfois avec vertèbres et parfois sans, de 2 à 12 cm de long, innervée et vascularisée, et capable de petits mouvements par contraction musculaire volontaire. (2) Une treizième côte chez quelques humains (la norme chez les autres primates). (3) Rares baleines avec de petits membres postérieurs incluant fémur, tibia et péroné. (4) Chevaux qui possèdent trois doigts bien développés par patte plutôt qu'un seul. (5) Perce-oreilles ailés.

L'explication évolutive des atavismes est que la structure, devenue inutile, a disparu parce que les gènes qui géraient le développement normal de cet organe ont cessé d'être activés. Mais ces gènes, bien que non activés, ne sont pas nécessairement disparus du génome. Ils ont continué à être transmis, avec le reste de l'ADN, d'une génération à l'autre. Si une mutation ramène la capacité de lire ces gènes, alors la structure peut réapparaître. Cette structure est habituellement imparfaite, car pendant le long temps où ces gènes n'étaient plus soumis à la sélection naturelle, des mutations néfastes se sont accumulées en eux.

Tout comme dans le cas des structures vestigiales, la théorie de l'évolution fait la prédiction que tout atavisme qui sera découvert dans le futur correspondra à une structure fonctionnelle chez l'ancêtre évolutif. La théorie serait réfutée si on voyait apparaître des fémurs-tibias-péronés chez un poisson.

Organes ou structures homologues :

Des structures homologues sont des structures qui au cours de l'évolution ont subi des modifications importantes, qui peuvent même remplir des fonctions spécialisées différentes, mais qui conservent quand même un même plan de construction fondamental, interprété comme le plan de l'ancêtre évolutif. Une autre définition est que les structures homologues sont des structures issues d'un même ancêtre évolutif mais qui ont divergé et subi des modifications au fil du temps évolutif.

Exemples : (1) Presque¹⁸ tous les cous de mammifères ont sept vertèbres, qu'ils soient aussi courts que celui d'une taupe ou aussi longs que celui de la girafe. (2) Les membres antérieurs des vertébrés, que ce soit la nageoire d'une baleine ou d'un manchot, la patte fouisseuse d'une taupe, l'aile d'un oiseau ou d'une chauve-souris, la patte d'une gazelle, ou le bras de l'humain, ont tous les mêmes os : un humérus connecté à un radius et un cubitus, qui eux sont connectés à de petits os carpiens suivis de métacarpiens suivis de phalanges. (3) Les orchidées, malgré leur grande variété de formes et de pollinisateurs, ont toutes les mêmes composantes architecturales. (4) Les arcs branchiaux des poissons ont des équivalents homologues chez les mammifères : ils sont devenus les osselets de l'oreille, tel que démontré par l'étude comparée de l'anatomie et de l'embryologie des espèces actuelles, et l'anatomie des fossiles.

Imperfections anatomiques :

Les imperfections anatomiques sont difficiles à expliquer par les créationnistes (pourquoi un créateur surpuissant s'amuserait-il à créer des œuvres mal faites?) mais elles sont acceptées par les évolutionnistes qui y voient un exemple de la sélection naturelle comme agent de changement inconscient, sans but final, et soumis à des contraintes naturelles. La sélection ne peut travailler que sur les variations existantes; elle fait avec ce qu'elle a. Il n'apparaît pas toujours de nouveaux allèles sur demande!

Dans les mots du biologiste français François Jacob (« Le jeu des possibles, 1981 ») :
 « L'évolution ne tire pas ses nouveautés du néant. Elle travaille sur ce qui existe déjà, soit qu'elle transforme un système ancien pour lui donner une fonction nouvelle, soit qu'elle combine plusieurs systèmes pour en échafauder un autre plus complexe. Le processus de sélection naturelle ne ressemble à aucun aspect du comportement humain. Mais si l'on veut jouer avec une comparaison, il faut dire que la sélection naturelle opère à la manière non d'un ingénieur, mais d'un bricoleur; un bricoleur qui ne sait pas encore ce qu'il va produire, mais récupère tout ce qui lui tombe sous la main, les objets les plus hétéroclites, bouts de ficelle, morceaux de bois, vieux cartons pouvant éventuellement lui fournir des matériaux; bref, un bricoleur qui profite de ce qu'il trouve autour de lui pour en tirer quelque objet utilisable. [...] L'évolution procède comme un bricoleur qui pendant des millions et des millions d'années, remanierait lentement son œuvre, la retouchant sans cesse, coupant ici, allongeant là, saisissant toutes les occasions d'ajuster, de transformer, de créer. »

¹⁸ Les lamantins en ont six; et les paresseux, tatous et fourmiliers en ont de cinq à neuf.

Bref, la sélection naturelle fait face à des contingences historiques. Elle hérite d'une situation bien précise (une anatomie de départ et des mutations particulières) et se doit de composer avec cela. L'anatomie de départ et le type de mutations qui apparaissent au hasard ne sont pas toujours idéaux pour en arriver à un produit final quelconque. Cela veut dire que certaines adaptations sont, elles aussi, imparfaites.

L'exemple classique est le « pouce » du panda. Il serait utile pour un panda d'avoir un doigt opposable, un « pouce », pour bien tenir les tiges de bambou qu'il consomme. Mais la situation de base pour le panda (qui est issu de la lignée des ours, qui sont des marcheurs pour qui il est préférable que tous les doigts soient orientés de la même façon) est d'avoir cinq doigts dont aucun n'est opposable. Les mutations nécessaires pour rendre un de ces doigts opposable ne sont malheureusement (pour le panda) jamais survenues (cela aurait été la solution idéale, l'adaptation « parfaite »). Mais il s'adonne qu'il y a eu des mutations qui, elles, ont allongé un des os du poignet, créant une bosse dans la paume du panda qui pouvait agir comme un imparfait substitut de pouce. Ce phénotype a été favorisé par la sélection naturelle. Il s'agit d'une solution imparfaite mais c'est, jusqu'à maintenant, le mieux qui a pu survenir avec la situation de départ et le hasard des mutations.

Un autre exemple est le rameau récurrent du nerf vague, cette branche du nerf vague qui innerve le larynx (producteur de sons) chez les mammifères. Plutôt que d'aller directement du cerveau aux cordes vocales, il sort du cerveau et fait un détour par la région du cœur avant de revenir au larynx (chez la girafe, il s'agit là d'un détour de 5 mètres). Pourquoi un chemin aussi imparfait?

En examinant les embryons de nombreux poissons, reptiles, et mammifères, il est possible de voir ce qui est arrivé lors de l'évolution de ce rameau nerveux. À l'origine, chez les poissons, il s'agissait du quatrième rameau du nerf vague, innervant une des branchies et passant derrière un des arcs branchiaux (le 6^e arc, plus précisément). La région branchiale s'est peu à peu transformée en larynx lors de l'évolution des tétrapodes, tandis que le 6^e arc branchial est devenu le *ductus arteriosus*, un court-circuit embryonnaire entre l'aorte et l'artère pulmonaire qui éventuellement se ferme et se transforme en ligament entre ces deux grosses artères. À mesure que ce 6^e arc branchial a changé de place et s'est déplacé vers la région du cœur, le nerf qui passait derrière n'a pas eu d'autre « choix » que de suivre, même si cela l'oblige maintenant à faire un long détour avant de revenir à la zone « branchiale » qui, elle, n'a pas tellement changé de place, étant devenu le larynx.

Un autre exemple qui nous concerne : les maux de dos dont souffrent plusieurs humains sont en partie dus à un arrangement imparfait de nos muscles et de notre squelette pour la marche verticale, car la sélection n'a pu que modifier les muscles et les os adaptés à la locomotion à quatre pattes que nos ancêtres évolutifs, quadrupèdes, possédaient déjà.

Les anti-évolutionnistes interprètent les imperfections anatomiques en disant que les voies de Dieu sont impénétrables, que le Créateur devait avoir ses raisons. Cela est typiquement une interprétation non-scientifique, non-vérifiable. La théorie de l'évolution est la seule façon d'expliquer les imperfections anatomiques en utilisant la raison et l'observation.

Les pseudogènes:

Les pseudogènes sont des gènes inactivés qui traînent encore dans le génome de l'organisme (on a touché à cette notion plus haut, en parlant des atavismes). Depuis les années 1980s il est possible de séquencer le génome entier d'une espèce et d'identifier les gènes actifs aussi bien que les pseudogènes. Il s'avère que les génomes ont beaucoup de pseudogènes. L'espèce humaine, par exemple, en a plus de 2,000 (à comparer avec nos 30,000 gènes actifs).

La théorie de l'évolution fait la prédiction que les pseudogènes, étant des vestiges génétiques qui correspondent à des gènes autrefois fonctionnels chez l'ancêtre évolutif, devraient aussi être retrouvés chez les proches cousins évolutifs (où ils peuvent être encore fonctionnels ou non). Et c'est effectivement ce qu'on observe. Et aussi, plus les espèces sont apparentées, plus leurs pseudogènes se ressemblent, ce que seule l'évolution peut expliquer (les espèces plus apparentées ont divergé l'une de l'autre il y a moins longtemps, et donc il s'est écoulé moins de temps pendant lequel des mutations ont pu s'accumuler dans le gène inactif; moins de mutations = plus de similarité entre les gènes). Un exemple classique est le pseudogène *GLO* qui code pour une enzyme nécessaire à la formation de la vitamine C par le corps lui-même. Ce gène est inactif chez nous et chez nos cousins primates mangeurs de fruits (ces fruits sont riches en vitamine C, et donc le corps n'a plus besoin de former la vitamine C lui-même), mais il est actif chez presque tous les autres mammifères. Notre pseudogène *GLO* ressemble plus à celui du chimpanzé, notre plus proche cousin évolutif, qu'à celui de l'orang-outan par exemple.

Traces du passé dans les embryons :

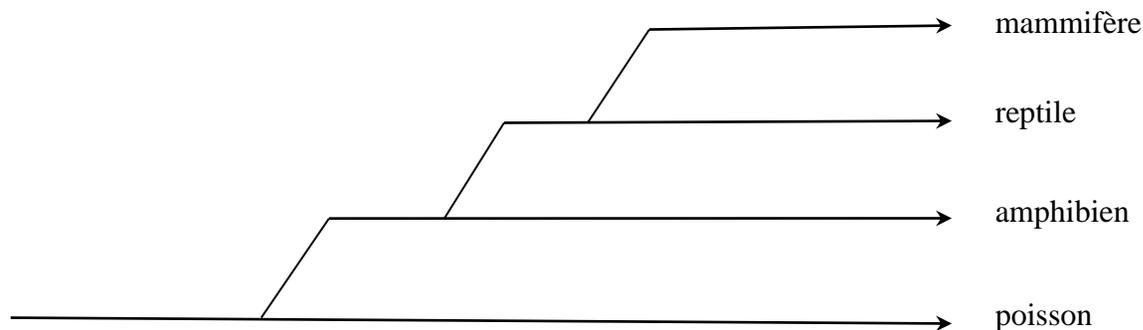
Au cours de leur développement, les embryons de vertébrés modernes (mammifères, oiseaux) passent par des stades qui ressemblent aux embryons de vertébrés plus anciens (poissons, amphibiens, reptiles, dans cet ordre chronologique). On ne voit jamais le contraire : l'embryon de poisson ne passe jamais par une série de stades d'embryons de mammifère suivis de reptile suivis d'amphibien. La succession se fait toujours dans le sens des espèces plus anciennes vers les espèces plus modernes, récentes.

(La succession est tellement frappante qu'elle a mené l'évolutionniste du 19^e siècle Ernst Haeckel à élaborer la « théorie de la recapitulation ancestrale », qui voulait que le développement embryonnaire d'une espèce passe par une série de formes qui recapitulent les formes adultes des ancêtres évolutifs (« l'ontogénèse recapitule la phylogénèse », a dit Haeckel). Cette formulation était en fait trop simpliste. Il est plus précis de dire que souvent – mais pas toujours – le développement embryonnaire d'une espèce passe par les mêmes stades embryonnaires (plutôt qu'adultes) de ses ancêtres évolutifs, reflétant le fait que souvent les mutations qui mènent à une anatomie plus adaptée surviennent plus tard dans l'embryogénèse.)

Cette succession mène à des développements bizarres chez l'embryon de vertébré supérieur. Par exemple, le système circulatoire de l'embryon de mammifère commence par ressembler à celui d'un poisson embryonnaire, puis il semble « changer d'idée » et vire en

système circulatoire d'amphibien, puis il commence à ressembler à celui d'un reptile, avant de faire une dernière contorsion et devenir un système circulatoire typique de mammifère. Les reins commencent par ressembler à ceux d'un poisson, puis à ceux d'un reptile, avant de devenir typiquement ceux d'un mammifère. Pourquoi de tels détours?

Le concept de l'évolution a la réponse. Les descendants d'une espèce ne sont pas créés à partir de rien; ils héritent plutôt du plan développemental de leurs ancêtres et se doivent de composer avec lui. Ils ne peuvent que rajouter du nouveau sur du vieux. Et si on rajoute du nouveau trop tôt dans le développement, les conséquences en bout de ligne sont souvent trop grandes pour permettre un développement harmonieux. Les changements qui ont le plus de chances d'être viables sont les changements qui surviennent au milieu ou vers la fin du développement. Donc, l'évolution finit par être (dans la plupart des cas) de petits changements embryonnaires qui sont rajoutés après de petits changements qui avaient eux-mêmes été rajoutés après de petits changements, etc. Le résultat final est que le développement d'une espèce plus récente passe par les étapes embryonnaires des espèces qui sont venues avant elle lors de l'évolution.



Développement embryonnaire dans le temps

Questions à réflexion:

- 1) Pourquoi est-ce que tous les vertébrés terrestres ont quatre membres? (Seules exceptions: ceux qui les ont perdus, comme les serpents, amphisbènes, et cécilies.)
- 2) Les lézards du genre *Sceloporus* ont de grandes taches bleues sur l'abdomen, lequel est mis en évidence lors de combats entre mâles. Mais l'espèce *Sceloporus virgatus* est spéciale car elle ne possède pas de telles taches. Cependant, si on prend des mâles de *S. virgatus* et qu'on leur peint des taches bleues sur le ventre, et à d'autres mâles témoins (contrôles) on met seulement une peinture transparente sur le ventre, on voit que les mâles peints en bleu gagnent plus de batailles que les mâles témoins. Comment expliquez cela, étant donné que ces mâles en nature n'ont pas de bleu?
- 3) D'après les fossiles, les ancêtres des dinosaures avaient une clavicule, mais les dinosaures n'en avaient pas. Les oiseaux modernes, eux, ont une clavicule. Donc les oiseaux ne peuvent pas avoir évolué à partir des dinosaures, n'est-ce pas?

BIOL 4393 : Évolution

Chapitre 5 : Adaptation

Adaptation : Toute caractéristique qui aide l'organisme, vivant dans une écologie bien précise, à laisser plus de descendants viables dans les futures générations. Une autre façon de voir la chose est de dire qu'une adaptation est une caractéristique qui subit présentement une pression de sélection favorable dans une population.

En tant que processus, l'adaptation se définit comme une augmentation de la fréquence d'allèles qui codent pour un trait qui permet de laisser plus de descendants dans l'environnement actuel.

Attention : techniquement le mot « adaptation » ne devrait pas être confondu avec « acclimatation » – l'ajustement physiologique à un nouveau milieu – ni avec « habitude » – l'arrêt de perception d'un stimulus répétitif. Ces mots décrivent une « évolution » qui s'opère au niveau de l'individu seulement, alors que le mot adaptation s'applique plutôt à une espèce et indique un résultat de la sélection naturelle.

« Aptitude » est un bon synonyme pour adaptation, parfois rencontré dans les textes écrits en France. Mais « aptitude » est parfois utilisé comme traduction de « *fitness* » aussi.

Plusieurs aspects de la vie d'un organisme peuvent contribuer à laisser plus de descendants dans les générations futures, et les adaptations peuvent être présentes à chacun de ces niveaux. Ainsi, une bonne adaptation peut aider l'organisme à :

- Détecter un prédateur.
- Décourager l'attaque par un prédateur.
- Échapper à un prédateur.
- Trouver une source d'énergie (lumière ou nourriture).
- Exploiter une source d'énergie de façon économique.
- Choisir la meilleure source d'énergie.
- Survivre à divers stress climatiques.
- Trouver un partenaire sexuel.
- Choisir le meilleur partenaire sexuel.
- Combattre les rivaux.
- Bien collaborer avec les membres du groupe.
- Ne pas dépenser de l'énergie à produire une structure inutile.
- Utiliser des outils.
- ... ou autres.

Dans la mesure où des traits contribuent à divers degrés au succès reproducteur d'un individu, on peut dire que les traits ont différentes « valeurs adaptatives » (= valeurs sélectives, = aptitudes).

Adaptation imparfaite :

Il ne faut pas s'attendre à ce que la sélection naturelle réussisse à maximiser la valeur adaptative de chaque caractéristique d'un organisme, et ce pour diverses raisons.

- 1) Il est probable que la maximisation d'une caractéristique nuise au bon fonctionnement d'une autre caractéristique. Les adaptations observées seront alors optimales plutôt que maximales : elles seront le résultat de compromis. Par exemple, une armure extrêmement épaisse maximiserait la protection contre les prédateurs, mais nuirait aux déplacements nécessaires pour trouver la nourriture. Une armure mince serait un meilleur compromis : elle offrirait une certaine protection tout en laissant l'animal assez mobile. Et dépendamment de l'écologie et de l'histoire évolutive des espèces, la nature du compromis pourra varier : par exemple, les tortues ont mis l'emphase sur l'armure au dépend de la mobilité, alors que les lézards ont fait le contraire.
- 2) Rappelez-vous que la sélection naturelle est contrainte par le passé. Elle est un bricoleur; elle ne fait jamais du neuf avec du neuf, elle doit faire du neuf avec du vieux. Dans les mots de Stephen J. Gould, l'évolution est la transformation du possible. Pour reprendre un exemple déjà vu, le pouce du panda n'est pas une adaptation parfaite pour tenir une tige de bambou. Sa forme est contrainte par le passé évolutif du panda. Cette limitation peut empêcher la perfection.
- 3) La sélection naturelle est aussi contrainte par le hasard. (1) C'est le hasard qui cause les mutations génétiques nécessaires à la diversité sur laquelle la sélection peut opérer, et il n'y a jamais de garantie que la mutation « par excellence » pour les besoins de l'organisme sera celle qui arrivera. La mutation qui arrivera ne sera peut-être pas la meilleure, mais elle pourrait bien être la seule disponible pour la sélection naturelle. (2) Le hasard intervient aussi lorsque des individus avec les bonnes mutations meurent par accident bêta avant que le nouveau génotype ait eu le temps de s'établir dans la population par sélection naturelle, ou bien encore en éliminant certaines espèces lors d'extinctions de masse (souvent dues à des événements aléatoires comme les météores). Si le hasard s'adonne à avoir un effet négatif, ou simplement non coopératif, l'adaptation « parfaite » n'apparaîtra pas.
- 4) Dans le cas des adaptations reliées aux interactions avec d'autres espèces, par exemple vis-à-vis des prédateurs, il ne faut pas oublier que toute adaptation anti-prédatrice de la proie va créer une pression de sélection sur le prédateur pour surmonter cette défense (on a alors un exemple de co-évolution : l'évolution de deux espèces en boucles de rétroaction l'une par rapport à l'autre). Dépendamment de qui présentement semble être perdant dans cette « course aux armements », certaines adaptations pourront paraître imparfaites.

Traits non adaptés (neutres) :

Certains caractères pourraient n'avoir aucune valeur adaptative.

La première tendance d'un évolutionniste est de penser que toute caractéristique d'un organisme est adaptative, le résultat d'une pression de sélection. Les évolutionnistes ne peuvent s'empêcher d'imaginer des fonctions possibles pour chaque trait. Cela est une bonne chose en autant que ces fonctions hypothétiques soient testables empiriquement.

Mais les bons évolutionnistes devraient aussi demeurer conscients que certaines structures pourraient ne pas avoir de valeur adaptative :

- Les structures pourraient n'être que des vestiges évolutifs, des vestiges d'adaptation passée, des choses qui avaient une fonction dans le passé évolutif mais qui n'en ont plus maintenant, et qui prennent du temps à disparaître. (Précédent chapitre.)
- Les structures pourraient être des traits adaptés pour un sexe mais non-adaptés pour l'autre, comme par exemple les mamelons des mammifères mâles, peut-être même le long cou des girafes femelles (voir « Tests de l'adaptation » ci-dessous). Le trait ne fait que « traîner » dans un des sexes par contrainte embryologique.¹⁹
- Les structures pourraient être le résultat de gènes pléiotropiques, des gènes qui peuvent avoir plusieurs effets simultanés. Le gène aurait été sélectionné principalement pour un de ses effets, mais si un autre de ses effets a des conséquences faibles ou neutres, alors ces conséquences apparaîtront aussi.

Depuis 40 ans, les chercheurs russes Dmitri Belyaev et Lyudmila Trut ont fait une expérience de sélection artificielle avec des renards. À chaque génération ils ont sélectionné les renards qui étaient les plus dociles, qui avaient le moins peur d'eux. Au bout d'une trentaine de générations, près de 80% de leur population de renards étaient non seulement très dociles, mais avaient aussi des traits qu'on retrouve souvent chez le chien domestique mais pas chez le renard sauvage, comme des oreilles pendantes, des queues pointant vers le haut, et des fourrures noires et blanches. Ces traits n'avaient pas été directement sélectionnés par les chercheurs et donc n'étaient pas une adaptation en soi. Ils n'étaient que la conséquence pléiotropique de gènes (qui commencent tout juste à être identifiés) rendant un animal docile.

¹⁹ Vers la fin des années 1980s, il y a eu un débat intéressant entre Stephen Jay Gould et John Alcock à savoir si l'orgasme (la contraction rythmique de muscles dans la région génitale) était une adaptation pour la femme. Alcock pensait qu'une caractéristique aussi évidente se devait d'être une adaptation et qu'il fallait essayer de trouver en quoi elle l'était. Gould, au contraire, soulignait qu'une grande partie de la population féminine ne connaît pas l'orgasme pendant la copulation (bien qu'elle puisse le vivre dans d'autres situations, comme la masturbation), ce qui engendre des doutes sur son rôle adaptatif. Gould argumentait plutôt que l'orgasme féminin est comme les mamelons masculins, une contrainte embryologique. L'orgasme est très adaptatif pour l'homme (il correspond à l'éjaculation) mais pas pour la femme; il ne persisterait chez elle que par contrainte embryologique. La dernière analyse de la situation (qui conclut en faveur de Gould) se trouve dans le livre suivant: Lloyd, E.A., 2005, The case of the female orgasm: bias in the science of evolution, Harvard University Press, Cambridge (MA).

- Les structures pourraient être des conséquences secondaires, inévitables mais sans valeur, de modifications développementales qui elles ont une valeur adaptative, un point de vue défendu par Stephen Jay Gould et Richard Lewontin dans un article de 1979 intitulé : *The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm : a critique of the adaptationist programme* (Proc. Roy. Soc. Lond. B 205 : 581-598). « *San Marco* » est la Basilique Saint-Marc à Venise. « *Spandrel* » veut dire écoinçon, une structure qui connecte le dôme avec le haut des arches des murs. Très bien décoré, l'écoinçon semble avoir été créé dans le but spécifique de fournir une toile de fond pour la décoration, mais en fait elle n'est qu'une conséquence accidentelle de la meilleure façon d'agencer un dôme avec un mur à arches.

Plusieurs espèces de taupes ont un pelage avec des reflets iridescents. Habituellement les couleurs remarquables sont un signal de communication, comme par exemple pour attirer les membres du sexe opposé. Mais les taupes, vivant toujours sous terre, sont aveugles, et donc la couleur iridescente de leur pelage ne peut pas être une adaptation de communication. Dans un article de 2012 (*Biology Letters* 8 : 393-396), une équipe de chercheurs a montré que l'iridescence est plutôt une conséquence non-adaptative d'une autre adaptation : la disposition particulière de couches de kératine dans les poils pour rendre ceux-ci plus résistants à la friction et à la saleté chez ces organismes qui se déplacent sans cesse sous terre.

Traits mal-adaptés :

Certains traits pourraient même être mal-adaptés, nuire à l'organisme. Invariablement, il s'agit de vestiges évolutifs, de « fantômes » d'adaptations passées : des traits qui étaient adaptés mais qui maintenant sont nuisibles parce que les conditions ont changé et la sélection naturelle n'a pas encore eu le temps de les éliminer de la population.

Exemple: Les plantes qui produisent des graines avec une paroi très épaisse sont habituellement dispersées par de grands mammifères qui mangent ces graines (la dispersion est une bonne chose pour la plante, et se retrouver éventuellement dans de la merde riche en fertilisants est aussi une bonne chose). La paroi épaisse protège la graine lors du long passage dans le système digestif du gros mammifère. Mais paradoxe : il y a des plantes qui produisent des graines à paroi épaisse en Amérique Centrale, et pourtant il n'y a pas de grands mammifères à cet endroit. Cependant, il y avait des grands mammifères là il y a 10,000 ans. Ils sont maintenant disparus (probablement éliminés par les premiers humains qui sont arrivés en Amérique Centrale à cette époque) et il semble que 10,000 ans n'ait pas été suffisant pour que les plantes évoluent des parois plus minces. Sans l'avantage d'une meilleure dispersion, les graines à paroi épaisse sont maintenant mal-adaptées (besoin de plus de matériel pour construire la paroi, et il y a plus de chance que l'embryon ne parvienne pas à briser la paroi quand il pousse). Peut-être est-ce là la raison pour laquelle plusieurs de ces espèces de plantes sont en déclin. Les parois épaisses de ces espèces sont le fantôme de pressions de sélection maintenant disparues.

Autre exemple: L'amour du sel chez les êtres humains. Le sel étant essentiel à la physiologie mais normalement difficile à obtenir, le fait d'aimer manger du sel était probablement une adaptation chez nos ancêtres évolutifs. Mais cet amour du sel est maintenant mal-adapté, car le sel est trop facile à obtenir dans notre société moderne, et manger trop de sel mène à des problèmes d'hypertension artérielle. Une hypothèse similaire (« *thrifty phenotype hypothesis* ») existe pour expliquer l'obésité chez certaines populations : elle serait le résultat d'un amour de la nourriture et d'une bonne capacité à entreposer des réserves sous forme de graisses, ce qui était auparavant une adaptation dans le cas de populations soumises à des famines périodiques. Cependant c'est devenu mal-adapté dans nos sociétés modernes, où la nourriture est toujours très facile à obtenir.

Exaptation :

On parle d'exaptation dans le cas d'un caractère qui a évolué pour une certaine raison (suite à une certaine pression de sélection, ou par conséquence de certains processus embryologiques) et qui devient éligible pour une nouvelle force sélective.

Un scénario hypothétique pour l'évolution des plumes d'oiseaux fournit un exemple. Il est concevable que les plumes aient d'abord évolué pour donner de l'isolation thermique à une espèce de dinosaure devenue endotherme (un autre scénario est que les plumes sur les membres antérieurs formaient des filets qui aidaient à capturer les insectes). Une fois apparues sur les membres antérieurs pour l'une ou l'autre de ces raisons, toute plume qui par mutation deviendrait plus longue s'adonnerait à favoriser le vol plané. Encore plus longue, elle favoriserait le vol actif. On dira alors que les plumes originales étaient une adaptation pour l'isolation thermique, et aussi une exaptation pour le vol plané. Et les plumes adaptées pour le vol plané pourraient être conçues comme une exaptation pour le vol actif.

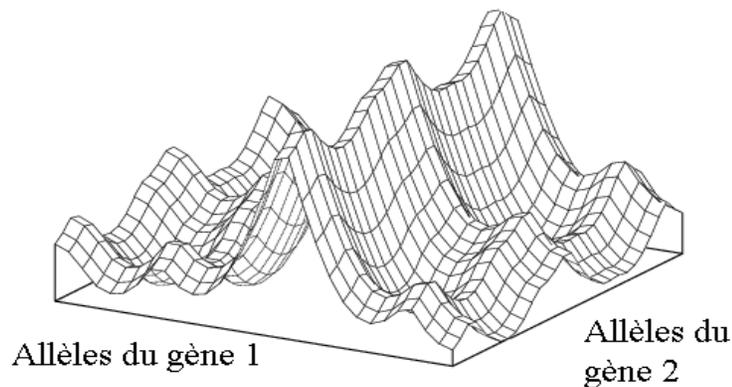
L'exaptation est un concept très convaincant pour tenter d'expliquer l'évolution de structures ou comportements sophistiqués. À l'anti-évolutionniste qui dit « Les évolutionnistes disent que les structures évoluent graduellement, mais à quoi peut bien servir une moitié de plume, sachant qu'une moitié de plume ne soutient pas le vol? », on peut répondre qu'une moitié de plume effectivement ne soutient pas le vol, mais qu'elle a d'autres utilités qui expliqueraient sa sélection originale.

À noter que l'évolution d'une structure peut impliquer de très nombreuses exaptations (bien plus que les quelques-unes dans l'exemple des plumes). Chaque exaptation représente autant de « virages évolutifs ». La possibilité d'un très grand nombre de virages dans l'évolution d'une structure ou d'une espèce rappelle l'importance du hasard dans l'évolution et nous éclaire sur la très grande diversité actuelle des organismes.

Certaines publications utilisent le mot préadaptation comme synonyme d'exaptation. Mais « préadaptation » n'est pas un mot idéal car il suggère la préméditation, la prévisualisation d'un but à atteindre, alors que l'on sait que la sélection naturelle est inconsciente. « Exaptation » est préférable, mais ça arrive que dans les partys, les scientifiques ivres disent préadaptation.

Paysage adaptatif :

Un paysage adaptatif est une représentation visuelle des valeurs adaptatives de divers phénotypes. Cela ressemble à un paysage comprenant des collines de différentes hauteurs. Chaque coordonnée du paysage représente un génotype, une combinaison des différents allèles de gènes (en deux dimensions c'est un génotype de deux gènes seulement, mais on pourrait imaginer un plus grand nombre de dimensions) et la hauteur représente la valeur adaptative du génotype.



Notez que chaque environnement a son propre paysage adaptatif. Si un environnement (biotique aussi bien qu'abiotique) change, il est fort probable que le paysage adaptatif va changer aussi, même si on parle des mêmes allèles qu'auparavant.

Il est rare de pouvoir établir quantitativement un paysage adaptatif réel. Il s'agit plus souvent d'un exercice intellectuel qui nous permet de réaliser certaines choses sur l'évolution.

Par exemple, une leçon à tirer de la visualisation d'un paysage adaptatif est que la sélection ne peut que faire monter les phénotypes le long des monts, elle ne peut pas les faire descendre dans les vallées dans le but de les amener à des monts avoisinants qui sont plus hauts. La sélection naturelle ne peut pas favoriser un phénotype qui est inférieur, même temporairement. Pour sauter d'un mont à l'autre, ça prend des mutations importantes (d'un allèle à un autre assez différent), ou une dérive génétique (à revoir plus tard).

Le concept du paysage adaptatif peut aussi nous aider à reconnaître la possibilité que deux solutions (deux adaptations) à un même problème peuvent évoluer (il y aurait deux monts de la même hauteur). Analogie: conduire du côté droit ou conduire du côté gauche de la route sont deux solutions équivalentes au problème de la sécurité routière, en autant que tous connaissent la convention. Exemple évolutif: cornes et bois sont possiblement deux moyens équivalents de se battre contre d'autres mâles. Autre exemple: différences entre populations de girafes dans la forme particulières des taches sur leur corps; les différentes taches ont probablement le même effet de camouflage.

Tests de l'adaptation:

Démontrer qu'un trait est adapté, ou démontrer comment il est adapté, est une des grandes activités scientifiques de la biologie évolutive. Le but ultime est d'identifier pourquoi la sélection naturelle maintient tel ou tel trait dans la population actuelle, identifier quels sont les avantages actuels de tel ou tel trait. En ce sens, la biologie évolutive n'étudie pas seulement le passé, elle étudie aussi le présent. Et si on accepte que l'environnement actuel soit similaire à l'environnement du passé, on en arrive en même temps à identifier pourquoi la sélection naturelle a fait évoluer le trait pour qu'il devienne ce qu'il est aujourd'hui.

Idéalement, la variable dépendante à mesurer devrait être le succès reproducteur. On devrait pouvoir mesurer que les individus qui possèdent le trait, ou qui le possèdent à un plus haut degré, ont un meilleur succès reproducteur. Pour évaluer le succès reproducteur, plusieurs paramètres sont mesurables : par exemple, du meilleur paramètre (mais plus difficile à mesurer) en allant vers le moins bon (mais plus facile à mesurer), on a le nombre de jeunes qui survivent jusqu'à l'âge adulte dans la génération suivante, le nombre de jeunes sevrés, le nombre d'œufs fécondés, le nombre d'œufs/spermatozoïdes produits.

Mais il est plus pratique (et donc plus commun) de mesurer des variables plus proximales et de prendre pour acquis qu'elles sont ultimement corrélées avec le succès reproducteur. Par exemple : la quantité et/ou qualité de nourriture obtenue, le taux d'évitement des prédateurs, la qualité du partenaire sexuel obtenu, la dépense d'énergie pour accomplir une tâche.

Certaines hypothèses semblent évidentes, mais il vaut la peine de les tester quand même, surtout contre des hypothèses alternatives; parfois on a des surprises. Et pour développer de bonnes hypothèses alternatives, il vaut mieux bien connaître l'espèce (c'est un des avantages qu'ont les biologistes qui se spécialisent sur une espèce en particulier plutôt que sur un concept en particulier).

Exemple: À quoi sert le long cou des girafes? L'explication traditionnelle est que le cou donne accès à des feuilles plus hautes dans les arbres, mais des observations dans les années 1980s ont indiqué que les girafes se nourrissent surtout à la hauteur de leurs épaules. Des études supplémentaires ont indiqué que les mâles avec les plus longs cous gagnent les combats contre d'autres mâles (les cous sont utilisés dans les combats) et sont plus acceptés par les femelles. Cela supporte l'hypothèse que les longs cous ont évolué pour des raisons de sélection intra- et intersexuelle (voir prochain chapitre) plutôt que (ou, plus probablement, en plus de) pour la prise de nourriture.

Méthodes pour tester les prédictions faites par les hypothèses sur l'adaptation:

1) Les observations supplémentaires.

On peut tester des hypothèses par l'observation de faits additionnels. Exemple: on peut faire l'hypothèse que les territoires d'oiseaux servent à (1) sécuriser l'accès à une source de nourriture; ou (2) attirer un partenaire sexuel; ou (3) défendre les ressources (nourriture, nid) nécessaires à la survie des jeunes. Observer que le territoire est défendu en dehors de la saison de reproduction supporterait la première hypothèse (mais les deux autres ne seraient pas nécessairement éliminées car les trois hypothèses ne sont pas mutuellement exclusives).

2) Comparaison entre individus de la même espèce qui varient naturellement (expérience « naturelle » mais non-contrôlée).

Exemple : Les coassements graves des grenouilles mâles sont-ils une adaptation? On peut observer que les grenouilles à la voix grave s'accouplent avec plus de femelles que les grenouilles à voix plus aiguë, ce qui supporte l'hypothèse. Mais attention aux variables confondantes, aux autres hypothèses qui pourraient aussi expliquer ces faits (souvent, la variation naturelle n'inclut pas les témoins – les « contrôles » – qu'on veut). Ainsi, peut-être que c'est le territoire qui compte aux yeux des femelles, et que les plus gros mâles défendent mieux les meilleurs territoires, et ça s'adonne que les plus gros mâles ont des coassements graves parce que leurs cordes vocales sont plus grosses. Donc, ce n'est pas le ton des coassements qui serait important comme tel, mais plutôt le territoire. Les coassements graves ne seraient pas nécessairement une adaptation, seulement une conséquence accidentelle d'avoir un gros corps.

3) Expériences bien faites avec groupes témoins: (l'idéal, quand on peut se le permettre)

Exemple: On peut placer des hauts parleurs au hasard dans un marécage (l'effet du territoire deviendrait alors aléatoire) et faire jouer des coassements de différents tons, et mesurer le nombre de femelles qui approchent. Si on observe que plus de femelles approchent les haut-parleurs qui jouent les coassements graves, on supporte alors l'hypothèse que le ton grave est une adaptation des mâles pour attirer les femelles.

Autre exemple: Une étude par Niko Tinbergen (co-prix Nobel 1973 pour ses contributions à la création de l'éthologie comme discipline scientifique). Les parents goélands enlèvent du nid les écailles d'œufs après l'éclosion. Est-ce une adaptation pour éviter la détection du nid par les prédateurs aériens comme les corneilles (l'intérieur des coquilles est blanc et très visible)? Des œufs de poule peints pour ressembler à des œufs de goélands ont été placés au hasard dans un champ, la moitié d'entre eux avec un œuf brisé à côté d'eux et la moitié sans. Tinbergen a observé plus de prédation sur les œufs qui étaient près de coquilles d'œufs brisés.

Autre exemple: En mesurant le contenu énergétique de moules de différentes grosseurs et le temps qu'un crabe prend pour les ouvrir, on peut calculer la grosseur de moule idéale qu'un crabe devrait choisir pour maximiser l'apport en énergie par unité de temps. Le choix de proies par les crabes semble bien adapté, car quand on leur donne le choix entre plusieurs moules, les crabes choisissent celles de grosseur idéale pour maximiser le taux d'apport en énergie par unité de temps.

Autre exemple: Les grands groupes d'animaux sont-ils une adaptation pour mieux détecter l'approche de prédateurs? Dans le cas de pigeons, cette hypothèse fut confirmée en relâchant des faucons à une même distance de groupes de pigeons de différentes grosseurs. Les groupes plus gros s'envolaient plus tôt.

4) Approche comparée: comparaison entre espèces (très bonne approche aussi!)

Exemple: Les couvées d'oiseaux plus petites sont-elles une adaptation face à la pression de prédation? (L'idée est qu'elles permettraient un développement plus rapide des jeunes oisillons car pour un même effort parental chaque jeune d'une couvée plus petite reçoit plus de nourriture et grandit donc plus vite, et serait donc moins longtemps vulnérable aux prédateurs.) Si on trouvait que les espèces qui nichent dans des cavités (un endroit difficile d'accès aux prédateurs, donc moins de pression de prédation) ont des plus grosses couvées que les espèces qui nichent dans des nids ouverts, on supporterait l'hypothèse.

Autre exemple: La grosseur des testicules (capacité de produire beaucoup de spermatozoïdes) par rapport au poids corporel est-elle une adaptation pour la compétition spermique (la course à l'ovule par le sperme de plus d'un mâle)? L'approche comparée indique qu'effectivement la grosseur des testicules (ajustée par rapport à la grosseur corporelle) est plus élevée chez les espèces avec promiscuité (ou du moins, chez les espèces plus sociales) que chez les espèces où il y a moins de chance qu'une même femelle soit fécondée par plus qu'un mâle. Plus de sperme produit et éjaculé donne plus de « coureurs » présents et donne plus de chance de féconder l'ovule avant les spermatozoïdes des autres mâles.

À noter cependant que la comparaison entre espèces doit tenir compte des liens de parenté entre ces espèces. C'est une question de statistique. Comme dans beaucoup d'autres cas en biologie, les comparaisons entre espèces font appel à des outils statistiques pour vérifier la validité des conclusions. Or, les tests statistiques exigent que chaque donnée soit indépendante des autres. Malheureusement, souvent les espèces ne sont pas indépendantes les unes des autres car elles partagent des liens de parenté évolutive, à divers degrés. Mais heureusement, il existe des méthodes qui tiennent compte de ce manque relatif d'indépendance entre certaines espèces et qui apportent les corrections analytiques nécessaires.

Plasticité du phénotype :

La sélection agit sur l'individu, sur le phénotype. Le phénotype est bien entendu déterminé par le génotype, mais il se peut que le génotype code pour un phénotype flexible, plastique, qui puisse se développer dans différentes directions dépendamment de l'environnement. On parle alors d'une interaction génotype-environnement. Avoir un phénotype flexible peut être en soi une adaptation. Un exemple classique de flexibilité phénotypique est la capacité d'apprendre.

Implication: Si deux populations qui vivent dans des environnements un peu différents présentent des traits différents (des longueurs de pattes différentes, par exemple), il est facile d'interpréter la différence de traits comme étant une adaptation, un résultat de la sélection naturelle. Mais il faut d'abord éliminer l'hypothèse alternative que la différence de traits n'est que le résultat d'une plasticité phénotypique. La plasticité impliquerait que les deux populations ont le même génotype, et alors on ne pourrait pas parler d'adaptation et d'évolution, car l'évolution exige qu'il y ait eu changement dans le génotype.

Morale sur les tests de l'adaptation:

- 1) Intéressez-vous à l'histoire naturelle d'une espèce. Connaissez bien cette espèce. Cela vous aidera à cerner des questions sur les adaptations de cette espèce, et à identifier des hypothèses pour répondre à ces questions.
- 2) Reconnaissez la possibilité que certains traits peuvent être mal-adaptés (fantômes d'anciennes pressions de sélection), ou non-adaptés (neutres), ou contraints par divers facteurs et donc optimaux plutôt que parfaits, ou adaptés seulement dans des conditions bien précises (ex.: plasticité du phénotype). Cependant, ne laissez pas cela vous décourager de tester des hypothèses raisonnables sur les adaptations possibles.
- 3) N'ayez pas peur de questionner les explications traditionnelles: Y a-t-il vraiment de bonnes preuves expérimentales en leur faveur? Y a-t-il d'autres explications possibles?
- 4) Les expériences avec groupes témoins et les comparaisons entre espèces (tenant compte des liens de parenté phylogénétique) sont les meilleures approches pour tester l'adaptation d'un trait. Les expériences naturelles et les observations supplémentaires sont moins bonnes parce que plus susceptibles aux explications alternatives et aux variables confondantes, mais elles ont leur valeur quand même.
- 5) Quand vous lisez les résultats d'expériences sur l'adaptation, demandez-vous si l'interprétation des résultats est la seule possible. Si vous faites des expériences vous-mêmes, essayez de mettre sur pied un protocole expérimental qui élimine le plus possible les variables confondantes et les explications alternatives raisonnables.
- 6) Certaines adaptations sont potentiellement applicables à plusieurs taxons. Si vous lisez la description d'une adaptation pour les mammifères (ex.: grosseur des testicules), demandez-vous si cela pourrait faire l'objet d'une étude similaire chez les oiseaux ou les poissons aussi.

Questions à réflexion :

- 1) Je veux tester l'idée que les bois d'un caribou (regardez une vieille pièce de 25 cents) ont évolué parce qu'ils sont adaptés à combattre les loups. Je fais la prédiction que les individus à plus petits bois seront plus souvent la proie des loups. Sur le terrain, je compare individus à grands bois avec individus à plus petits bois et je remarque une différence statistiquement significative : les individus à plus petits bois sont effectivement plus souvent la proie de loups. Mon hypothèse est supportée. Mais est-ce un support très convaincant? Quelle objection, intrinsèque au type de recherche que j'ai fait, pourriez-vous me faire? Quelle autre approche aurait été préférable?
- 2) Pouvez-vous expliquer les mal-adaptations ou non-adaptations suivantes : (a) une paire de goélands qui viennent de perdre leur jeune adopte et nourrit un jeune goéland qui n'est pas le leur et qui vagabonde dans la colonie; (b) les spermophiles de l'Arctique sont alarmés par l'introduction expérimentale de serpents, mais il n'y a pas de serpents dans l'Arctique; (c) les tortues marines mangent des sacs de plastique qui flottent dans l'eau et en meurent.
- 3) Plusieurs chercheurs ont fait des expériences de sélection artificielle pour illustrer que les espèces peuvent changer. Par exemple, il est possible de prendre des rats, de mesurer le temps depuis la naissance que ça prend pour qu'ils développent une carie (les rats aussi ont des caries aux dents), et de sélectionner seulement ceux qui sont les plus résistants aux caries pour produire la prochaine génération. De génération en génération, il est ainsi possible de quintupler le temps que ça prend pour qu'une carie apparaisse après la naissance. Devant de tels résultats, un anti-évolutionniste pourrait dire : « Vous les évolutionnistes dites que la sélection naturelle est une grande force de la nature, mais s'il est possible d'artificiellement quintupler la résistance des rats aux caries (surement une bonne adaptation), comment se fait-il que les rats ordinaires, ceux avec qui vous avez commencé l'expérience, n'avaient pas déjà évolué cette résistance? Vos résultats démontrent que la sélection naturelle n'a pas un très grand rôle en nature, sinon tous les rats en nature auraient déjà évolué la très grande résistance que vous avez obtenue en laboratoire ». Que répondre?
- 4) Les fous de Bassan (une espèce d'oiseau marin piscivore) vivent en colonie sur des îles de l'hémisphère nord et aussi de l'hémisphère sud. Chaque paire ne pond qu'un seul œuf. Si on ajoute expérimentalement un deuxième œuf à une paire de fous de Bassan de l'hémisphère nord, ils réussissent à élever ce jeune supplémentaire sans problème. Alors, pourquoi ne pondent-ils qu'un seul œuf normalement? Pourquoi ont-ils évolué la capacité de ne pondre qu'un seul œuf? Le fait que la même expérience ne donne pas les mêmes résultats dans l'hémisphère sud (les fous là ne parviennent pas à élever le deuxième jeune) peut vous mettre sur la voie de la réponse, surtout si vous gardez en tête la différence de répartition de la population humaine entre les hémisphères nord et sud.
- 5) Le goût que nous (les êtres humains) avons pour les épices est-il une adaptation? Si oui, alors une adaptation pour quoi, d'après vous, et comment le tester? (Après avoir réfléchi à ceci, vous pouvez aller voir : BioScience, Juin 1999, vol. 49, pp. 453-463.)

- 6) L'obésité, particulièrement dans certaines populations, pourrait être le résultat d'une adaptation à des famines périodiques dans le passé évolutif de ces populations (haut de la page 41). La capacité de facilement amasser des réserves lipidiques dans le corps lorsque la nourriture est très abondante permettrait de mieux survivre aux futures famines périodiques. Est-ce que cela est une excuse pour ne pas essayer de maigrir?
- 7) Certaines espèces de goélands nichent en colonies au sol, tandis que d'autres nichent sur des falaises. Plusieurs espèces de goélands harcassent (« *mobbing* ») tout animal qui s'approche de leur colonie, faisant des vols en piqué près de la tête ou du dos de cet animal visiteur. Utilisez l'approche comparative pour tester l'idée que le harcèlement est une adaptation pour décourager les prédateurs d'attaquer les œufs ou les jeunes goélands. Dans une étude supplémentaire testant la même idée, utilisez une approche observationnelle sur des colonies compactes (grande densité spatiale de nids) et des colonies diluées.
- 8) Quelle est la valeur adaptative du petit creux médian qu'on a entre notre lèvre supérieure et notre nez? (Indice : quelle est la valeur adaptative de votre nombril?)
- 9) En 2014, la physiologiste canadienne Emily Standen a fait une expérience (Nature, vol. 513, pp. 54-58) où elle a élevé des bichirs soit dans l'eau ou soit dans un milieu surtout terrestre (le bichir est un poisson africain, famille Polypteridae, qui vit dans l'eau mais qui est aussi capable de vivre jusqu'à un certain point en dehors de l'eau). Elle a observé que la musculature et l'anatomie squelettique des individus élevés en milieu surtout terrestre étaient différentes de celles des poissons aquatiques, et différentes d'une façon qui facilitait la locomotion sur terre plutôt que la nage dans l'eau. (1) Ceci est un exemple de plasticité phénotypique (la forme finale des muscles et os dépend du milieu où l'individu est élevé). Peut-on aussi dire que c'est un exemple d'évolution? (2) Si la plasticité permet à l'animal de vivre dans un milieu pour lequel des mutations qui imitent ou améliorent les effets de la plasticité sont favorisées par la sélection naturelle, peut-on au moins dire que la plasticité peut permettre une certaine évolution?
- 10) Les nids d'oiseaux au sol sont plus susceptibles aux prédateurs que les nids dans les arbres. Les sons de basse fréquence voyagent plus loin que les sons de haute fréquence. Faites une prédiction sur les caractéristiques des cris d'oisillons qui demandent de la nourriture à leur parent, et testez votre hypothèse avec la méthode comparative dans un premier temps, et aussi dans un deuxième temps avec la méthode expérimentale, avec des nids et des œufs artificiels et des haut-parleurs. (Puis voir : Animal Behaviour, 1999, vol. 57, pp. 893-901).
- 11) *Arabidopsis thaliana* est une plante qui s'étend du nord au sud de l'Europe. Elle produit des glucosinolates pour se protéger des insectes. Le gène qui code pour la production de glucosinolates présente deux allèles, chaque allèle menant à la production de glucosinolates légèrement différents. La fréquence de ces allèles change graduellement du nord au sud dans les populations de *A. thaliana*. En parallèle, il y a un changement graduel nord-sud dans la fréquence de deux sortes différentes de pucerons en Europe. Quelles expériences pourriez-vous faire pour supporter l'idée que les deux différentes sortes de glucosinolates sont un moyen de défense adapté aux deux différentes sortes de pucerons? Faites des expériences courtes, mais faites-en aussi une étalée sur 5 ans qui donnera un exemple d'évolution (puis voir : Science, 2012, vol. 338, pp. 116-119).

- 12) Les foulques d'Amérique (*American coots*) sont des oiseaux de la famille des Rallidés qui nichent dans des marais. Les adultes sont gris-noirs, mais les jeunes nouvellement éclos, de la naissance jusqu'à l'âge de trois semaines (l'âge de leur mue post-natale), sont très colorés : leur tête est rouge, leur bec est rouge, et les plumes de leur corps, bien que principalement noires, sont oranges à leur extrémité. C'est bizarre que les jeunes soient ainsi colorés seulement pendant les trois premières semaines de leur vie, ce qui correspond assez bien à la période de leur vie où ils sont nourris par leurs parents. Des chercheurs canadiens travaillant dans l'ouest ont émis l'idée suivante : étant donné que souvent les nids de cette espèce contiennent plus de jeunes que les parents peuvent en nourrir (ce qui est confirmé par le fait que le taux de mortalité des jeunes est d'environ 50%), peut-être que la couleur sert à indiquer aux parents la qualité génétique et l'état de santé de chaque jeune, permettant aux parents de nourrir de façon préférentielle les jeunes bien constitués et bien en santé plutôt que de gaspiller leurs efforts sur des jeunes qui risquent bien de mourir de toute façon. Ces chercheurs ont fait une étude sur ce sujet (*Nature*, 1994, vol. 371, pp. 240-243). Sans aller tout de suite consulter la référence que je viens de donner, répondez aux questions suivantes :
- a) Formellement, quelle est la question que ces chercheurs ont posée?
 - b) Formellement, quelle est l'hypothèse qu'ils ont suggérée?
 - c) Quelles prédictions ont-ils fait pour tester leur hypothèse, d'après vous?
 - d) Quelles expériences ont-ils fait pour vérifier si leurs prédictions se réalisent, d'après vous? Sachez qu'ils avaient accès à des marais où nichaient plus de 90 couples différents de foulques.
- 13) Une expérience a introduit des lézards anoles d'une même population dans différentes petites îles des Bahamas qui étaient jusque-là dépourvues de lézards. Dix ans plus tard, les populations des différentes îles exhibaient des différences au niveau de la longueur de leurs pattes, et ce d'une manière adaptative : les lézards vivant sur des îles où les branches d'arbustes étaient plus minces avaient de pattes plus courtes (les pattes plus courtes permettent de mieux agripper des branches minces) (*Nature*, 1997, vol. 387 : pp. 70-73). Quelle expérience feriez-vous pour démontrer que ces différences entre les îles sont le résultat d'une adaptation différentielle et non pas d'une plasticité phénotypique?
- 14) Les orignaux ont un repli de peau (appelé « fanon »; « *bell* » ou « *dewlap* » en anglais) qui pend sous leur cou. Il est particulièrement bien développé chez les mâles, moins chez les femelles. À quoi peut-il bien servir?
- 15) Définissez ce que sont les « écologistes évolutifs » (*evolutionary ecologists*).

BIOL 4393 : Évolution

Chapitre 6 : Évolution et sexe

Pourquoi la sélection naturelle a-t-elle favorisé la reproduction sexuée plutôt qu'asexuée?

La reproduction asexuée (parthénogénèse, propagation végétative, clonage) se trouve dans de nombreux groupes taxonomiques (oiseaux, reptiles, amphibiens, poissons, crustacés, mollusques, insectes, méduses, vers, plantes) mais seulement chez quelques espèces parmi ces groupes, et elle s'accompagne presque toujours²⁰ de la possibilité de se reproduire sexuellement aussi. Exemple classique : les pucerons, qui se reproduisent asexuellement et (donc) rapidement pendant l'été, mais qui le font sexuellement à la fin de l'été.

La reproduction sexuée est la norme, mais pourtant elle a des coûts. Elle a aussi des avantages, mais ces avantages semblent plutôt limités.

Coûts de la reproduction sexuée pour un individu :

- Destruction d'une combinaison de gènes qui a réussi à survivre.
- Transmission de seulement la moitié des gènes à la progéniture.
- Efforts nécessaires pour trouver et convaincre un partenaire sexuel.
- Production de mâles qui souvent ne réussissent pas à se reproduire car ils sont battus par d'autres mâles.

Avantages possibles de la reproduction sexuée pour un individu :

- **Si** les deux parents donnent des soins parentaux, il est peut-être possible d'élever deux fois plus de jeunes par individu, faisant contreponds au désavantage de transmettre seulement la moitié des gènes.
- La production d'une nouvelle combinaison de gènes peut être avantageuse dans un environnement changeant (ex. : les pucerons sont sexués à la fin de l'été pour produire la progéniture qui fera face à la prochaine saison, après la diapause hivernale, et la prochaine saison aura peut-être un climat différent). Mais ce ne sont pas tous les environnements qui sont changeants.
- Les allèles inférieurs d'un parent peuvent être absents de la progéniture si le partenaire sexuel fournit un meilleur allèle. Malheureusement, le même raisonnement s'applique à l'inverse aux bons allèles.

²⁰ Les rotifères bdelloïdes sont les seuls organismes reconnus pour ne jamais se reproduire sexuellement. Une étude (Science 320 : 1210-1213, 2008) a rapporté chez eux un haut niveau de transmission horizontale de gènes à partir de bactéries, champignons, et plantes, leur permettant ainsi de diversifier leur génome en absence de reproduction sexuée. Voir aussi : Wilson, C.G., et P.W. Sherman, 2010, Anciently asexual bdelloid rotifers escape lethal fungal parasites by drying up and blowing away, Science 327 : 574-576.

- Les mutations bénéfiques apparues ailleurs dans la population peuvent être obtenues (pour la progéniture) plus rapidement, en s'accouplant avec un partenaire qui a ces bons allèles. Malheureusement, le même raisonnement s'applique aussi aux mutations nuisibles. Il faut pouvoir reconnaître et éviter les porteurs d'allèles nuisibles, ou il faut que ces porteurs ne réussissent pas à atteindre l'âge de la reproduction.

Ces avantages semblent bien minimes par rapport aux indéniables désavantages. Il nous faut donc compléter avec à une autre idée. La meilleure explication de la prépondérance de la reproduction sexuée par rapport à la reproduction asexuée est en fait l'hypothèse (théorie) de la Reine rouge²¹ :

Cette hypothèse dit que si le génotype d'une espèce demeure stable de génération en génération, comme dans le cas de la reproduction asexuée, les agents pathogènes et parasites peuvent plus facilement s'adapter à exploiter cette espèce. L'avantage de la reproduction sexuée serait de constamment changer le génotype de génération en génération afin de présenter une cible génétique mouvante aux parasites et prédateurs. Ce changement peut se faire sous forme de va-et-vient autour d'une moyenne (plutôt qu'un changement linéaire) ce qui fait qu'en moyenne sur une longue durée de temps, le génotype ne change pas, donc l'espèce ne change pas.

Pour bien tester cette hypothèse, il faut comparer individus sexués et asexués à l'intérieur d'une même espèce et d'un même environnement, et cela est difficile à trouver. Il y a quand même quelques exemples qui soutiennent l'hypothèse : (1) populations de poissons poeciliidés (« *topminnows* ») vivant dans des petits bouts de ruisseau : les populations asexuées sont plus facilement parasitées que les populations sexuées dans le même environnement; (2) escargots *Potamopyrgus antipodarum* en Nouvelle-Zélande : cette espèce est surtout asexuée, mais dans les lacs, où la diversité des parasites et donc le risque d'être parasité sont élevés, le pourcentage d'escargots sexués est plus élevé que dans les rivières, là où le nombre de parasites est plus faible.

Pourquoi les sexes sont-ils différents?

Pratiquement toutes les plantes et animaux sont anisogames : un sexe produit un gros gamète peu mobile tandis que l'autre sexe produit un petit gamète très mobile. Un scénario possible pour l'évolution de l'anisogamie est le suivant : à l'origine, probablement chez un organisme unicellulaire, les deux sexes produisaient des gamètes de taille égale. Mais il y avait une pression de sélection qui favorisait de plus gros gamètes (peut-être que plus de

²¹ Ce drôle de nom fait référence à la reine rouge dans le roman « De l'autre côté du miroir » de Lewis Carroll, la séquelle de « Alice aux Pays des Merveilles ». La reine rouge était un personnage qui disait qu'il fallait toujours courir aussi vite que possible afin de seulement rester sur place.

réserves énergétiques donnaient une meilleure survie). Une fois qu'un des sexes a réussi à répondre à cette pression de sélection et a généré de plus gros gamètes, il y a eu automatiquement avantage pour les gamètes de l'autre sexe de s'accoupler avec ces plus gros gamètes (un avantage à les parasiter, essentiellement). Cela a mené à un plus grand investissement dans la mobilité au dépend de la grosseur afin de plus facilement trouver ces gros gamètes si précieux. Résultat : un sexe qui a bien répondu à la pression de sélection de produire des gros gamètes, et l'autre sexe qui a bien répondu à la nouvelle pression de sélection d'être mobile et de parasiter ces gros gamètes.

Le sexe qui investit beaucoup dans les gamètes porte le nom « femelle »; il produit moins de gamètes mais ils sont gros, représentant en tout et partout un gros investissement énergétique. L'autre sexe est appelé « mâle »; il produit beaucoup de petits gamètes mobiles représentant un investissement total souvent plus faible. Cet état de fait a plusieurs conséquences :

- Les mâles produisant tellement plus de gamètes que les femelles, un seul mâle peut facilement féconder tous les gamètes de plusieurs femelles. On peut donc s'attendre à ce que ceci arrive, et le corollaire, dans une population où la sex-ratio est 50:50, est que certains mâles auront beaucoup de succès tandis que d'autres ne réussiront pas à se reproduire, alors que pendant ce temps toutes les femelles réussiront à se reproduire aussi bien l'une que l'autre. Toute autre chose étant égale, les femelles ont beaucoup moins de variation dans leur succès d'accouplement et de reproduction que les mâles.
- La plus grande variation de succès d'accouplement chez les mâles implique qu'il soit particulièrement payant pour eux de faire des efforts pour trouver et s'accoupler avec les femelles (ils ont plus à perdre s'ils ne font pas d'efforts). Donc les mâles devraient être plus compétitifs entre eux. Cela mène à la **sélection intrasexuelle**.
- Les femelles ayant tant investi dans leurs gros gamètes, elles devraient choisir leur partenaire avec soin pour en obtenir un de qualité. Cela mène à la **sélection intersexuelle**.

À noter que le concept de sélection sexuelle a été proposé en premier par Darwin. On peut la concevoir comme une sous-catégorie de la sélection naturelle (l'autre sous-catégorie, concernant la survie, étant la « sélection utilitaire »), bien que certaines personnes la considèrent comme séparée. Les adaptations promues par la sélection sexuelle sont celles qui aident les individus à obtenir des partenaires sexuels nombreux et/ou de qualité.

Phénomènes reliés à la sélection intrasexuelle (la compétition, habituellement entre mâles):

1) Dimorphisme sexuel.

- a. Chez les espèces où le combat entre mâles est prononcé, on s'attend à retrouver une différence de taille entre mâles et femelles, les mâles étant plus gros (un avantage lors de combats). Dans plusieurs taxons, le dimorphisme de taille est effectivement plus prononcé dans les espèces où les mâles monopolisent plus de femelles (se devant donc de les défendre par combat contre les autres mâles).
- b. On peut aussi s'attendre à retrouver chez les mâles, mais pas (ou moins) chez les femelles, des structures ou comportement de combat. C'est souvent le cas (ex. : bois des chevreuils ou cornes des mouflons, « mâchoires » de certains coléoptères, canines surdéveloppées des babouins, rituels comportementaux avant l'agression, défense agressive des territoires).
- c. On peut s'attendre à retrouver chez les mâles, mais moins chez les femelles, une peau épaisse servant d'armure. Chez les kangourous et les antilopes par exemple, la peau des mâles est plus épaisse que celle des femelles sur les parties du corps les plus susceptibles de recevoir des coups lors de combats.

2) Stratégies d'accouplement alternatives.

- a. Si la plupart des mâles évoluent pour devenir gros et compétitifs, il peut devenir avantageux pour une partie de la population mâle de développer une stratégie alternative : devenir furtif et dissimulé, et « voler » des fécondations. Ceci est bien connu chez certaines espèces de grenouilles et de poissons, où les fécondations sont externes. Par exemple, chez certaines espèces de saumons et de crapets, un gros mâle défend un territoire ou un nid, y attire une femelle, laquelle pond ses œufs, et voilà que pendant que le gros mâle s'apprête à relâcher son sperme sur les œufs, un petit mâle camouflé tout près s'élance et relâche rapidement son propre sperme près des œufs. De tels petits mâles sont appelés « *sneakers* » en anglais. Ils ont des testicules énormes par rapport à leur poids corporel, et vous devinez peut-être quelle est la nécessité de cela ...

3) Compétition spermatique entre mâles (dans les cas où plusieurs mâles peuvent avoir accès à une même femelle), = une « course à l'ovule » après la copulation.

- a. Augmentation du nombre de spermatozoïdes produits (testicules plus gros par rapport au poids corporel) chez les espèces caractérisées par la promiscuité, c'est-à-dire celles dans lesquelles plusieurs mâles sont susceptibles de s'accoupler avec une même femelle.
- b. Production de spermatozoïdes plus motiles chez les formes d'individus qui ne compétitionnent que par leur sperme (ex. : « *sneakers* »).

- c. Production de spermatozoïdes déformés qui agissent comme « bouchon copulatoire » des voies génitales femelles après l'accouplement, pour bloquer les spermatozoïdes des autres mâles (quelques vertébrés).
 - d. Production de sécrétions spermatiques qui agissent comme bouchon copulatoire (certains insectes et serpents).
 - e. Utilisation du corps du mâle lui-même comme bouchon copulatoire (« *mating lock* » chez les chiens et les souris; mort de certaines araignées mâles pendant la copulation; copulation prolongée chez les libellules, copulation continue de 79 jours chez une espèce de phasme!).
 - f. Pénis modifié qui enlève le sperme du partenaire précédant (libellules).
 - g. Ajustement de la taille de l'éjaculat en fonction du nombre d'autres mâles présents lors de l'accouplement (certains poissons, et la souris). La quantité de sperme par éjaculation est plus élevée lorsque la densité de population ou le nombre de mâles dans les environs est plus élevé.
- 4) Garde (= gardiennage) de la partenaire contre les autres mâles (= « *mate guarding* »).
- a. Harem défendu par un seul mâle (antilopes, gorilles, éléphants de mer, etc.).
 - b. Suivre et rester avec une femelle pendant sa période de fertilité, et plus assidûment s'il y a beaucoup d'autres mâles aux alentours (oiseaux).
 - c. Territoire d'un mâle qui englobe les domaines vitaux de plusieurs femelles (campagnol des champs, etc.) ou les meilleurs sites de fraie (ex. : girelle à tête bleue, etc.).
- 5) Copulation hors-couple (« *extra-pair copulation* », = affaires extra-conjugales).
- a. Phénomène particulièrement étudié chez les oiseaux, car plusieurs espèces d'oiseaux sont biparentales. Des tests de paternité ont révélé que plusieurs espèces ne sont pas strictement monogames; le comportement de garde par le mâle n'est pas parfait et des affaires extra-conjugales se passent. Le niveau de non-paternité est relativement bas à l'intérieur d'une même espèce mais quand même présent chez beaucoup d'espèces d'oiseaux différentes.
 - b. Certaines expériences supportent la notion que les femelles sollicitent ou acceptent plus les copulations hors-couple lorsqu'elles sont appariées à des mâles de moindre qualité (tel qu'indiqué par la mauvaise condition corporelle ou les moins bons ornements de ces mâles). Exemple. : les femelles hirondelles appariées à des mâles dont les rectrices ont été artificiellement raccourcies sollicitent des mâles étrangers plus souvent.

6) Infanticide.

- a. Chez quelques espèces (les lions sont l'exemple classique, et les primates le font assez souvent aussi), quand un mâle réussit à chasser le « maître » d'un harem, il tue les jeunes encore non-sevrés dans le groupe. Cela illustre comment la sélection naturelle œuvre au niveau de l'individu plutôt que pour le bien de l'espèce ou du groupe. Pour le nouveau mâle, les jeunes sont sans valeur : ils ne portent pas ses gènes. Au contraire, ils sont nuisibles car leur présence inhibe l'ovulation des femelles. Il est avantageux pour le nouveau mâle de tuer ces jeunes pour que les femelles du groupe reviennent en chaleur le plus rapidement possible. Les femelles tentent d'empêcher cela (coalition de plusieurs femelles contre le mâle; femelles qui quittent le groupe temporairement avec leurs jeunes; pseudo-ovulation : le mâle pense que la femelle est vraiment en chaleur, il copule tout de suite avec elle et ne semble plus savoir si les jeunes déjà présents sont les siens ou non). Cependant, elles ne réussissent pas toujours.
- b. L'effet Bruce est l'avortement spontané par des souris femelles enceintes après exposition à l'urine d'un mâle étranger. Cette réponse est-elle une adaptation pour minimiser les pertes, étant donné que les souriceaux, une fois nés, se feraient tuer par le nouveau mâle de toute façon?
- c. Les soins parentaux sont rares chez les poissons, mais quand ils existent c'est habituellement le mâle qui les donne. Il arrive parfois que le mâle parental mange, en tout ou en partie, les œufs sous sa garde. Les manger en partie arrive surtout quand la nourriture est peu abondante et le mâle est affamé. Mais les manger au complet arrive surtout quand le risque d'être cocu est grand (ex. : beaucoup d'autres mâles étaient dans les environs lors de la fécondation, laquelle est externe chez les poissons). Il serait mal-adapté pour un mâle de dépenser de l'énergie à prendre soin d'une progéniture qui a peu de chances d'être la sienne, peu de chances de porter ses gènes à lui.

7) Cas particuliers.

- a. Transfert par le mâle copulateur, à la femelle, de substances « anti-aphrodisiaques » qui inhibent les tentatives d'accouplement d'autres mâles avec cette femelle (papillons, « *poison sperm* » des drosophiles).
- b. Mâles araignées qui, après copulation, détruisent la toile de la femelle car cette toile contient une phéromone qui attirerait d'autres mâles (quelques espèces).
- c. Dépôt de spermatophores par-dessus ceux des autres mâles (salamandres).

Phénomènes reliés à la sélection intersexuelle (le choix du partenaire, habituellement par les femelles) :

- 1) Comportement de cour par les mâles pour impressionner les femelles.
 - a. La cour peut inclure des dons nuptiaux par le mâle à la femelle. Ex. : Mouches-scorpions (mécoptères) qui donnent des proies (d'autres insectes) aux femelles; il y a pression de sélection à donner les plus grosses proies possible : la femelle en profite parce qu'elle obtient de la nourriture qui lui permet de produire plus d'œufs et elle choisit un père pour ses jeunes qui a un génotype de bon chasseur, et le mâle profite lui-aussi car les femelles qui reçoivent les plus gros dons acceptent plus facilement de s'accoupler et elles s'accouplent plus longtemps, et plus l'accouplement dure longtemps, plus il y a d'œufs de fécondés. Il y a des variantes intéressantes : certains mâles vont jusqu'à se faire passer pour des femelles (ils imitent le comportement des femelles) et volent les dons nuptiaux d'autres mâles pour s'en servir comme dons par eux-mêmes; chez d'autres espèces, la proie est donnée dans un emballage que la femelle doit défaire pendant que le mâle s'accouple avec elle, et certains mâles trichent et donnent des emballages vides.
 - b. La cour peut inclure des prouesses athlétiques. Ex. : Vocalisations diversifiées ou prolongées chez beaucoup d'espèces, vol nuptial acrobatique chez certains oiseaux, danse nuptiale chez d'autres oiseaux, construction de nids superflus chez les troglodytes (« *wrens* »), construction de portails décorés par les jardiniers (« *bowerbirds* »), nage ritualisée soutenue chez les poissons. Les études cherchent à démontrer que le mâle athlétique donne des gènes de qualité (sa progéniture est meilleure en termes de survie ou de taux de croissance) ou qu'il donne éventuellement de meilleurs soins parentaux, si soins il y a.
 - c. La cour peut n'être que le déploiement de structures ornementales (ci-dessous). Ici aussi les études cherchent à démontrer que le mâle bien ornémenté donne des gènes de qualité (meilleure progéniture) ou donne de meilleurs soins parentaux.

- 2) Structures ornementales chez les mâles (couleurs, longues plumes, excroissances).
 - a. Ces structures peuvent refléter la qualité du mâle (« *good genes hypothesis* »), plus précisément sa capacité à trouver la nourriture nécessaire pour élaborer des structures si extravagantes. Les tests expérimentaux cherchent à établir que la progéniture de tels mâles est de meilleure qualité (poids plus élevé, meilleure survie, plus grand nombre, etc.) mais attention : parfois les femelles investissent plus dans l'accouplement avec un mâle bien ornémenté (elles pondent des œufs plus gros ou plus nombreux, ou donnent plus de soins parentaux) et il devient alors difficile de départager l'effet du mâle de celui de la femelle.

- b. Ces structures peuvent refléter la qualité du mâle d'une autre façon : son état de santé et donc sa capacité à résister aux agents pathogènes ou aux parasites (c'est l'hypothèse Hamilton-Zuk, imaginée par William Hamilton et Marlene Zuk). Exemple : les femelles hirondelles préfèrent s'accoupler avec des mâles qui ont des rectrices (plumes de la queue) plus longues, et effectivement de tels mâles ont généralement moins d'ectoparasites (les ectoparasites dans un nid nuisent grandement au bon développement des jeunes). Autre exemple : les femelles épinoches (un poisson) préfèrent s'accoupler avec des mâles plus rouges, et effectivement de tels mâles sont habituellement moins parasités (présumément les jeunes hériteront des bons gènes de résistance aux parasites).
- c. Ces structures peuvent n'être que le résultat d'un emballement évolutif (« *runaway selection* ») : la structure a évolué simplement parce que les femelles l'aiment plus ou moins arbitrairement. L'avantage est purement au niveau du choix du partenaire, pas en termes de survie ou de santé ou de prise de nourriture. L'ornement mâle devient de plus en plus exagéré d'une génération à l'autre, non pas parce qu'il est utile ou qu'il signale un mâle de qualité, mais simplement parce que la progéniture mâle héritera du trait et apparaîtra plus sexy aux yeux des femelles, et donc aura plus de succès reproducteur (idée parfois connue sous le nom de « *sexy son hypothesis* »).

Le scénario de l'emballement évolutif exige que les femelles, à l'origine, aiment la structure exagérée pour une raison quelconque. Quelle raison? Trois possibilités :

(1) Biais sensoriel : le cerveau était déjà câblé pour aimer une certaine caractéristique pour des raisons autres que sexuelles. Exemple : les guppies mâles avec taches rouges et orangés sur leurs flancs sont préférés par les femelles, et les femelles sont aussi attirées par, et se nourrissent de, les fruits rouges et orangés qui tombent dans leur ruisseau.

(2) Stimulus supranormal : la discipline de l'éthologie a révélé de multiples exemples où le cerveau semble être câblé pour aimer les structures exagérées, comme par exemple la grande bouche rouge des bébés coucous, ou le roulage de ballons de volley-ball par les oies cendrées au nid. Peut-être qu'un tel goût de structures exagérées s'exprimerait aussi dans un contexte de choix du partenaire.

(3) Lien génétique : un même programme génétique s'exprimerait de façon différente dépendamment du sexe; chez le mâle, il causerait l'exagération d'une structure, chez la femelle il causerait l'attraction envers cette structure exagérée. Mais il y a peu d'évidence pour cette idée.

3) Symétrie du corps des mâles.

- a. Plusieurs études ont rapporté que les femelles préfèrent les mâles qui ont un corps plus symétrique (« *fluctuating asymmetry* » est le terme anglais qui désigne ce domaine d'étude). Peut-être que la symétrie indique une qualité génétique à bien se développer. Mais les avantages adaptatifs de la symétrie (en dehors de la sélection sexuelle) restent à être démontrés. Ou peut-être que le cerveau est simplement câblé pour aimer la symétrie (mais pourquoi?).

4) Complexe Majeur d'Histocompatibilité (CMH, « *MHC* »).

- a. Ce jeu de gènes est impliqué dans le fonctionnement du système immunitaire (il aide à distinguer les substances étrangères des substances normales du corps). On pense qu'il est bon d'avoir beaucoup de variabilité dans ce jeu de gènes, et donc qu'il serait avantageux de s'accoupler avec des individus qui présentent un CMH très différent de soi. Des expériences ont démontré que les rats et les souris femelles le font, utilisant l'odeur corporelle des mâles comme indice de leur CMH. Des expériences avec l'humain ont rapporté le même phénomène (sélection d'hommes par des femmes basé sur l'odeur de leurs T-shirts; les hommes préférés avaient un CMH différent des femmes qui les avaient choisis).
- b. Le CMH, et l'odeur individuelle qu'il confère, pourrait aussi permettre d'éviter l'inceste : en préférant une odeur correspondant à un CMH différent de soi, les femelles éviteraient de s'accoupler avec de proches parents.

5) Défense d'un territoire ou de ressources par les mâles.

- a. Les femelles pourraient choisir les mâles qui ont les meilleurs territoires. À noter que ce paramètre pourrait aussi avoir évolué suite à la sélection intrasexuelle. Il y a une leçon ici : plusieurs traits pourraient être à la fois le résultat de la sélection intrasexuelle **et** de la sélection intersexuelle. Un corps plus gros peut être à la fois avantageux lors des combats **et** attirant aux yeux des femelles.
- b. Chez l'épinoche, les mâles construisent des nids et essaient d'y attirer des femelles. Les femelles préfèrent les nids qui ont déjà quelques œufs dedans. Cela pourrait expliquer pourquoi certains mâles volent des œufs dans les nids de leurs voisins : ils essaient peut-être de rendre leur nid plus attrayant aux yeux des femelles.

6) Grande diversité de paramètres de choix possibles.

- a. Chez les poissons par exemple, on a trouvé des exemples de femelles préférant les mâles (a) les plus gros, (b) les plus colorés, (c) avec les plus gros ornements, (d) les moins parasités, (e) courtisant plus fortement ou plus longtemps, (f) ayant les meilleurs territoires, (g) ayant les nids les plus sécuritaires, (h) ayant les nids qui ont déjà des œufs, (i) qui ont été vus être choisis par d'autres femelles (« *mate choice copying* »).

Rôles sexuels renversés :

La sélection intersexuelle n'implique pas que seules les femelles fassent des choix de partenaires. Chez les espèces où les mâles investissent beaucoup dans la reproduction, habituellement sous forme de soins parentaux aux jeunes, ils peuvent eux aussi être exigeants dans le choix de leur partenaire, en cherchant une de qualité.

Dans de rares cas, le mâle est le seul sexe à donner des soins parentaux, et il y consacre beaucoup d'énergie et de temps, tellement de temps en fait que les femelles ont le loisir de produire d'autres œufs et de s'accoupler avec d'autres mâles. C'est donc le mâle qui devient une ressource précieuse et limitante pour les femelles. On s'attendrait donc à ce que ce soit les femelles maintenant qui se battent entre elles pour avoir accès aux meilleurs mâles, et à ce que ce soit les mâles qui soient particulièrement sélectifs dans le choix de leurs partenaires. Et c'est effectivement ce qu'on observe. Les exemples classiques sont le poisson siphonostome (= vipère de mer, = « *pipefish* »), et le jacana, un oiseau.

Pourquoi une sex-ratio de 50:50?

Pour une population ou une espèce en général, il semblerait plus économique d'avoir beaucoup plus de femelles que de mâles, étant donné qu'un seul mâle peut féconder plusieurs femelles. Mais la sélection naturelle ne fonctionne pas fortement au niveau de la population. L'unité de sélection tend à être l'individu. C'est le succès de reproduction de l'individu qui compte, pas celui de la population.

Imaginez qu'une population commence à avoir un sex-ratio débalancé (disons, 34:66 mâle:femelle). En moyenne, chaque mâle tend à avoir un succès reproducteur deux fois plus élevé en moyenne que chaque femelle (chaque mâle féconde les œufs de 2 femelles en moyenne, alors que chaque femelle ne produit que ses propres œufs). Il devient donc avantageux de produire des mâles plutôt que des femelles, et c'est ce que la sélection naturelle va favoriser, et cela va continuer jusqu'à ce que le succès reproducteur moyen des mâles devienne le même que celui des femelles, et cela survient à une sex-ratio de 50:50. Le même argument, inversé, fonctionne dans le cas des sex-ratios biaisés en faveur de plus de mâles. Dans chaque cas le résultat final est qu'on revient à une sex-ratio de 50:50. C'est la seule situation évolutivement stable.

Mais il peut y avoir des particularités. Dans les sociétés où les mâles les plus attrayants peuvent s'accoupler avec beaucoup de femelles et ainsi avoir un énorme succès reproducteur, il serait payant pour les femelles qui reconnaissent l'attrait de ces mâles et qui s'accouplent avec eux de produire elles-mêmes une progéniture mâle (qui hériteront des attraits de leur père et en profiteront pour avoir eux-mêmes un grand succès reproducteur plus tard) tandis que les femelles qui s'accouplent avec des mâles moins attrayants (dont les fils auront plus de chance de ne pas se reproduire du tout) devraient avoir plus de filles (dont le succès reproducteur, bien que plus modeste, est plus garanti). Il existe quelques exemples de cela. Le mécanisme qui permet de dévier d'un ratio 50:50 n'est pas toujours clair ou bien connu (physiologie hormonale? infanticide sélectif?).

Dans une étude expérimentale, les femelles de diamants mandarins (« *zebra finches* ») ont eu une progéniture 60% mâle lorsqu'elles se sont accouplées avec des mâles marqués avec des bagues rouges ou orangées (ces bagues sont considérées comme sexy et elles sont préférées par les femelles, peut-être parce que le cerveau des femelles est déjà programmé pour aimer le bec rouge-orangé des mâles), mais seulement 40% mâle si la bague des mâles était verte.

Chez certaines espèces de bovidés, les femelles dominantes produisent plus de bébés mâles. Ces fils hériteront des caractères de dominance de leur mère, et les mâles dominants ont habituellement un excellent succès reproducteur.

Autre exemple (Science 328 : 92-94; 2010) : les femelles de lézards anoles qui s'accouplent avec des gros mâles ont une progéniture 55% mâle tandis que celles qui s'accouplent avec des mâles plus petits ont une progéniture seulement 45% mâle.

Hermaphrodisme :

Un hermaphrodite porte en lui les deux sexes en même temps. Regardez dehors et les chances sont bonnes que vous en verrez un. En effet, la plupart des arbres sont hermaphrodites.

Mais la plupart des animaux ne sont pas hermaphrodites. Les raisons possibles sont (1) un hermaphrodite doit produire les deux types d'organes sexuels, ce qui est coûteux pour un animal; et (2) il est plus difficile pour un hermaphrodite animal d'être bon à la fois dans les activités femelles (trouver la nourriture pour produire tous ces gros gamètes) et les activités mâles (trouver les femelles et compétitionner avec les autres mâles – en général les hermaphrodites ne s'accouplent pas avec eux-mêmes, car ils perdraient alors l'avantage de la reproduction sexuée); un individu de sexe unique, lui, peut se spécialiser.

Certains poissons présentent un cas particulier : l'hermaphrodisme séquentiel. Ils commencent leur vie comme femelles et se transforment éventuellement en mâles (protogynie, ou le synonyme protérogynie). Ou ils commencent comme mâles et se transforment en femelles (protandrie, ou le synonyme protérandrie). Il s'agit d'espèces où la grosseur corporelle d'un des sexes est très corrélée avec le succès reproducteur (et rappelez-vous que chez les poissons, chez qui la croissance est indéterminée, la taille corporelle est corrélée avec l'âge). Par exemple, un gros mâle peut contrôler un harem de plusieurs femelles tandis qu'un petit mâle n'a aucune chance de s'accoupler, alors qu'une femelle s'accouple toujours peu importe sa taille. Dans un tel cas, pour maximiser le succès reproducteur à vie il est avantageux d'être femelle lorsque petit (jeune) et mâle lorsque gros (plus vieux). Ou si les grosses femelles pondent énormément plus d'œufs lorsque plus vieilles (et donc plus grosses), alors la protandrie peut être avantageuse. Mais la transformation d'un sexe à l'autre demande une certaine plasticité développementale qui semble être difficile à évoluer et qui est donc rare.

Questions à réflexion :

- 1) Utilisez l'analogie d'un boxeur qui danse dans l'arène pour illustrer la théorie de la Reine Rouge.
- 2) Les anoles (lézards) mâles ont un repli de peau (= fanon gulaire, « *dewlap* ») rouge sur la gorge qui est souvent déployé pendant la saison de reproduction. (A) Décrivez une expérience pour tester l'idée que cette excroissance colorée est le résultat de la sélection intrasexuelle. (B) Décrivez une autre expérience pour tester l'idée qu'elle est le résultat de la sélection intersexuelle. Dans les deux cas, nommez la ou les variables dépendantes et indépendantes que vous allez mesurer, et identifiez bien vos groupes témoins (contrôles).
- 3) Vous étudiez une espèce d'insecte où les mâles font des dons nuptiaux sous forme de proies. Décrivez des expériences qui vous permettront de distinguer les deux hypothèses suivantes : la raison pour laquelle la femelle accepte de s'accoupler avec des mâles qui lui donnent des proies est que (A) les proies lui donnent des nutriments qui l'aident à synthétiser ses œufs, ou (B) les proies indiquent qu'il s'agit d'un mâle de qualité.
- 4) Je veux tester l'idée que les structures ornementales des mâles d'une espèce non-parentale ont évolué parce qu'elles sont préférées par les femelles qui voient dans ces structures la marque de gènes supérieurs. Je force une femelle à s'accoupler avec un mâle bien ornémenté, et un peu plus tard je la force à s'accoupler avec un mâle moins bien ornémenté. Je répète ceci avec plusieurs femelles, variant l'ordre dans lequel les deux types de mâles sont présentés. Par la suite je compare la « qualité » de la progéniture de chaque type de mâle (qualité = poids à la naissance, taux de survie des jeunes, taux de croissance). Comme résultats je remarque que la progéniture des mâles bien ornémentés est de meilleure qualité. Mentionnez un facteur qui pourrait venir affaiblir la conclusion que les ornements sont effectivement corrélés avec des gènes de qualité.
- 5) Une étude publiée en 1993 (*Ethology and Sociobiology* 14 : 89-96) a comparé 29 populations humaines en termes de l'importance relative que les femmes accordaient à l'apparence physique des hommes (déterminée par questionnaire) et à la fréquence d'infections parasitaires dans la vie (telles que malaria, lèpre, filariose lymphatique, bilharziose). Après avoir utilisé des méthodes statistiques pour enlever l'effet de variables confondantes comme le revenu, la latitude, et la provenance géographique, une corrélation positive a été trouvée entre les deux paramètres étudiés. Les femmes accordaient plus d'importance à l'apparence physique des hommes dans les populations plus souvent affectées par des infections parasitaires. Donnez une explication évolutive pour cette observation. (Ceci est un avant-goût du chapitre 14).
- 6) Vous avez accès à une population de nématodes *Caenorhadditis elegans* qui sont hermaphrodites mais que vous pouvez forcer à s'accoupler avec d'autres nématodes de la même espèce (jamais avec soi-même), et une population de *C. elegans* hermaphrodites que vous pouvez forcer à se reproduire avec soi-même. Quelle expérience pourriez-vous faire avec ce système pour tester l'hypothèse de la Reine rouge? (Après avoir formulé votre réponse, allez voir la revue Science, vol. 333, pp. 166-168, 8 juillet 2011, pour connaître une telle expérience et ses résultats.)

- 7) Chez des poissons des genres *Hypoplectus* et *Serranus* (« hamlets »), les individus sont hermaphrodites simultanés mais s'accouplent toujours par paire (ils ne se reproduisent jamais avec soi-même). Un des membres de la paire (appelons-le A) relâche un peu de ses œufs, l'autre (B) un peu de son sperme, puis B relâche un peu de ses œufs à lui/elle, et A un peu de son sperme, et ainsi de suite. Pourquoi ce comportement a-t-il évolué, plutôt que d'avoir un membre de la paire relâchant tous ses œufs, l'autre tout son sperme, puis l'autre tous ses œufs et le premier tout son sperme? (Indice: pensez à une stratégie de tricheurs qui viendrait gâcher le portrait.)
- 8) Vous comparez deux espèces. Chez l'une d'entre elles, le succès d'accouplement moyen des mâles est de 0.97 ± 0.55 (moyenne \pm écart-type) femelle par saison de reproduction. Chez l'autre espèce, il est de 0.98 ± 0.12 femelle par saison de reproduction. Ensuite vous comparez la longueur d'un fémur (os de la cuisse) de mâle versus celui de femelle. Pour l'une des espèces vous obtenez un ratio de longueur mâle/femelle de 1.5, et pour l'autre espèce c'est 1.2. Associez le succès d'accouplement avec le bon ratio de longueur de fémur mâle/femelle.
- 9) Les bananes que vous mangez ne contiennent pas de graines. Elles sont le résultat de variétés développées par l'humain il y a des centaines d'années à partir d'espèces sauvages (qui existent encore, et qui, elles, produisent des graines). Ces bananiers domestiques se reproduisent uniquement par propagation végétative, une forme de reproduction asexuée. Devinez le gros problème auquel les plantations de bananiers font face de nos jours.
- 10) Voici trois hypothèses pour expliquer l'infanticide chez les lions :
- L'infanticide est un comportement pathologique déclenché par une très grande densité de population.
 - L'infanticide est le résultat de l'état affamé du mâle qui vient de conquérir le harem, ce qui le porte à tuer les petits animaux qui l'entourent.
 - L'infanticide pratiqué par le mâle lui permet d'avoir un meilleur succès reproducteur.

À laquelle de ces trois hypothèses s'applique chacune des observations ci-dessous, et est-ce que l'observation réfute ou supporte l'hypothèse?

- Les mères victimes de la mort de leurs jeunes reviennent en chaleur plus rapidement que celles qui ont été capables de résister au mâle.
- Il n'y a pas de corrélation entre la grosseur des troupes de lions et la probabilité qu'il y ait infanticide.
- Il y a plus de probabilité que les lionceaux très jeunes, ceux qui demandent plus de soins de leur mère pendant plus longtemps, soient tués plutôt que les lionceaux plus vieux qui sont sur le point d'être sevrés.
- Les mâles ne mangent pas les jeunes qu'ils tuent.

- 11) Quel pourrait être l'avantage (ou le désavantage) pour une femelle de choisir un vieux mâle plutôt qu'un jeune mâle, (a) dans une espèce où les mâles donnent des soins parentaux aux jeunes; (b) dans une espèce où les mâles ne donnent pas de soins parentaux?

- 12) L'inceste est l'accouplement avec des individus apparentés. La plupart des espèces ont évolué des préférences innées pour éviter l'inceste (cela inclut l'être humain – regardez « Effet Westermarck » dans Wikipedia). Faites un parallèle entre l'hypothèse de la Reine rouge et l'évitement de l'inceste.

- 13) Chez la sauterelle mormone (« *Mormon cricket* »), le mâle produit (à partir de son corps) un spermatophore qui contient son sperme mais aussi des nutriments pour la femelle. Ce spermatophore peut être très gros (jusqu'à un-quart du poids corporel du mâle). Faites une prédiction sur la sélection intersexuelle chez cette espèce. Indice : page 59.

- 14) Les pies grièches sont des oiseaux qui ont l'habitude de se constituer un garde-manger : elles empalent des proies (gros insectes, escargots, grenouilles, etc.) sur des épines d'arbres pour pouvoir les manger plus tard. Chez une espèce vivant dans le désert du Negev en Israël, les mâles construisent de plus gros garde-mangers juste avant la saison de reproduction. Imaginez des expériences pour déterminer si c'est pour impressionner les femelles dans leur choix de partenaire. (Natural History, vol. 37, juin 1991.)

- 15) Dans le phénomène de l'imitation du choix du partenaire (« *mate choice copying* », bas de la page 58), les femelles préfèrent les mâles qu'elles ont vu s'accoupler avec d'autres femelles plutôt que des mâles seuls. En n'utilisant rien de plus compliqué que des photos ou des vidéos, imaginez une expérience pour voir si ce phénomène existe chez l'humain.

BIOL 4393 : Évolution

Chapitre 7 : Évolution et comportements altruistes

La sélection naturelle peut-elle mener à des comportements altruistes?

Par définition, un comportement altruiste entraîne un coût net pour l'individu qui le donne (exemples : le membre d'un groupe d'oiseaux donne un cri d'alarme pour annoncer la détection d'un prédateur mais attire alors sur lui l'attention du prédateur; une abeille soldat sacrifie sa vie pour sauver le reste de la colonie). Or, la sélection naturelle a tendance à éliminer les traits mal-adaptés comme ceux qui entraînent des coûts sans bénéfice correspondant pour l'individu lui-même. Darwin a reconnu le paradoxe présenté par les comportements altruistes dans un monde dominé par la sélection naturelle. La sélection naturelle peut-elle permettre l'évolution de comportements altruistes, malgré leurs coûts? La réponse est oui, mais seulement dans des circonstances particulières.

Les explications évolutives (et non-mutuellement exclusives) de l'altruisme sont :

- 1) Sélection de parentèle (« *kin selection* »)
- 2) Eusocialité
- 3) Altruisme réciproque
- 4) Sélection de groupe

Sélection de parentèle (« *kin selection* ») :

Un parent est altruiste envers ses jeunes car les jeunes portent ses gènes. La sélection naturelle permet cela car le coût encouru par le comportement parental altruiste (dépense énergétique à synthétiser les œufs, travail à trouver plus de nourriture, exposition aux prédateurs, etc.) est plus que compensé par la prolifération des gènes du parent dans la prochaine génération. Mais nos jeunes ne sont pas les seuls individus qui peuvent partager nos gènes. Si un comportement altruiste aide des proches parents qui portent les mêmes gènes que nous (c'est-à-dire, frères, sœurs, cousins, etc.) à se reproduire mieux ou plus, alors la sélection naturelle peut favoriser le comportement altruiste.

D'après un modèle mathématique développé par William Hamilton en 1964, un comportement altruiste sera favorisé par la sélection naturelle si

$$(B \times r) > C \quad \text{où} \quad \begin{array}{l} B = \text{Niveau du bénéfice} \\ C = \text{Niveau du coût} \\ r = \text{coefficient de parenté (corrélation génétique)} \end{array}$$

La variable « r » mesure le pourcentage du génome (mais seulement la partie qui est potentiellement variable d'un individu à l'autre) partagé par le bénéficiaire. Par exemple, un parent partage la moitié de ses gènes avec son enfant, donc $r = 0.5$; un frère et une sœur partagent la moitié de leurs gènes, donc $r = 0.5$; un frère partage tous ses gènes avec son

frère jumeau, donc $r = 1$; une tante et son neveu ont un quart de leurs gènes en commun (0.5 entre tante et mère, et 0.5 entre mère et son fils, donc $0.5 \times 0.5 = 0.25$), donc $r = 0.25$. Du point de vue de la sélection naturelle, avoir un bébé soi-même ($r = 0.5$) est équivalent à aider son frère jumeau à avoir un enfant qu'il n'aurait pas eu autrement ($r = 1 \times 0.5 = 0.5$), ou aider son frère non-jumeau à avoir deux enfants additionnels qu'il n'aurait pas eu autrement ($r = 0.5 \times 2 \times 0.5 = 0.5$). On parle alors de sélection de parentèle.

Hamilton a aussi introduit le concept du succès reproducteur global (« *inclusive fitness* », ou aptitude inclusive). Pour juger de la valeur d'un comportement, il faut mesurer son effet sur le succès reproducteur (nombre de jeunes produits) de l'individu qui effectue le comportement et en plus l'effet que ce comportement de l'individu va avoir sur le succès reproducteur de la parenté de l'individu (parents, frères, soeurs, cousins, etc.) dilué par le facteur de corrélation génétique de cette parenté.

On pourrait donc prédire que les comportements altruistes seront surtout donnés à des individus apparentés (cela s'appelle du « népotisme »), ce qui semble bien être le cas.

Exemple : les spermophiles de Belding (étudiés par Paul Sherman). Quand un individu voit approcher un prédateur, il peut donner un cri d'alarme. Le cri avertit les autres membres de la colonie (bénéfice) mais il attire l'attention du prédateur sur la sentinelle (coût). L'appelant est attrapé lors de 8% des visites par un prédateur tandis que les non-appelants sont attrapés seulement 4% du temps. Comme la théorie le prédit, les femelles donnent plus de cris d'alarme que les mâles (ce sont les mâles qui se dispersent d'une colonie à l'autre dans cette espèce, et donc les mâles ont moins de chance d'avoir de la parenté dans une colonie) et les femelles sont plus susceptibles de donner un cri d'alarme quand une proche parente (fille, mère, ou sœur) est dans le voisinage plutôt qu'une non-parente.

Autre exemple : Assistants au couple reproducteur (« *helpers at the nest* », ou « reproduction communautaire »; mammifères : loups, chacals, chiens sauvages, mangoustes, lions, hyènes; oiseaux : plusieurs espèces, dont le geai de Floride, le pic des glands, et le guêpier à front blanc; poissons : le cichlide africain *Neolamprologus brichardi*). Lorsque la possibilité de se reproduire est faible (ex. : faible nombre de territoires disponibles), il arrive que la progéniture d'une année reste dans les environs l'année suivante et aide leurs parents à élever la prochaine couvée (c'est-à-dire, leurs propres frères et sœurs, si les parents restent ensemble). Les observations démontrent qu'il est très rare qu'un individu assiste un couple autre que ses parents, et si cela arrive le niveau d'aide offert est beaucoup moins élevé. À noter que les gains pour l'assistant sont peut-être égoïstes en plus du succès reproducteur global. Il peut gagner de l'expérience, possiblement hériter du territoire si un des parents meurt, et bénéficier des nombreux avantages de la vie en groupe (détection de prédateurs, découverte de nourriture, etc.) en attendant de pouvoir se reproduire par lui-même.

Autres exemples : Saumons apparentés versus non-apparentés placés dans un ruisseau artificiel; il y a moins de bagarres quand les saumons sont apparentés. Groupes de jeunes salamandres tigrées; il y a moins de cannibalisme quand les jeunes du groupe sont frères et sœurs plutôt que demi-frères et demi-sœurs.

Un domaine de recherche associé est la reconnaissance de la parentèle. Comment les animaux peuvent-ils reconnaître si un autre individu est apparenté ou non? L'odeur semble importante. Peut-être que la parentèle a une odeur semblable à soi-même, ou que l'odeur des frères et des sœurs est apprise dans le nid lors du jeune âge.

Eusocialité (un cas extrême d'assistance au nid):

Les ouvrières dans les colonies d'abeilles, fourmis, et guêpes (tous des hyménoptères) sont super-altruistes. Elles abandonnent complètement la possibilité de se reproduire par elles-mêmes, se contentant d'aider la reine (leur mère) à survivre et synthétiser des œufs. Elles sont des assistantes au nid qui n'ont aucune possibilité d'obtenir des avantages autres que le succès reproducteur global. Un tel système, où une caste d'assistants non-reproducteurs à vie coopèrent pour aider leur mère à se reproduire, est dit « eusocial ».

En 1972, William Hamilton a proposé une explication génétique pour l'évolution d'un tel système. Il a fait remarquer que ces hyménoptères pratiquent l'haplodiploïdie. Les mâles se développent à partir d'œufs non-fécondés et sont donc haploïdes (ils n'ont qu'un seul jeu de chromosomes). Les femelles se développent à partir d'œufs fécondés et sont donc diploïdes. Faites les calculs et vous verrez que le coefficient de parenté (la corrélation génétique) entre sœurs est $r = 0.75$ tandis que le coefficient entre mère et fille demeure 0.5. Donc, en termes de propagation des gènes, il vaut mieux pour une ouvrière d'aider sa mère à lui faire des sœurs plutôt que d'essayer elle-même d'avoir des enfants. Si une abeille réussit à obtenir une sœur, 75% de ses gènes se retrouvent dans cette sœur alors que seulement 50% de ses gènes se retrouveraient dans une fille.

Une observation supporte cette explication basée sur l'haplodiploïdie : Le coefficient de parenté entre une ouvrière et son frère est seulement 0.25. Une ouvrière devrait favoriser 3 sœurs pour 1 frère (r de 0.75 versus r de 0.25). Or, chez la plupart des hyménoptères eusociaux, la reine (la mère) pond autant d'œufs mâles que femelles (1 : 1) mais le ratio des sexes qui finit par sortir du nid est assez proche de 3 : 1 en faveur des femelles. Il semble que les ouvrières soient capables de déterminer le sexe des œufs et d'éliminer sélectivement les mâles, de façon à maximiser la propagation de leurs gènes.

Mais bien que l'haplodiploïdie puisse expliquer le comportement des ouvrières maintenant, peut-elle complètement expliquer l'évolution de l'eusocialité? Il y a des doutes. Dans beaucoup de colonies, le coefficient de parenté entre ouvrières est plus bas que 0.75 (parfois aussi bas que 0.3) parce qu'elles n'ont pas toutes le même père (la reine peut s'accoupler avec beaucoup de mâles différents lors de son vol nuptial) et parfois elles n'ont même pas la même mère (une colonie peut être fondée par plus d'une reine). En plus, il existe beaucoup d'hyménoptères qui sont haplodiploïdes mais qui ne sont pas eusociaux. Et il existe des exemples d'eusocialité chez des espèces qui sont diploïdes plutôt qu'haplodiploïdes (entre autres : les termites, et les rats-taupes « *naked mole rats* »).

En fait, l'eusocialité n'est peut-être tout simplement qu'un exemple d'assistance au nid. L'eusocialité existe invariablement chez des espèces qui construisent des nids complexes et qui prennent extrêmement soin de leurs jeunes (ou larves). Il serait difficile pour une

femelle d'élever ses jeunes seule. Devenir une « assistante au nid » est donc devenu une alternative payante. En plus, la défense du nid se fait mieux en groupe. La morale est que l'équation $(B \times r) > C$ s'applique peut-être encore mais que B et C sont probablement plus importants que r pour expliquer l'apparition de l'eusocialité lors de l'évolution.

Les rats-taupes aussi sont eusociaux. Ces mammifères bizarres vivent dans les déserts d'Afrique du Sud, dans des colonies souterraines parfois longues de 3 kilomètres. Ils n'ont presque pas de poils et sont ectothermes. La vie est dure : les températures sont élevées, la nourriture est rare, le sol est compact et difficile à creuser. Il serait difficile pour les rats taupes d'élever leurs jeunes seuls. Dans une colonie, une seule femelle (la reine) se reproduit. Les autres membres de la colonie (son ancienne progéniture) l'aident à trouver de la nourriture. (Et en plus, la reine est dominante et autoritaire : elle donne aux autres des coups de tête s'ils ne travaillent pas assez fort.) La corrélation génétique entre les membres de la colonie est grande car il y a beaucoup de consanguinité (« *inbreeding* »). Donc, $(B \times r) > C$ s'applique pour favoriser ce cas extrême d'assistance au nid (B est élevé pour la vie en groupe dans ce milieu dur; r est élevé à cause de la consanguinité; et C est le coût de ne pas se reproduire par soi-même et ce coût est faible car élever des jeunes seul a peu de chance de réussir, donc on ne perd pas grand-chose à ne pas se reproduire par soi-même).

Altruisme réciproque :

Si je dépense un dollar pour que mon voisin puisse s'en faire deux, et si la semaine suivante il me rend la pareille, nous avons tous les deux profité (nous avons chacun fait un dollar en tout et partout). Dans un système où les bénéfices de l'altruisme sont plus grands que les coûts (« *non-zero sum* »), et où le bénéficiaire reste dans les parages pour remettre la pareille à son bienfaiteur, l'altruisme peut évoluer. Mais une troisième condition doit être présente : il doit être possible d'identifier les tricheurs (les individus qui acceptent les actes altruistes mais qui ne réciproquent pas) et de les punir ou les éviter; sinon, la stratégie parasitaire du tricheur (accepter tous les bénéfices sans jamais encourir de coûts) finit par supplanter et faire disparaître la stratégie altruiste dans la population.

De tels systèmes semblent exister chez les primates (en particulier en ce qui concerne le toilettage social, la coalition lors de combats, et le don de nourriture), probablement parce que les primates ont l'intelligence nécessaire pour reconnaître les tricheurs et se rappeler de leurs redevances. Toilettage social : un singe a plus tendance à nettoyer la fourrure d'un autre individu qui lui a fait la même chose il y a peu longtemps. Coalition : un singe qui se fait attaquer par un dominant peut se faire protéger par un « ami » qui se met à ses côtés; plus tard, si c'est au tour de l'ami de se faire attaquer, le premier qui lui viendra en aide sera celui qu'il a lui-même récemment aidé. Don de nourriture : les singes ont plus tendance à partager leur nourriture avec des individus qui eux-mêmes leur ont donné de la nourriture récemment.

Il est fort possible que l'altruisme réciproque ait aussi été impliqué dans l'évolution humaine. Certaines personnes font même l'hypothèse que notre intelligence (et celle des primates) a évolué parce qu'elle nous permet de se rappeler de nos redevances, identifier les tricheurs, ou tricher sans se faire prendre (« hypothèse de l'intelligence machiavélique »). Il

est aussi possible que notre penchant pour les potins (« *gossip* ») soit relié à notre intérêt d'identifier qui sont les gens dignes de confiance et qui sont les gens tricheurs dans notre entourage. Et notre souci de « maintenir notre réputation » témoignerait de l'importance qu'on accorde à ne pas être perçu comme un tricheur, à être perçu comme quelqu'un digne d'être aidé. Et que dire de notre « sens de l'honneur », et de l'indignation profonde qu'on ressent quand on se fait tricher ou trahir ou quand les gens ne nous rendent pas la pareille?

Les exemples d'altruisme réciproque en dehors des primates sont rares, peut-être parce que peu d'espèces en dehors des primates ont l'intelligence nécessaire pour se rappeler de l'identité des tricheurs. Le seul bon exemple concerne les chauves-souris vampires. Ces chauves-souris d'Amérique du Sud et Amérique Centrale (il y a trois espèces différentes, et ici on parlera de *Desmodus rotundus*, le vampire d'Azara) se nourrissent de sang, de nos jours habituellement prélevé à partir de vaches ou de chevaux endormis. Le jour elles dorment en groupe (« *roost* », ou dortoir) de 8-12 femelles avec leur progéniture. Si elles passent trois nuits de suite sans obtenir un repas de sang, elles meurent de faim. Et en fait, il n'est pas rare dans la vie d'une chauve-souris qu'elle connaisse trois nuits d'affilée sans succès. Comment alors peuvent-elles survivre? Par altruisme réciproque. De retour au dortoir, les individus qui ont trouvé du sang en régurgitent à ceux qui n'ont rien trouvé. Le coût est faible (en moyenne, le donneur perd seulement 5-6 % de son temps d'autonomie) mais le bénéfice pour la récipiendaire est énorme (elle évite la mort). Parfois une chauve-souris est donneuse, parfois elle est récipiendaire, et le groupe est suffisamment stable pour que survienne la chance de réciproquer plus tard. Les chauves-souris reconnaissent les membres habituels de leur groupe et régurgitent à elles plutôt qu'à des individus étrangers transplantés par des chercheurs. Elles peuvent aussi reconnaître l'état nutritionnel des autres (par la grosseur de leur abdomen) et régurgiter seulement à celles qui en ont vraiment besoin plutôt qu'à une tricheuse qui quémanderait de la nourriture sans en avoir vraiment besoin. (À noter cependant que la régurgitation se fait plus souvent envers des individus apparentés, donc il semble que la sélection de parentèle soit aussi impliquée dans ce système.)

Un exercice théorique intéressant concernant l'altruisme réciproque est le dilemme du prisonnier, tiré de la théorie des jeux. Deux prisonniers sont accusés d'être complices dans un crime. Ils sont en effet coupables mais les autorités n'ont pas assez de preuves formelles pour leur infliger une pleine peine. Ils se font interroger séparément et se font chacun offrir une libération s'ils trahissent leur complice et que celui-ci ne les trahit pas en revanche. Ils ne peuvent pas savoir ce que l'autre va faire, mais voici une bonne approximation du résultat associé à chaque situation pour le prisonnier A:

| PEINE DE PRISON POUR A | | Action du prisonnier B | |
|------------------------|-----------------|------------------------|--------------------------------|
| | | Ne trahit pas A | Trahit A |
| Action du prisonnier A | Ne trahit pas B | 1 an (peine légère) | 10 ans (pleine peine) |
| | Trahit B | 0 (libération) | 3 ans (peine intermédiaire) |

Qu'est-ce qui arriverait si les deux mêmes prisonniers vivaient cette situation à répétition? Quelle serait la meilleure stratégie à adopter? Au début des années 1980s, Robert Axelrod et William Hamilton ont invité des programmeurs à leur soumettre des stratégies qui se feraient face dans un grand tournoi par ordinateur. La stratégie gagnante (celle qui a ramassé le moins de peines à la longue) fut une des plus simples : « *tit-for-tat* », ou « donnant-donnant ». Cette stratégie dit : commence par coopérer (ne trahit pas) et ensuite fait la même chose que le complice a fait la dernière fois. Ceci est un exemple de ce qu'on appelle une stratégie évolutivement stable (« ESS = *Evolutionary Stable Strategy* »), c'est-à-dire une stratégie qui résiste à l'invasion par des stratégies alternes, telles que les tricheurs et les stratégies parasitaires. Et c'est intéressant : cette stratégie met l'accent sur la réciprocité. Peut-être donc que la réciprocité est quelque chose qui peut évoluer facilement, si les conditions en nature ressemblent à celles du présent jeu.

Sélection de groupe :

Les premiers évolutionnistes expliquaient les comportements altruistes en disant qu'ils étaient « pour le bien de l'espèce ». Mais dans les années 1960s on a commencé à réaliser la fausseté de ce point de vue. Un programme génétique qui favorise les autres purement à ses propres dépens ne peut pas survivre dans une population. Les coûts encourus finissent par le faire disparaître de la population. Même si les coûts étaient minimes, les porteurs du programme se feraient quand même surclasser par ceux qui en ramassent les bénéfices sans jamais souffrir un coût quelconque. Pour rester dans la population, il faut que le programme génétique puisse faire des copies de lui-même, il faut qu'il favorise sa propre réplication. Cela a mené à des concepts comme le succès reproducteur global de Hamilton, et les livres classiques « *Adaptation and Natural Selection* » de George C. Williams et « *The Selfish Gene* » de Richard Dawkins, des points de vue maintenant bien acceptés qui disent que c'est la réplication des gènes qui prime, pas la préservation des espèces.

Mais même si le gène ou l'individu demeure la principale entité visée par la sélection (ce sont les individus, et les gènes qu'ils portent, qui se reproduisent de façon différentielle), on peut concevoir certaines situations où les individus d'une espèce vivraient invariablement en groupes, et qu'il y aurait une forte compétition entre les groupes, et que quand un groupe s'éteint ce sont tous ses membres qui disparaissent. On aurait alors un système où le groupe deviendrait une entité de sélection, une « unité de sélection ». Dans un tel cas, et prenant pour acquis qu'il y a plusieurs porteurs d'un programme altruiste dans le groupe, tout individu qui se sacrifie pour le groupe (ex.: se sacrifier à la guerre) aide le groupe à survivre et aide donc les autres porteurs du programme altruiste à survivre. Un groupe altruiste (altruiste pour les membres du groupe lui-même) pourrait surclasser ou détruire les autres groupes non-altruistes; ce groupe gagnant pourrait alors se « reproduire » par fission, une partie du groupe gagnant prenant la place de celui qui a été détruit.

La validité de ce concept est fortement discutée :

- Premièrement, si les groupes sont surtout constitués d'individus apparentés (ce qui semble probable), alors la sélection de groupe ne devient qu'un exemple particulier de sélection de parentèle. L'unité de sélection demeurerait l'individu.

- Deuxièmement, si les membres ne sont pas apparentés, les simulations mathématiques indiquent que le système est particulièrement sensible à l'invasion par des stratégies alternes égoïstes et parasitaires à l'intérieur du groupe.
- Troisièmement, il faut avoir une très forte compétition entre les groupes, et de multiples extinctions rapides de certains des groupes. Il semble improbable que de telles situations puissent exister dans la nature. La meilleure possibilité se retrouve au niveau de fourmis esclavagistes. Chez certaines espèces, les nids sont fondés par plus d'une reine, car cela mène à des colonies plus grosses qui ont plus de succès à piller et détruire les nids avoisinants. L'entraide entre reines fondatrices (une forme d'altruisme) a peut-être évolué suite à des compétitions entre groupes (nids). Une autre possibilité, objet de débats, est l'humain : peut-être qu'à un moment donné de notre évolution nous vivions dans de petites tribus qui se faisaient souvent la guerre et s'exterminaient les unes les autres. Des comportements altruistes (ex. : se sacrifier à la guerre pour le bien de la tribu) auraient pu évoluer par sélection de groupe.

S'il est si bon de favoriser la survie de ses propres gènes, comment expliquer le fratricide?

Chez certaines espèces d'oiseaux (ex. : aigrettes, fous, pélicans, aigles) et de mammifères (hyènes), le dernier jeune à éclore (ou à naître) se fait souvent tuer par ses (ou son) frères et sœurs (habituellement, il y a deux rejetons et le plus vieux tue le plus jeune). Pourquoi tuer un proche parent qui partage les mêmes gènes que soi?

Invariablement, le fratricide se retrouve chez des espèces qui ont de la difficulté à nourrir plus d'un jeune. Mais les parents pondent deux œufs quand même, et le deuxième œuf peut être vu comme une réserve au cas où le premier ne parviendrait pas à éclore. Chez de telles espèces, le fratricide est obligatoire : le premier né, s'il éclot, tue invariablement son cadet (si un seul jeune peut survivre, il vaut mieux que ce soit soi-même ($r = 1$) plutôt que son frère ($r = 0.5$)). Ou le deuxième œuf peut être vu comme un bonus au cas où la saison serait exceptionnellement bonne et il serait soudainement possible de nourrir un deuxième jeune. Chez de telles espèces, le fratricide est facultatif : si le premier né est bien nourri, il tolère son cadet; sinon, il l'élimine. Les parents, dans la plupart des cas, n'interviennent pas.

Mutualisme (ou les avantages de la vie en groupe) :

Dans un groupe d'une espèce grégaire, tous les intervenants s'entraident mutuellement. Ce type de comportement peut facilement évoluer car les coûts sont plus que compensés par de grands bénéfices immédiats pour tout le monde. Pensons par exemple à :

- la vigilance collective (détection hâtive) ou défense collective contre les prédateurs;
- la chasse collective ou la découverte collective de nourriture;
- la défense collective d'un territoire.

On peut étendre le même principe au mutualisme interspécifique, aussi appelé symbiose.

Questions à réflexion :

- 1) En termes purement évolutifs, seriez-vous prêts à sacrifier votre vie pour sauver la vie à quatre de vos cousins ou cousines?
- 2) Un comportement vous permet d'avoir un enfant de plus que si vous n'aviez pas ce comportement, et, en plus, le fait que vous avez ce comportement permet à vos deux frères d'avoir chacun un enfant de plus, et à vos trois cousins d'avoir chacun 0.5 enfant de plus (en moyenne). Quel est le succès reproducteur global rattaché à ce comportement?
- 3) Les geais bleus sont très supérieurs aux merles d'Amérique dans des tests visant à démontrer qu'ils peuvent distinguer et reconnaître différents individus (en fait, les geais peuvent même reconnaître différents merles que les merles eux-mêmes ne parviennent pas à différencier). Pensez-vous que l'altruisme a plus de chances de se retrouver chez le geai que chez le merle. Pourquoi?
- 4) Une population de corneilles a des assistants au nid. Une autre population dans une province voisine n'en a pas. Comment expliquer cette différence?
- 5) On vous apparie avec un étranger et on vous demande de résoudre l'équation 3245 multiplié par 26 et puis divisé par 54 , en ayant un membre de votre équipe qui fait la multiplication par lui-même et l'autre membre qui fait ensuite la division par lui-même. Si votre équipe obtient la bonne réponse finale, l'étranger reçoit 20 \$ avec la directive d'en partager la partie qu'il veut avec vous (si le partage est équitable, il vous en donnera 10 \$, mais c'est à lui de décider). Vous entendez ceci, mais sans que l'étranger le sache on vous dit aussi que vous aurez l'option, après le partage, de faire en sorte que l'argent reçu vous soit enlevé à tous les deux. Vous et l'étranger ne vous reverrez plus jamais après ceci. Si vous étiez dans le rôle de l'étranger, combien d'argent donneriez-vous à votre co-équipier? Et si vous étiez le co-équipier, feriez-vous perdre l'argent à tout le monde si vous ne recevez que 9 \$ sur 20 ? 5 \$ sur 20 ? 1 \$ sur 20 ?
- 6) Certains mendiants, au lieu de quêter de l'argent assis sur le trottoir, s'installent à côté d'une porte (une porte d'église fortement visitée par des touristes est idéale) et ouvre la porte aux visiteurs tout en quêtant de l'argent. Sur quel aspect de notre personnalité cette stratégie mise-t-elle? En plus, que pensez-vous des échantillons de nourriture gratuits qui sont parfois offerts dans les épiceries?
- 7) Dans une expérience faite dans les années 1960s, on a (faussement) fait croire à des gens qu'ils avaient brisé une machine. Certaines de ces personnes s'apercevaient du bris spontanément par elles-mêmes et pensaient être les seules à savoir qu'elles étaient « coupables », tandis que d'autres se faisaient « découvrir » devant un petit groupe de personnes. On demandait alors à tous et chacun de se porter volontaires pour une expérience pénible. Les gens qui étaient des coupables « publics » se sont portés volontaires en plus grand nombre que les coupables « privés ». Qu'est-ce que cela nous suggère sur notre sens de la redevance?

- 8) Il semblerait qu'une majorité de meurtres motivés par la vengeance soient commis devant témoins (dans la mafia ou les « gangs » de rue particulièrement). Quel lien faire avec la notion de réciprocité dans une espèce tribale?
- 9) L'altruisme a pu évoluer chez les insectes par un mécanisme de sélection de parentèle. Pourquoi, d'après vous, n'a-t-on pas trouvé chez les insectes des exemples d'altruisme réciproque?
- 10) Que pensez-vous de l'énoncé suivant? « Les populations de caille, un oiseau qui se déplace souvent en groupe, sont intensivement chassées et les effectifs de cette espèce sont en déclin. Cela crée une pression de sélection qui favoriserait l'apparition d'une mutation qui prédisposerait les individus à donner des cris d'alarme quand un humain est détecté, dans le but d'assurer la survie des populations. »
- 11) Dans une troupe de lionnes, deux d'entre elles s'associent de telle sorte que la lionne A allaite les petits de la lionne B pendant que cette dernière part à la chasse. Ce geste altruiste par la lionne A lui enlève la chance de donner naissance et élever 1 jeune par elle-même, mais permet à la lionne B de donner naissance et élever 2 jeunes de plus. Le lien de parenté entre la lionne A et la lionne B est $r = 0.33$. Le comportement de la lionne A est-il un exemple d'altruisme par sélection de parentèle?
- 12) Pour certaines espèces d'oiseaux pendant la saison de reproduction, si un prédateur d'oisillons (ex. : corneille) entre dans leur territoire, le couple parental va harceler (« *mobbing* ») le prédateur (voler autour de lui en criant) pour l'encourager à s'en aller. Ils vont faire cela même face à un prédateur empaillé. Parfois, les couples de territoires voisins vont se joindre à cette activité de harcèlement. Avec ce système, imaginez une expérience pour tester si l'altruisme réciproque existe chez les oiseaux. (Puis allez voir : Behavioral Ecology and Sociobiology, 2008, vol. 62, pp. 599-605.)
- 13) En hiver, un corbeau qui découvre une carcasse de chevreuil commence à crier, ce qui attire beaucoup d'autres corbeaux à venir se nourrir à cette carcasse. Pourquoi attirer d'autres corbeaux avec qui on devra partager sa nourriture? Quelles observations ou expériences nous permettraient de supporter ou réfuter les hypothèses suivantes?
- Cela aide les frères et sœurs du découvreur à ne pas mourir de faim en hiver.
 - Cela permet de laisser d'autres individus s'approcher de la carcasse au cas où un prédateur se cache dans les environs de la carcasse.
 - Cela permet de surmonter les attaques du couple de corbeaux dans le territoire duquel la carcasse se trouve.

BIOL 4393 : Évolution

Chapitre 8 : Les cycles évolutifs

L'étude des cycles évolutifs (« *life histories* » ou histoires de vie) pose des questions telles que :

Vaut-il mieux atteindre la maturité sexuelle tôt ou tard dans la vie?

Vaut-il mieux se reproduire seulement une fois ou plusieurs fois dans sa vie?

Vaut-il mieux produire beaucoup de gamètes/jeunes sans trop d'investissement dans chacun, ou un plus petit nombre mais investir beaucoup dans chacun?

Vaut-il mieux investir son énergie dans la croissance, dans la reproduction, ou dans le maintien et la réparation du corps? Investir dans l'un peut empêcher d'investir dans l'autre.

Pourquoi les organismes vieillissent-ils, étant donné que vieillir nuit à la reproduction?

Ce faisant, les chercheurs essaient d'expliquer des stratégies de reproduction aussi variées que :

La femelle kiwi *Apteryx australis*, une espèce d'oiseau Néo-Zélandaise qui ne peut plus voler, pond un œuf de ½ kilogramme. Les femelles elles-mêmes pèsent 3 kilos, donc les œufs représentent un-sixième de leur poids corporel (et ce n'est même pas un record : chez certaines chauves-souris, le fœtus représente 40% du poids de la mère). La femelle kiwi prend un mois pour synthétiser son œuf, le pond, et laisse un mâle le couvrir pendant trois mois. Le jeune qui en sort est indépendant en moins d'une semaine.

Le poisson avec la durée de vie la plus courte est le gobie *Eviota sigillata*, qui meurt en moins de 59 jours dans les récifs coralliens qu'il habite. Ce poisson vit sous forme de larves pendant trois semaines, puis prend deux autres semaines à devenir mature, puis consacre quatre semaines à se reproduire (la femelle trouvera le moyen de produire trois couvées d'environ 125 œufs chacune). D'autre part, le poisson qui vit le plus longtemps est *Sebastes aleutianus*, lequel endure pendant 140 ans les eaux froides du large des Îles Aléoutiennes.

Parlant de poissons, mentionnons que le poisson-soleil *Mola mola* peut pondre jusqu'à 30 millions d'œufs d'un seul coup, tandis que le requin-baleine porte jusqu'à 300 jeunes en lui (cette espèce est ovovivipare : les jeunes éclosent et se développent à l'intérieur de la mère).

Quand l'ours polaire devient mature sexuellement, seulement 4 % de sa vie s'est écoulée; chez le chimpanzé, ce chiffre est 25 %. La mère tigre allaite ses jeunes pendant 8 semaines, l'orang-outan pendant 3 ans.

La position de base des biologistes est que les divers cycles évolutifs sont des adaptations pour maximiser le succès reproducteur à vie de l'individu, compte tenu de l'écologie dans laquelle il vit. Si cette hypothèse ne semble pas être supportée, les biologistes se demandent pourquoi. Il en va ainsi du vieillissement.

Pourquoi les organismes vieillissent-ils?

On parle de sénescence lorsque la probabilité de mourir augmente avec l'âge. La sénescence est presque universelle et le vieil âge s'accompagne toujours d'une perte de fertilité et d'autres facultés, même chez les organismes végétaux qui vivent très vieux,²² ou chez les animaux très vieux comme Harriet la tortue géante que Darwin a ramené de son voyage aux Galápagos et qui est finalement morte en 2006, au *Australia Zoo* en Australie, à l'âge de 176 ans.

Pourquoi vieillir, étant donné que ne pas vieillir permettrait de continuer à produire une progéniture et ainsi maximiser la représentation de ses gènes dans les prochaines générations? Deux idées, qui ne sont pas mutuellement exclusives :

1) Le vieillissement pourrait être une conséquence inévitable de la physiologie cellulaire; les organismes vieillissent parce qu'ils accumulent des dommages à l'ADN de leurs cellules somatiques à cause d'accidents de réplication de l'ADN, ou à cause d'attaques par les oxydants forts (des substances très réactives) qui s'échappent parfois des vieilles mitochondries (« *free radical hypothesis* »). Certains mécanismes de réparation de ces dommages ont réussi à évoluer, mais ils ne semblent pas suffisamment efficaces pour tout réparer. (Pourquoi? Est-ce impossible? Ou est-ce que la pression de sélection pour tout réparer tout le temps n'est pas aussi forte qu'on le pense – voir # 2 à la prochaine page.)

Par sélection artificielle, il est possible de faire vivre des drosophiles plus longtemps, par 20% environ. (La sélection consiste à baser la prochaine génération seulement sur les œufs des individus qui pondent tard dans leur vie plutôt que tôt; à la fin de l'expérience, non seulement l'âge moyen de la ponte est retardé, l'âge à la mort est aussi retardé.) Cela indique que le génome semble être assez variable pour mener à des adaptations qui allongent la vie, et la question devient alors : pourquoi ces adaptations ne s'expriment-elles pas normalement? (Encore une fois, voir # 2 à la prochaine page.)

Mais même si les expériences rallongent la durée de vie des drosophiles, elles ne les empêchent quand même pas de vieillir et éventuellement mourir. La théorie des dommages accumulés à l'ADN par les oxydants forts demeure la plus populaire (beaucoup de recherches se font) pour expliquer le vieillissement. Les résultats qui supportent le mieux cette hypothèse proviennent d'expériences où des nématodes et des drosophiles qui portent une mutation leur faisant produire plus d'anti-oxydants réussissent à vivre plus vieux. Notons aussi que les femmes vivent plus longtemps que les hommes, et il y a évidence que les cellules des femmes contiennent plus d'anti-oxydants que celles des hommes, un effet probable des œstrogènes.

(Un mot sur les drosophiles. Elles sont couramment utilisées pour tester des hypothèses évolutives. Cela s'explique par la facilité de les garder en grand nombre en laboratoire, et par leur temps de génération très court : elles peuvent commencer à pondre dès le deuxième jour de leur vie! De plus, leur génome est bien connu.)

²² À l'exception possible des pins aristés (« *bristlecone pines* ») vieux de plus de plus de 4500 ans, retrouvés en altitude dans le sud-ouest américain. On n'a pas encore d'évidence qu'ils sont moins performants que les spécimens plus jeunes. Il y a aussi les hydres (polypes d'eau douce) qui semblent pouvoir se régénérer indéfiniment.

2) La pression de sélection pour faire vivre un individu passé un certain âge est faible, parce qu'il est peu probable que l'individu va se rendre jusqu'à cet âge de toute façon; statistiquement, les chances sont que les prédateurs, maladies, accidents et autres facteurs extrinsèques de mortalité vont le tuer avant cet âge. Ceci pourrait expliquer pourquoi peu de mécanismes ont évolué pour empêcher le vieillissement.

Non seulement peu de mécanismes auraient évolué pour empêcher le vieillissement, peut-être même que des mutations néfastes qui n'agissent que tard dans la vie s'accumuleraient dans le génome, car en nature elles n'auraient pas le temps de s'exprimer et donc il y aurait peu de sélection naturelle contre elles. Un exemple est la maladie de Huntington. C'est une maladie génétique fatale mais quand même relativement courante (1 sur 15,000 personnes de descendance européenne). Elle frappe tard dans la vie, généralement après que la personne ait eu des enfants, donc elle affecte peu ou pas le succès reproducteur. En termes de sélection, le gène de la maladie de Huntington est donc plutôt neutre, ce qui explique sa fréquence relativement élevée pour une maladie fatale.

La « pléiotropie » désigne la situation où un gène a des effets multiples. La théorie de la « pléiotropie antagoniste » dit que si un gène a un effet positif tôt dans la vie (ex. : reproduction accrue) mais un effet négatif tard dans la vie (ex. : susceptibilité au cancer), ce gène pourra être avantagé par la sélection naturelle malgré son effet négatif, car cet effet négatif a peu de chance de s'exprimer avant que l'organisme meure à cause d'une autre raison de toute façon. L'idée est intéressante, mais on connaît très peu d'exemples de gènes ayant des effets opposés à deux temps différents de la vie.

Une idée similaire (la théorie – hypothèse!– du soma jetable, « *disposable soma theory* ») dit qu'il peut être avantageux d'investir dans la reproduction maintenant, quand on est de toute évidence en vie, même si cela nous affaiblit pour demain, car il n'y a pas de garantie qu'on soit encore en vie demain (compromis entre reproduction et maintenance, entre un tiens et deux tu l'auras).

Exemple : Une expérience avec des mouches tsé-tsé a rapporté que les mâles placés avec plusieurs femelles (sex-ratio de 5:25), donc qui avaient la chance de s'accoupler souvent, ne vivaient que 60 jours en moyenne plutôt que 70 jours chez les mâles vivant avec relativement moins de femelles (sex-ratio 15:15). Ayant plus de chance de s'accoupler, les mâles entourés de plus de femelles en profitaient et y donnaient le maximum, même si cela les affaiblissait à long terme.

Autre exemple : chez les mammifères, les espèces chez qui le dimorphisme sexuel est plus grand (les mâles investissent beaucoup dans la sélection intra-sexuelle et donc dans la reproduction) sont aussi les espèces où les mâles vivent beaucoup moins longtemps que les femelles.

L'hypothèse du soma jetable prédit que les organismes seraient plus enclins à se reproduire tôt dans la vie et « accepter » de grandir plus lentement ou de vieillir plus vite (= investir dans la reproduction plutôt que la croissance et la réparation cellulaire) lorsque les taux de prédation sont élevés.

Exemple : les populations de poissons fortement exploités par les pêcheurs finissent par présenter des individus qui se reproduisent plus tôt dans la vie, et à une plus petite taille, qu'auparavant. Dans le cas des poissons (qui continuent de grandir toute leur vie), se reproduire plus tôt (donc, à plus petite taille) aux dépens d'une croissance rapide n'est pas idéal normalement, car le nombre d'œufs produits est corrélé avec la taille, et donc moins d'œufs sont produits tôt dans la vie. Mais s'il est impossible de devenir gros à cause du prédateur humain qui prend tous les gros poissons, alors seuls les gènes qui favorisent la reproduction tôt vont rester dans la population. La disparition des gènes favorisant la croissance rapide et la grande taille explique pourquoi les populations surexploitées prennent beaucoup de temps à comprendre de gros poissons à nouveau lorsque la pêche est finalement interdite. De plus, les petits poissons sont peut-être bien adaptés dans un contexte de pêche intensive, mais seulement dans celui-ci, et lorsque la pêche est finalement interdite, les seuls petits poissons qui restent ne sont pas si bien adaptés à l'environnement normal (ils peuvent, par exemple, être plus vulnérables aux prédateurs), et c'est pour cela que les populations ne reviennent pas en santé rapidement. Des exemples similaires existent avec des populations de mammifères et de plantes exploitées.

Autre exemple : les opossums de Virginie n'ont pas beaucoup de défenses contre les prédateurs et ils se reproduisent tôt et montrent des signes de vieillesse (cataractes, arthrite, perte de poils) dès l'âge de 1 an et demi. Mais sur une île côtière de l'état de Georgie où il n'y a pas de prédateurs depuis 4000 ans, les opossums vivent plus vieux (24.6 versus 20 mois en moyenne), montrent moins de signes de vieillesse, et ont moins tendance à produire des grosses portées tôt dans la vie, car ils ont plus de chances de produire beaucoup de portées au total. (Mais pourrait-il y avoir d'autres différences entre l'île et le continent qui pourrait expliquer ces résultats?)

Autre exemple : Lorsque des guppies (des poissons d'eau douce) sont transférés de rivières sans prédateurs à des rivières avec prédateurs, et suivis sur 30 générations, leur âge moyen de maturité sexuelle change et devient plus tôt.

Autre exemple : pour un même poids, les oiseaux vieillissent plus lentement que les mammifères. Est-ce parce que le vol leur permet de mieux échapper aux prédateurs, et donc d'échapper à la pression d'avoir à se reproduire tôt dans la vie?

L'hypothèse du soma jetable prédit aussi que les organismes qui réussissent à vivre vieux devraient aussi être ceux qui « se ménagent », qui ne se reproduisent pas intensément tôt dans la vie. Et effectivement, les espèces centenaires ont des taux de reproduction plutôt lents.

Pourquoi la ménopause?

La ménopause fait perdre à la femme sa capacité de reproduction. Mais la sélection naturelle favorise les femmes qui se reproduisent. Alors pourquoi la sélection naturelle n'a-t-elle pas éliminé la ménopause et fait en sorte que les femmes se reproduisent toute leur vie? Deux réponses sont possibles :

- 1) La ménopause pourrait n'être qu'un artefact de notre vie moderne anormalement allongée. Chaque femme vient au monde avec un certain nombre de follicules déjà présents dans ses ovaires (entre 300,000 et 1,000,000). Aucun nouveau follicule n'est produit pendant la vie. À chaque cycle menstruel, plusieurs milliers de follicules se développent, bien qu'un seul donne éventuellement un ovule. Vers l'âge de 50 ans la femme a épuisé ses réserves de follicules, et la ménopause commence. L'hypothèse de l'artefact dit que pratiquement aucune femme vivait passé 50 ans de toute façon chez nos ancêtres évolutifs; donc la ménopause ne se manifestait jamais et il n'y avait donc pas de fortes pressions de sélection pour continuer à se reproduire à cet âge si rarement atteint.

- 2) La ménopause pourrait être adaptative. Plusieurs femmes dans les sociétés « primitives » actuelles atteignent l'âge de 80-90 ans malgré l'absence de médecine moderne, un fait qui va à l'encontre de l'hypothèse de l'artefact. **Si** cela était aussi le cas chez nos ancêtres évolutifs, pourquoi l'évolution n'a-t-elle pas mené à la formation d'un plus grand nombre de follicules dans les ovaires de la femme pour lui permettre de se reproduire après l'âge de 50 ans? Une analyse récente de données démographiques en provenance d'un village de Gambie (Afrique), pour les années 1950-1975 (une période où la médecine moderne était absente de ce village) a révélé que la mortalité infantile n'était pas affectée par la présence ou absence du père ou du grand-père de l'enfant, mais qu'elle était diminuée de moitié par la présence de la grand-mère (qui était ménopausée et donc disponible pour aider sa fille à élever son petit-enfant). Avec un modèle mathématique, les auteurs ont calculé que l'amélioration du succès reproducteur de la grand-mère qui aide ses petits-enfants était plus grand que si la grand-mère avait décidé de se reproduire elle-même entre l'âge de 50 et 65 ans (tenant compte de plusieurs facteurs comme la plus grande probabilité, à un âge plus élevé, de naissances problématiques, de problèmes génétiques de l'enfant, et de la mort de la mère avant que l'enfant ne devienne indépendant).²³

²³ D.P. Shanley et al., 2007, Testing evolutionary theories of menopause, Proceedings of the Royal Society B 274: 2943-2949.
Pour la ménopause chez un animal autre que l'humain (l'épaulard), voir: Science 337:1313 (14 septembre 2012).

Se reproduire seulement une fois, ou plusieurs fois, dans sa vie?

Les organismes qui se reproduisent plusieurs fois dans leur vie sont dits « itéropares ». Ceux qui ne le font qu'une fois dans leur vie sont « sémelpares ».

Les espèces sémelpares (une seule reproduction) vivent dans une écologie où les chances de survivre jusqu'à une deuxième reproduction sont faibles. Par exemple : les plantes annuelles ne peuvent pas survivre à l'hiver ou à la saison sèche, sauf sous forme de graines; le saumon du Pacifique s'épuise à remonter les rivières et n'a plus d'énergie pour échapper aux prédateurs ou aux parasites; l'agave (la plante qui donne la tequila) épuise toutes ses ressources à former des fleurs géantes qui lui permettront d'attirer plus de pollinisateurs que ses compétiteurs. Plutôt que d'investir de l'énergie à survivre jusqu'à une deuxième reproduction qui est de toute façon peu probable, ces espèces investissent tout dans un seul épisode reproducteur.

Combien de jeunes produire par couvée ou par année?

L'hypothèse de David Lack (1947) dit que chez les oiseaux la grosseur d'une couvée devrait être adaptée, c'est-à-dire qu'elle devrait être celle qui donne le plus de jeunes (les couvées plus petites donneraient moins de jeunes car elles ont moins de jeunes en partant, et les couvées plus grosses donneraient moins de jeunes car il devient difficile de les nourrir tous et le taux de mortalité par jeune augmente trop). Pour tester cette hypothèse, il suffit de changer artificiellement la grosseur de couvées naturelles (en ajoutant ou en enlevant des œufs du nid) et compter combien de jeunes les parents réussissent à sevrer. La grosseur de couvée qui donne le plus de jeunes sevrés dans ces expériences devrait s'adonner à être la même qu'on retrouve le plus souvent en nature, si effectivement la sélection naturelle « essaie » de maximiser le nombre de jeunes sevrés par couvée.

La plupart des tests expérimentaux de l'hypothèse de Lack indiquent que les couvées en nature sont plus petites que la grosseur idéale indiquée par les tests expérimentaux. Il y a trois explications possibles :

- 1) La grosseur de couvée actuelle peut n'être qu'un vestige évolutif. Elle a été fixée génétiquement à un moment où la quantité de nourriture était plus faible que maintenant, et c'est pour cette raison qu'elle est plus petite qu'elle devrait l'être. Cette explication est convaincante seulement pour les espèces qui bénéficient beaucoup des changements environnementaux causés par la récente expansion humaine.
- 2) Il y aurait un compromis entre succès présent et succès futur. Plutôt que de tenir compte du succès de la présente couvée seulement, il faudrait tenir compte du succès à vie des parents. Les parents pourraient pondre des couvées plus petites pour ne pas s'épuiser complètement et ne pas ruiner leurs chances de se reproduire à nouveau.

Pour illustrer l'impact de l'effort de reproduction présent sur la reproduction future, plusieurs études ont mesuré l'effet d'ajouter un œuf à la couvée sur le succès de la couvée de l'année suivante. Environ la moitié de ces études ont

trouvé un effet : les parents qui ont dû élever un jeune de plus ont eu moins de succès l'année suivante, à comparer avec les parents qui avaient précédemment élevé le nombre normal de jeunes.

- 3) Plutôt que de mesurer le nombre de jeunes sevrés, il faudrait mesurer le succès de ces jeunes. Les parents pourraient pondre des couvées plus petites pour optimiser la qualité des jeunes sevrés plutôt que leur nombre.

Une étude avec des tyrans (un oiseau) a ajouté ou enlevé des œufs dans les couvées et a suivi le futur succès reproducteur des femelles élevées dans ces couvées expérimentales. Les femelles élevées dans une couvée réduite ont produit plus de jeunes, une fois devenues adultes, que les femelles élevées dans une couvée augmentée.

Quelle grosseur d'œufs produire?

Chez les poissons, il y a généralement une corrélation inverse entre le nombre total d'œufs produits par ponte et la grosseur des œufs : plus les œufs sont petits, plus on peut en pondre. Il y a aussi généralement une corrélation positive entre la grosseur des œufs et leur chance de survie : les plus gros œufs survivent mieux. En multipliant, pour chaque grosseur d'œufs, la taille de la ponte avec le taux de survie, on peut trouver la grosseur optimale des œufs, celle qui donnera le plus de jeunes ayant survécu.

Depuis la fin des années 1980, une éclosérie en Colombie-Britannique ensemence plusieurs rivières avec des saumons élevés en aquaculture. Il est facile de mesurer le nombre d'œufs que chaque femelle captive pond, la grosseur de ces œufs, et le taux de survie des jeunes jusqu'à l'âge où les poissons sont relâchés dans les rivières. On peut donc calculer la grosseur optimale des œufs. Elle est de 0.15 g. Les saumons sauvages pondent généralement des œufs plus gros, au-dessus de 0.30 g. Cela s'explique par le fait que le taux de survie des œufs en nature est probablement plus faible qu'en éclosérie, à cause des prédateurs d'alevins (= jeunes qui sortent des œufs), ce qui crée une pression de sélection pour des œufs plus gros (= alevins plus gros et plus mobiles). Mais le plus intéressant est ceci : les stocks d'éclosérie à la fin des années 1980 ont été créés à partir d'individus sauvages qui pondaient des œufs de 0.30 g. Il est possible de suivre l'évolution de la grosseur des œufs qu'ils ont produits dans le nouvel environnement qu'était l'éclosérie, environnement où la survie des œufs est plus grande et où la taille optimale prédite est 0.15 g. Les résultats sont qu'effectivement, depuis que l'éclosérie a été créée, la grosseur des œufs a progressivement diminué, s'éloignant de 0.30 g et s'approchant de plus en plus de 0.15 g. La grosseur des œufs a changé et est devenu adapté au nouvel environnement que représente l'éclosérie.

Questions à réflexion :

- 1) Comme vous l'avez sans doute remarqué, l'explication de cycles évolutifs fait souvent appel à la notion de compromis. Rien n'est gratuit. Si un organisme dépense de l'énergie pour réparer ses dommages cellulaires et empêcher le vieillissement, il lui reste moins d'énergie pour la reproduction. Si au contraire il met beaucoup d'énergie dans la reproduction, il lui en reste moins pour réparer les dommages cellulaires et donc il vieillit. Si une femelle décide de produire des gros œufs, elle ne peut pas en produire beaucoup; si au contraire elle décide d'en produire beaucoup, il faut qu'ils soient petits. C'est difficile de pondre beaucoup de gros œufs. Mais il faut dire qu'il y a au moins une espèce où la femelle réussit à pondre beaucoup de gros œufs : les reines d'abeilles. Pourquoi ces femelles parviennent-elles à échapper au compromis nombre-grosseur d'œufs?
- 2) Une espèce d'oiseau vit en moyenne quatre ans et se reproduit une fois par année à partir de l'âge de 2 ans. Cette espèce prend soin de ses jeunes. Vous pouvez mesurer l'effort parental en mesurant le nombre de fois que chaque parent ramène de la nourriture au nid pour les jeunes (en prenant pour acquis que la quantité de nourriture disponible dans l'environnement est relativement constante, de telle sorte que les différents niveaux d'approvisionnement en nourriture reflètent le niveau d'effort parental plutôt que seulement le succès de capture de proies). Pensez-vous que l'effort parental va être le même d'année en année? Si oui, pourquoi? Si non, comment devrait-il varier, et pourquoi?
- 3) Un poisson mâle qui prend soin tout seul des œufs qu'il a fécondés va parfois manger ces œufs s'il a des doutes sur sa paternité (si, par exemple, beaucoup d'autres mâles étaient présents dans les environs quand la femelle a déposé ses œufs près de lui – voir page 55). Supposons que cette espèce de poisson se reproduit deux ou trois fois par été, pendant deux ou trois ans. D'après vous, ce comportement cannibale a-t-il plus de chances de survenir tôt ou tard dans la saison? Tôt ou tard dans la vie?
- 4) Chez le Saint-Pierre (une sorte de poisson), les œufs peuvent être sous la garde de la mère seulement ou du père seulement, mais il est plus fréquent que ce soit le père seulement. Ces poissons se reproduisent à longueur d'année. Pensez aux coûts sur la reproduction à vie que peuvent représenter plusieurs jours de soins parentaux – pendant lesquels il est plus difficile de se nourrir – et donnez une hypothèse pour expliquer la prépondérance des soins parentaux mâles plutôt que femelles. Imaginez une expérience ou une série d'observations pour tester votre hypothèse.
- 5) Chez certaines espèces d'araignées, la mère donne son propre corps à manger à ses petits. Faites une prédiction sur le taux de survie en nature d'une femelle que vous empêcheriez expérimentalement de donner son corps à manger à ses jeunes.
- 6) Chez les espèces parentales qui se reproduisent plusieurs fois dans leur vie, chaque jeune veut être nourri par ses parents le plus longtemps possible, mais les parents ne sont peut-être pas toujours d'accord. À quel moment est-ce qu'un parent veut sevrer ses jeunes, et pourquoi commence-t-il à résister aux demandes parfois bruyantes de ses jeunes?

- 7) Le début du chapitre nous apprend que l'espèce de poissons qui vit le plus longtemps vit dans des eaux froides (*Sebastes aleutianus*, 140 ans, au large des Iles Aléoutiennes). Pensez-vous que c'est une coïncidence qu'il s'agisse d'une espèce d'eaux froides?
- 8) Et êtes-vous surpris si je vous dis que le poisson *Eviota sigillata*, dont la durée de vie est de seulement 59 jours même en laboratoire (début du chapitre), est un petit poisson qui vit naturellement dans un milieu (récifs coralliens) très riche en prédateurs?
- 9) Pourquoi pensez-vous que les bouteilles de jus de bleuets annoncent en grandes lettres « Riche en anti-oxydants » sur leurs étiquettes?²⁴
- 10) En Californie il y a des populations de couleuvres qui vivent sur les rivages de lacs (elles se nourrissent de poissons) et il y en a d'autres qui vivent dans des champs humides (elles se nourrissent de grenouilles). Le long des lacs il y a beaucoup d'oiseaux prédateurs de couleuvres; dans les champs il y en a beaucoup moins. Faites des prédictions sur les différences entre couleuvres de lacs et couleuvres de champs en ce qui concerne (A) leur capacité à vivre vieilles, même en captivité; (B) l'âge auquel elles commencent à se reproduire; (C) le nombre de jeunes produits par année; (D) la quantité d'oxydants libérés par leurs mitochondries; (E) la capacité de leurs cellules à réparer les dommages subis par leur ADN. (American Naturalist, vol. 175, pp. 147-159, 2010)
- 11) En se souvenant que le vieillissement est probablement fonction, du moins en partie, de la libération d'oxydants forts dans les cellules, pouvez-vous expliquer que certains petits mammifères, comme la souris ou le rat, ne vivent que 2-3 ans en nature, alors que d'autres, habituellement bien plus gros, comme l'éléphant, vivent plusieurs décennies?
- 12) Que répondre à l'argument suivant : « Il y a toujours de la prédation. On ne peut jamais être certain de survivre jusqu'à demain. Alors on devrait s'attendre à ce que toutes les espèces se reproduisent le plus tôt possible dans leur vie. S'il y en a qui commencent à se reproduire relativement tard dans leur vie, c'est parce qu'elles sont mal-adaptées, elles n'ont pas encore eu les mutations nécessaires pour être capables de se reproduire tôt dans la vie. »
- 13) Vous disposez d'un modèle empaillé d'épervier brun, un prédateur d'oiseaux adultes, et d'un modèle empaillé de troglodyte familial, un prédateur d'œufs d'oiseaux. Vous connaissez l'emplacement de nids de sitelles à poitrine blanche, une espèce qui ne vit pas vieux (2 ans), et de nids de sitelles à poitrine rousse, une espèce qui vit plus vieux (6 ans). Les sitelles font souvent du "*mobbing*": elles houspillent et harcèlent les prédateurs qu'elles veulent décourager de rester dans les environs. Faites une expérience qui testerait les principes énoncés dans le présent chapitre. (Puis allez voir : Animal Behaviour, vol. 60, pp. 263-267, 2000)

²⁴ Mais je ne veux pas donner de fausses impressions : l'hypothèse découle bien de la théorie, mais pourtant les meilleures études modernes n'ont PAS réussi à trouver des effets bénéfiques sur la santé pour les suppléments ALIMENTAIRES d'anti-oxydants. Il semble que le niveau d'anti-oxydants dans le corps soit régulé très étroitement par des mécanismes homéostatiques, peu importe combien vous en mangez.

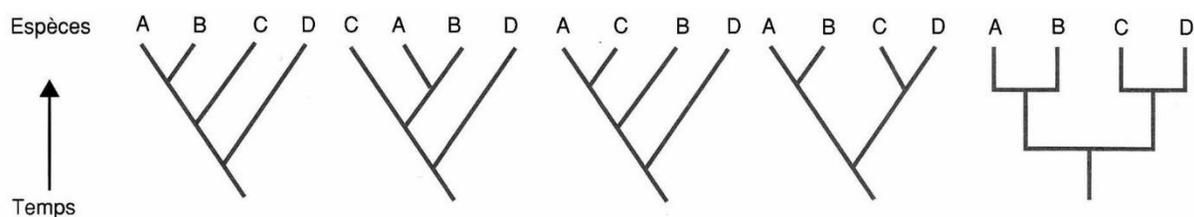
BIOL 4393 : Évolution

Chapitre 9 : Arbres phylogénétiques

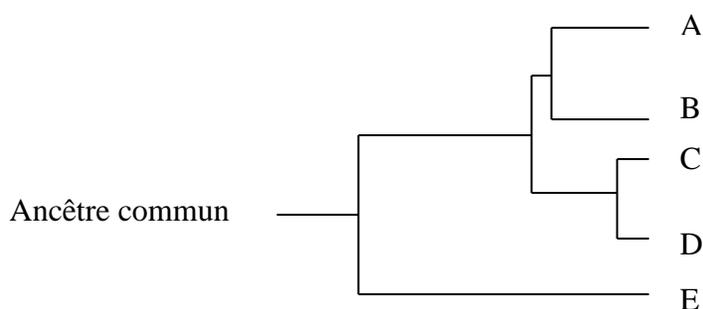
L'histoire évolutive d'une espèce ou d'un groupe d'espèces est la phylogénie.²⁵

La phylogénèse (ou phylogénétique), quant à elle, est l'étude de cette histoire évolutive, ou en d'autres mots l'étude des arbres généalogiques des espèces.

Les arbres phylogénétiques prennent la forme d'embranchement. En voici quelques exemples.



Habituellement, il n'y a pas d'échelle de temps sur l'arbre phylogénétique. Mais parfois il peut y en avoir une, estimée selon le registre fossile et les horloges moléculaires; dans de tels cas, la longueur de l'embranchement est proportionnelle au temps écoulé depuis que les espèces se sont différenciées de leur ancêtre commun. Exemple :



Les arbres phylogénétiques ne représentent pas une connaissance absolue. Ils sont plutôt des hypothèses, des tentatives d'établir la descendance évolutive d'un groupe d'espèces au meilleur de notre connaissance, en utilisant le plus d'objectivité possible.

²⁵ Par opposition à l'ontogénie, qui est l'histoire du développement d'un individu.

Terminologie :

Groupe monophylétique: Groupe qui comprend tous les descendants d'un ancêtre commun.

Exemple: les mammifères. Tous les mammifères sont descendus d'un ancêtre commun, et cet ancêtre commun n'a donné naissance qu'aux mammifères et rien d'autre.

Groupe paraphylétique: Groupe qui partage un ancêtre commun, mais sans inclure tous les descendants de cet ancêtre.

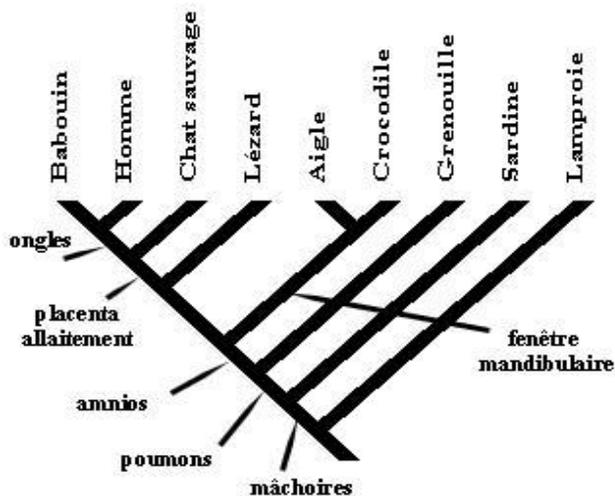
Exemple: les reptiles. Les reptiles ont tous un ancêtre commun, mais cet ancêtre commun a aussi donné naissance aux oiseaux (beaucoup d'évidences anatomiques et paléontologiques indiquent que les oiseaux ne sont que des dinosaures emplumés) et les oiseaux ne font pas partie des reptiles. Donc les reptiles sont un groupe paraphylétique. Si un jour les taxonomistes décident d'inclure les oiseaux dans le groupe nommé « reptiles », alors les reptiles deviendront un groupe monophylétique.

Trait primitif: Trait ancien retrouvé chez un ancêtre commun lointain.

Trait dérivé: Trait apparu plus récemment dans l'évolution d'une espèce.

Synapomorphie: Trait dérivé qui est partagé par plusieurs espèces qui l'ont hérité d'un ancêtre commun. (En anglais; « *synapomorphy* » ou « *shared derived character* ».) On dira par exemple que les poils sont une synapomorphie des mammifères.

Cladogramme: Arbre phylogénétique où chaque nouvel embranchement est identifié par l'apparition d'un ou plusieurs traits dérivés, lesquels sont nommés sur l'arbre.



Traits utilisés pour construire un arbre phylogénétique :

La logique de base pour construire un arbre phylogénétique est: plus deux groupes sont apparentés (partagent un ancêtre commun récent), plus ils partagent des traits en commun. Construire un arbre consiste donc à considérer comme proches parents les espèces qui se ressemblent le plus. Mais :

- 1) Il faut choisir des traits pertinents aux espèces étudiées, et pour lesquels on pourra associer une valeur mesurable (habituellement 0 ou 1, pour “absent” et “présent”).

Exemples de traits: Forme des os, forme des feuilles, méthode de reproduction, type de tégument, séquence des nucléotides dans un gène, sorte de comportements innés, production de certaines enzymes, résistance aux pesticides, développement embryonnaire, caractéristiques du cycle évolutif, etc.

- 2) Il faut choisir des traits qui sont indépendants les uns des autres.

Les techniques utilisées pour bâtir un arbre phylogénétique comptent et comparent le nombre de similarités et de différences entre espèces. Si une similarité dans un trait entraîne forcément une similarité dans un deuxième trait, ça serait tricher que de compter ces deux caractères; ça reviendrait à compter la même similarité deux fois.

- 3) Il faut essayer d’identifier, et de ne pas inclure, les cas d’analogie.

La logique de base de l’arbre phylogénétique est que les similarités sont seulement dues à une descendance commune. Ce serait donc tricher d’inclure des similarités dues à l’analogie plutôt qu’à la descendance commune. Il faut donc ne pas inclure les cas d’analogies (aussi appelé convergence évolutive). Par exemple, il faut reconnaître que les nageoires de dauphins et de manchots sont analogues et il ne faut pas inclure ce trait dans l’analyse. Parfois, reconnaître les analogies n’est pas si facile et devient une question de jugement, ce qui introduit un peu de subjectivité dans l’exercice. Si on ne peut pas identifier et éliminer les cas d’analogie correctement, alors il y aura du “bruit” dans nos données.

- 4) Il faut aussi reconnaître la possibilité de réversions (retours vers la condition ancestrale).

Le problème des réversions se fait particulièrement sentir lorsque des séquences de nucléotides de l’ADN sont utilisées comme trait. En effet, si une mutation peut substituer A pour C à un locus, il n’est pas inconcevable qu’une autre mutation puisse facilement substituer C de retour à A plus tard dans l’histoire évolutive. Donc ici aussi, on aurait une similarité qui n’est pas due à une descendance commune récente, mais plutôt à une réversion. Les techniques mathématiques utilisées pour bâtir les arbres phylogénétiques ne peuvent pas distinguer entre réversion et descendance commune récente. Les réversions introduisent donc du bruit dans les données.

- 5) Il est souvent utile d’avoir un ou quelques traits primitifs pour ancrer la technique, pour enraceriner l’arbre, pour savoir dans quelle direction (« polarité ») les changements se sont faits dans le temps.

Ces traits sont habituellement obtenus en comparant le groupe d’espèces à l’étude avec une espèce de référence (“*outgroup*”) que l’on sait (d’après le registre fossile ou l’embryologie) être plus ancienne.

A cause de leur effet commun d’introduire du bruit dans les données qui servent à bâtir des arbres phylogénétiques, les cas d’analogie et de réversions sont souvent désignés par le terme technique “homoplasie”. Les chercheurs essaient de minimiser le risque d’homoplasie en utilisant des traits qui n’évoluent pas trop rapidement, car ce sont dans les traits qui évoluent rapidement que l’analogie et la réversion ont le plus de chances de se réaliser.

Techniques utilisées pour construire les arbres phylogénétiques :

Il existe plusieurs outils mathématiques pour essayer de grouper ensemble les espèces d'après leurs similarités et leur histoire évolutive. Les noms de ces techniques, en anglais, sont:

“Maximum parsimony analysis”

“Maximum likelihood”

“Bayesian analysis”

“Genetic distances”

“Unweighted pair group method with arithmetic mean”

Je ne rentre pas dans les détails techniques de ces méthodes, sauf peut-être pour vous glisser un mot sur la première. La parcimonie est une approche qui consiste à chercher l'explication la plus simple. Dans le cas de la construction d'un arbre phylogénétique, la parcimonie consiste à arranger les espèces dans l'arbre de telle sorte que chaque trait dérivé n'apparait qu'une seule fois au cours de l'évolution, ou, si une seule fois n'est pas possible, alors le moins de fois possible.

Des applications des arbres phylogénétiques :

La phylogénie peut être utilisée dans des tests de la co-évolution. En effet, on devrait s'attendre à ce que deux espèces fortement associées l'une à l'autre (deux symbiontes, par exemple) évoluent ensemble. Les arbres phylogénétiques des deux symbiontes devraient donc être similaires, voire même identiques. Et cela semble être souvent le cas: on connaît des exemples pour les pucerons et les bactéries qui vivent dans leur système digestif, de même que pour les fourmis fongicoles et les champignons qu'elles cultivent dans leur nid.

La phylogénie peut être utilisée pour trouver la souche de certains agents pathogènes. En établissant l'arbre phylogénétique des différentes souches du virus responsable du SIDA (VIH) chez l'humain de même que chez diverses populations de singes, on a pu démontrer qu'une forme du virus (le VIH-1, le plus commun et le plus virulent) a sauté au moins deux fois du chimpanzé à l'humain, et qu'une deuxième forme, moins virulente et moins répandue (le VIH-2), a sauté du mangabey couronné (*Cercocebus atys*) à l'humain.

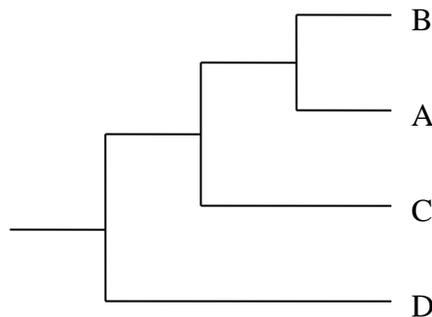
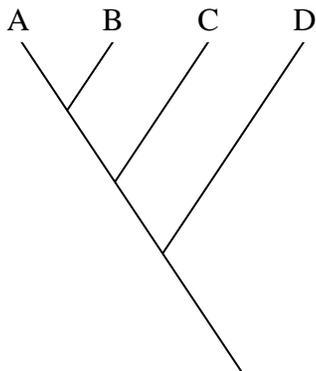
Dans deux cas célèbres, on a utilisé la phylogénie des souches de VIH pour démontrer qu'un dentiste de la Floride avait involontairement transmis le virus à six de ses patients (l'ADN des virus des six patients et du dentiste étaient plus semblables entre eux qu'à ceux portés par le reste de la population souffrant du SIDA), et aussi qu'un docteur avait volontairement transmis le VIH à son “ex” à partir d'un échantillon pris chez un de ses patients souffrant du SIDA.

La phylogénie peut aussi aider à trouver la chronologie de dispersion d'une espèce. L'analyse phylogénétique des différents groupes humains est consistante avec l'évidence paléontologique qui dit que l'humain a d'abord évolué en Afrique, puis est passé en Europe et en Asie, et de l'Asie est passé en Australie et en Amérique du Nord en passant par le détroit (l'isthme, à cette époque) de Béring.

Questions à réflexion :

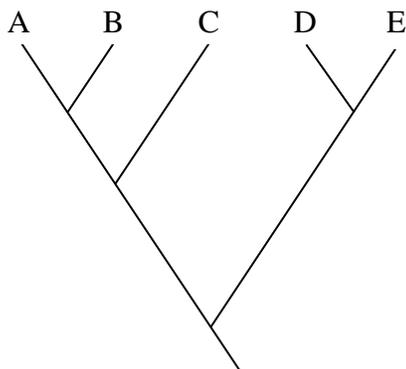
- 1) Les poissons sont-ils un groupe monophylétique?

- 2) Considérez les deux arbres phylogénétiques ci-dessous. Maintenant, dites si chacun des énoncés suivants est vrai ou faux, et justifiez chaque réponse par une brève explication.
 - a) Ces deux arbres phylogénétiques sont équivalents (ils donnent la même information phylogénétique).
 - b) Dans le cas de l'arbre de gauche, il est légitime de penser que l'espèce C a divergé de la lignée évolutive il y a deux fois plus longtemps que l'espèce B.
 - c) Dans le cas de l'arbre de gauche, parmi toutes les paires possibles d'espèces (AB, AC, AD, BC, BD, CD), il n'y a qu'une seule paire qui représente un groupe monophylétique.
 - d) L'espèce D est la plus primitive, tandis que les espèces A et B ont plus de traits dérivés.



- 3) Vous comparez l'ADN de populations d'indigènes africains (A), d'européens (B), de chinois (C), d'aborigènes australiens (D), et d'inuits nord-américains (E). Basé sur les similarités et différences de ces échantillons d'ADN, vous établissez l'arbre phylogénétique de ces cinq populations humaines. À quoi devrait ressembler cet arbre, si ce qui est écrit au dernier paragraphe de la page précédente est vrai?

- 4) Considérez cinq souches de virus apparentées : le virus du SIDA humain HIV-1, le virus du SIDA humain HIV-2, le virus SIV d'une population de chimpanzés de l'Afrique de l'est, le virus SIV d'une population de chimpanzés de l'Afrique de l'ouest, et le virus SIV du mangabey couronné. Placez chacune de ces cinq souches de virus dans l'arbre phylogénétique ci-dessous d'une façon qui supporterait l'idée que le HIV-1 a sauté d'une population de chimpanzés de l'Afrique de l'ouest à l'humain, tandis que le HIV-2 a sauté d'une population de mangabey couronné à l'humain.



- 5) Vous mesurez la présence (= 1) ou l'absence (= 0) de 7 traits différents (et indépendants les uns des autres) chez trois espèces apparentées (A, B, C) et une espèce non-apparentée (« *outgroup* »), et vous obtenez les résultats suivants :

| | Trait 1 | Trait 2 | Trait 3 | Trait 4 | Trait 5 | Trait 6 | Trait 7 |
|-----------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| <i>Outgroup</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Espèce A | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Espèce B | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| Espèce C | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |

Dessinez le cladogramme correspondant à ces résultats.

- 6) Dessinez l'arbre phylogénétique des trois espèces suivantes, basé seulement sur la section d'ADN fournie. S'il y a plus qu'une possibilité, dites comment il faudrait procéder pour trouver la plus probable.

Espèce A A G C G G A T A T T C G C G T C A A
 Espèce B A G C G G A T A T C C G C G A C A A
 Espèce C A G C C G A T T A C C A C G T A A A

BIOL 4393 : Évolution

Chapitre 10 : Spéciation et biogéographie

Définition de « espèce » :

Le concept biologique de l'espèce fut initialement présenté par le biologiste Ernst Mayr. Ce concept représente la définition la plus populaire de ce qu'est une espèce, bien qu'il soit parfois difficile à mettre en pratique (voir « concept morphologique » ci-dessous). Il dit qu'une espèce est un groupe d'organismes qui peuvent se reproduire entre eux et donner naissance à une progéniture viable et fertile.

Les sous-espèces sont définies comme des groupes qui peuvent se reproduire entre eux (d'un groupe à l'autre), mais dont la descendance est moins viable que si les organismes s'étaient reproduits à l'intérieur de leur propre groupe.

Les espèces-sœurs sont des espèces très apparentées sur un arbre phylogénétique (l'arbre généalogique des espèces). Elles sont quand même des espèces séparées.

Le concept phylogénétique de l'espèce dit qu'une espèce est le plus petit groupe d'organismes ayant un ancêtre commun sur un arbre phylogénétique.

Le concept morphologique de l'espèce n'utilise que les différences morphologiques pour distinguer les espèces. Ceci est souvent la seule façon d'identifier les espèces fossiles, car on ne peut pas tester leur capacité de se reproduire entre elles, et parfois on n'a pas assez d'informations sur elles pour créer un bon arbre phylogénétique. C'est aussi la meilleure façon d'identifier les espèces asexuées (par définition, elles ne peuvent pas se reproduire entre elles). Finalement, c'est la meilleure façon d'identifier les espèces rares pour lesquelles on ne dispose que de peu d'individus, ou seulement d'individus capturés morts.

Anneau d'espèces :

Connaissez-vous le jeu où on souffle une longue phrase dans l'oreille de son voisin, qui la souffle à son tour à son voisin, et ainsi de suite tout autour de la table jusqu'à ce que la phrase nous revienne, et souvent elle est devenue différente? À quelques endroits dans le monde, il existe quelque chose de similaire avec les espèces : un anneau (ou un fer à cheval) de populations qui entourent un milieu inhospitalier et infranchissable, formant une suite géographique où les deux populations aux extrémités du fer à cheval ne peuvent pas se reproduire entre elles (elles sont donc des espèces différentes), mais elles sont unies entre elles tout le long du fer à cheval par des intermédiaires qui elles peuvent s'interféconder. Suivre le fer à cheval d'une extrémité à l'autre (ou, possiblement aussi, de son milieu vers chacune des extrémités) offre une représentation spatiale de la création d'une nouvelle espèce telle qu'elle aurait pu survenir dans le temps.

Exemples: populations de salamandres (*Ensatina* spp.) autour de la vallée de San Joaquin en Californie; populations de goélands argentés et goélands bruns autour du pôle nord; populations de mésanges charbonnières (*Parus major*) autour de l'Himalaya.

Facteurs qui vont promouvoir la spéciation (= la formation de nouvelles espèces) :

- Isolement géographique

Les populations séparées par une chaîne de montagne, un grand fleuve, un désert, l'eau entre deux îles ou entre une île et le continent, deviennent isolées reproductivement et peuvent évoluer dans des directions différentes.

- Isolement écologique

Les populations qui développent des attractions pour des niches écologiques différentes (manger des fruits plutôt que des noix, parasiter différentes espèces, préférer un sous-habitat différent, etc.) ou pour des temps d'activité différents (jour versus nuit, par exemple) deviennent isolées reproductivement et peuvent évoluer dans des directions différentes.

- Isolement biologique de la reproduction

Les populations qui développent des goûts différents dans le choix du partenaire, ou des comportements de cour différents, ou des organes copulateurs différents, ou des périodes reproductrices différentes, ou des spermatozoïdes et ovules différents, deviennent isolées reproductivement et peuvent évoluer dans des directions différentes.

- Isolement génétique

Les populations dont le nombre de chromosomes change deviennent isolées reproductivement et peuvent évoluer dans des directions différentes.

Types de spéciation :

Spéciation allopatrique : les espèces se forment suite à une séparation géographique.

Spéciation parapatrique : les espèces se forment suite à une adaptation à deux environnements différents mais quand même adjacents.

Spéciation sympatrique : les espèces se forment suite à des spécialisations différentes à l'intérieur d'un même environnement géographique (habituellement un isolement écologique).

Allo- >>>>>> deux environnements séparés.

Para- >>>>>> deux environnements qui se touchent.

Sym- >>>>>> à l'intérieur d'un même environnement.

Importance de la sélection naturelle dans le processus de spéciation :

Dans le cas de l'isolement géographique et de l'isolement écologique, la sélection naturelle joue un rôle très important pour la spéciation : elle favorise des adaptations différentes dans des populations différentes. Mais elle joue aussi un autre rôle. Si deux populations isolées géographiquement reviennent en contact l'une avec l'autre, ou si la possibilité de contact est toujours présente comme dans le cas de la spéciation parapatrique et de la spéciation sympatrique, la sélection naturelle tend à éliminer les hybrides entre les deux populations. En effet, ces hybrides sont souvent inférieurs car ils n'ont pas les pleines adaptations à chacun des deux environnements ou niches écologiques (« *Jack of all trades, master of none* »). La sélection devient diversifiante²⁶ : elle tend à accélérer la spéciation en favorisant les traits qui empêcheront les membres d'une population de s'hybrider avec les membres de l'autre population. Par exemple, elle favorisera le développement d'un choix plus strict du partenaire sexuel, ou d'organes copulateurs plus différents, ou de mécanismes de reproduction différents, ou de temps d'activité encore plus différents.

Biogéographie :

Il est plus facile pour des populations de devenir des espèces séparées si elles sont en allopatrie (séparés géographiquement). On s'attend donc à ce qu'il y ait souvent des barrières géographiques entre les espèces, surtout les espèces apparentées. Cependant, on s'attend aussi à ce que les espèces descendantes d'un même ancêtre, bien que séparées localement, restent quand même assez près l'une de l'autre à l'échelle globale. L'étude de la distribution géographique des espèces s'appelle la biogéographie. La biogéographie offre de très belles preuves de l'évolution.

Sur la chaîne des îles d'Hawaii, les espèces de drosophiles les plus apparentées se trouvent sur des îles adjacentes. De plus, les espèces les plus primitives (qui présentent des traits moins spécialisés) se trouvent sur les îles les plus anciennes (les îles hawaïennes n'ont pas vu le jour en même temps; elles vont en ordre de la plus vieille à l'ouest – Kauai – jusqu'à la plus récente à l'est – Hawaii).

Sur les îles Galápagos (l'exemple classique, à cause de Darwin), chaque île tend à posséder son propre mélange d'espèces de Pinson de Darwin (*Geospiza* spp.). Au total il y a 13 espèces de *Geospiza* sur les Galápagos, mais ces espèces sont toutes apparentées à la même espèce présente sur le continent le plus proche, l'Amérique du Sud. De toute évidence, un événement colonisateur par une espèce a eu lieu sur une île à partir du continent, et de là les autres espèces se sont développées sur les autres îles par isolement géographique et par isolement écologique.

²⁶ La sélection naturelle peut être divisée en trois sous-catégories dépendamment de la direction qu'elle exerce : (1) stabilisante = pousse les génotypes / phénotypes extrêmes vers une même moyenne centrale; (2) directionnelle = favorise un extrême plutôt qu'un autre; (3) diversifiante = favorise deux extrêmes mais défavorise les intermédiaires.

Les îles océaniques (qui n'ont jamais été connectées à un continent – elles sont le résultat d'activité volcanique en plein milieu des océans) ont plusieurs espèces différentes, retrouvées seulement là, mais ces espèces appartiennent toutes à des groupes qui se dispersent bien (insectes, oiseaux, plantes dont les graines flottent dans l'air, etc.). Habituellement²⁷, il n'y a pas de mammifères, d'amphibiens, de reptiles, ou de poissons d'eau douce, à moins que ceux-ci n'aient été introduits récemment par l'humain. Et les plus proches parents de ces espèces insulaires sont invariablement retrouvés sur le continent le plus proche géographiquement. Le seul scénario qui peut expliquer un tel patron en est un où seules quelques espèces réussissent à coloniser une île à partir du continent le plus proche, et au fil du temps elles évoluent en plusieurs autres espèces qui deviennent différentes mais qui trahissent encore leurs liens de parenté entre elles.

Parfois, les lacs et étangs sont un peu comme des îles : ils isolent les espèces aquatiques et leur permettent de se développer séparément les unes des autres. Exemple : différents poissons du genre *Cyprinodon* (« pupfish ») habitent différents étangs isolés dans la Death Valley au Nevada. Ces étangs sont le résultat de l'assèchement d'un grand lac commun il y a 10,000 ans. Chaque espèce a évolué en isolation dans son étang depuis l'assèchement.

Darwin a remarqué comment les espèces d'un même continent se ressemblent plus entre elles qu'avec les espèces d'un autre continent, même si l'autre continent a un climat semblable (exemple : faune de l'Amérique du Sud versus faune de l'Afrique). La ressemblance intracontinentale reflète une descendance commune (une parenté évolutive), et la différence intercontinentale reflète la différence entre les ancêtres de chaque continent.

Les anneaux d'espèces, présentés plus haut, sont un autre exemple biogéographique de l'évolution.

La vicariance est le processus de division de l'aire géographique d'une espèce par un événement quelconque qui empêche l'échange génétique entre les populations et facilite ainsi la spéciation. Le développement d'un grand fleuve, d'un grand canyon, d'un banc de sable en plein milieu d'un lac, ou d'une chaîne de montagnes peut générer la vicariance. Exemple : Du côté atlantique (caribéen) de l'Amérique Centrale, on retrouve sept espèces de crevettes du genre *Alpheus*. Chacune de ces espèces a une espèce sœur du côté pacifique. Il s'agit d'espèces sœurs, donc similaires mais distinguables quand même. Il semble que l'isthme de Panama, qui unit l'Amérique du Nord à l'Amérique du sud, soit apparu il y a 3 millions d'années, divisant chacune de sept espèces marines en une moitié pacifique et une moitié atlantique, et que chacune de ces moitiés a évolué dans des directions différentes, créant ainsi un total de 14 espèces agencées en sept paires d'espèces sœurs.

²⁷ Les exceptions sont les chauves-souris, qui peuvent voler, les phoques, qui peuvent nager, et certains reptiles comme des iguanes ou des tortues, qu'on retrouve parfois sur des troncs d'arbre flottant en pleine mer. Ces exceptions en fait prouvent la règle: elles représentent des animaux terrestres qui peuvent disperser jusqu'à une île au travers d'un océan.

Vitesse de la spéciation :

Les espèces peuvent se former très lentement, ou relativement rapidement.²⁸ Les radiations adaptatives sont des exemples de spéciation assez rapide. La radiation adaptative est l'émergence de nombreuses espèces à partir d'un seul ancêtre commun qui se répand dans un nouveau milieu et se spécialise dans différentes niches écologiques. Les exemples classiques de radiation adaptative sont les 800 espèces de drosophiles sur les îles Hawaii, les 13 espèces de Pinsons de Darwin sur les îles Galápagos, et les 400 espèces de poissons cichlidés dans le lac Victoria en Afrique.²⁹

La géologie indique que le lac Victoria a été formé il y a 12,000 ans à peine. La génétique des 400 espèces de cichlides indique qu'elles sont toutes très apparentées. Donc la formation des 400 espèces s'est faite en 12,000 ans seulement à partir de quelques (peut-être même une seule) espèce(s) ancestrale(s). Il n'y avait pas d'autres sortes de poissons dans ce lac nouvellement formé, lequel présentait une variété d'habitats séparés par de l'eau profonde (donc, bon potentiel d'isolement géographique), et donc les cichlides se sont très diversifiés. Il y a des mangeurs de mollusques, d'insectes, d'algues, de zooplancton, de phytoplancton, ou autres (il y a même une espèce qui se spécialise à manger les écailles du corps des autres cichlides).³⁰

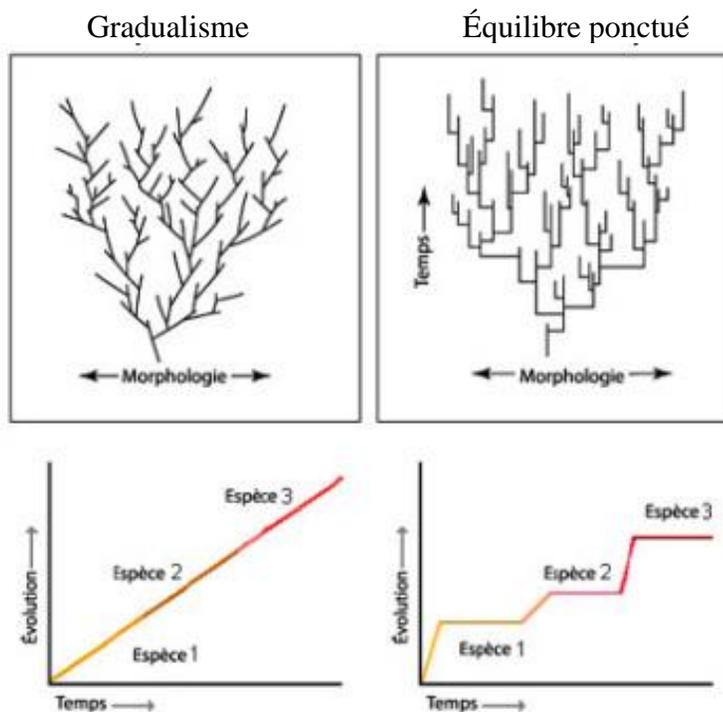
La possibilité que les espèces puissent se développer relativement rapidement (12,000 ans n'est qu'un clin d'œil en termes géologiques) a amené les Américains Stephen Jay Gould et Niles Eldredge à développer en 1972 la théorie de l'équilibre ponctué, qui dit que sur l'échelle géologique du temps, l'évolution d'une lignée d'organismes procède par épisodes de spéciations relativement rapides séparées par de longues périodes sans beaucoup de changements. Cette théorie est compatible avec les cas où le registre fossile indique peu ou pas de formes intermédiaires entre deux espèces : la période de spéciation aurait été trop rapide (trop courte, à l'échelle géologique) pour avoir de bonnes chances de retrouver des fossiles datant de cette période.

La théorie alternative à l'équilibre ponctué est le modèle gradualiste, qui dit que le taux de changement d'une espèce à l'autre est relativement lent, graduel. Jusqu'à maintenant, l'évidence paléontologique semble indiquer que parfois l'évolution est ponctué, parfois elle est graduelle. Il faut bien dire que les deux théories ne sont pas mutuellement exclusives quand on considère toutes les espèces ensemble.

²⁸ Une espèce de moustique, appelée "*tube mosquito*", s'est développée dans le système de métro de Londres, dont les premiers segments ont été bâtis en 1880. Cette espèce se nourrit exclusivement du sang des humains, mais elle a évolué à partir d'une espèce de la surface qui se nourrit de sang d'oiseaux.

²⁹ Il y eu aussi une radiation adaptative indépendante dans les deux grands lacs voisins : le lac Tanganyika (300 espèces de cichlides, lac vieux de 6 millions d'années), et le lac Malawi (500 espèces, lac vieux de 1-2 millions d'années). Ces espèces sont toutes différentes de celles du lac Victoria.

³⁰ En plus du nouveau grand terrain de jeu qui leur était ouvert à eux seuls, un autre facteur qui a pu contribuer à la grande spéciation des cichlides est le fait qu'ils ont des comportements de cour et de choix du partenaire assez sophistiqués. Donc il y a beaucoup de potentiel pour de l'isolement reproducteur à partir de modifications de ces comportements.



Convergence évolutive :

Convergence évolutive est un synonyme pour « analogie ».³¹ C'est la notion que des espèces issues d'ancêtres différents peuvent finir par se ressembler si elles occupent des habitats semblables, car la sélection naturelle les a modifiées de façon similaire. Toutefois, malgré leur ressemblance, leurs groupes d'appartenance sont encore distincts. Ainsi, deux endroits peuvent contenir des faunes ou des flores qui se ressemblent superficiellement mais qui, quand on y regarde de près, ne sont pas apparentées.

Exemple : Les marsupiaux sont les seuls mammifères à avoir colonisé l'Australie, alors que les mammifères placentaires ont dominé dans le reste du monde. Il est frappant de voir aujourd'hui comment les marsupiaux et les mammifères placentaires qui occupent les mêmes niches écologiques se ressemblent anatomiquement.

Autre exemple : Les cichlides du Lac Tanganyika et ceux du lac Malawi en Afrique n'appartiennent jamais à la même espèce (ils sont le résultat de radiations adaptatives séparées) mais les espèces qui habitent le même genre d'habitat dans les deux lacs se ressemblent beaucoup physiquement.

³¹ Par opposition à « homologie », un concept qu'on a vu dans le chapitre sur l'anatomie. Des structures homologues sont des structures issues d'un même ancêtre commun mais qui ont évolué dans des directions différentes, à cause de pressions de sélection différentes, mais sans complètement perdre leur plan de base, lequel trahit encore leur descendance commune.

Questions à réflexion :

- 1) Dans un exemple de spéciation parapatrique, une population de plantes d'une certaine espèce commence à envahir un champ de rejets miniers. Un peu partout dans le pays, vous avez des plantes de cette espèce qui poussent dans des terrains de rejets miniers et aussi dans des champs ordinaires juste à côté. Quelles expériences ou observations pourrait-on faire pour soutenir l'idée que la sélection naturelle défavorise l'interfécondation entre les plantes des rejets miniers et celles, pourtant de la même espèce, des champs ordinaires?
- 2) Dans l'exemple ci-haut, si les hybrides sont défavorisés, peut-on encore dire que les plantes des terrains miniers et celles des champs appartiennent à la même espèce? Y aurait-il un meilleur terme? (Voir la première page du présent chapitre.)
- 3) Les plus vieux fossiles de marsupiaux se trouvent en Amérique du Nord et sont vieux de 80 millions d'années. En Amérique du Sud, les fossiles de marsupiaux sont vieux de 40 millions d'années. En Australie, les premiers fossiles de marsupiaux datent de 10 millions d'années. Faites une prédiction quant à l'endroit où on s'attendrait à retrouver des fossiles de marsupiaux âgés de 10 à 40 millions d'années.
- 4) Un arbre phylogénétique représente la généalogie des espèces, en commençant avec l'ancêtre commun à la base et les espèces modernes aux extrémités supérieures, le temps étant représenté par l'axe vertical qui monte de bas en haut. Parfois on s'amuse à donner un sens à la dimension horizontale, celui de représenter le degré de changement dans le génotype ou phénotype des espèces. Sur une très grande échelle temporelle, on obtient alors un genre d'arbre de la vie (« *tree of life* ») comme en haut de la page 93. De quoi aurait l'air l'arbre de la vie si le modèle gradualiste et le modèle de l'équilibre ponctué étaient tous les deux applicables?
- 5) Pourquoi est-ce que les radiations adaptatives à partir d'une même espèce surviennent souvent sur des îles et dans des lacs?
- 6) Les cichlides des grands lacs africains ont un deuxième jeu de mâchoires à l'intérieur de leur bouche. En quoi cela a-t-il pu contribuer à la radiation adaptative qui a eu lieu dans les lacs en question?
- 7) Parmi les quatre grands types d'isolement inhibant l'interfécondation et donc favorisant la spéciation (isolements géographique, écologique, biologique de la reproduction, et génétique), auquel correspond chacun des exemples suivants? (A) Un sous-ensemble de femelles commencent à préférer s'accoupler avec des mâles qui s'adonnent à avoir des petites taches bleues sur leur corps; (B) Au lieu d'être actifs aux environs du coucher de soleil comme le reste de la population, un certain nombre d'individus commencent à être actifs au lever de soleil seulement; (C) Une partie de la population d'une espèce de plante développe une structure florale qui attire une espèce pollinisatrice différente; (D) un glissement de terrain sépare un lac en deux, une partie au nord et une au sud; (E) Une partie de la population d'oie des neiges commence à migrer à un endroit différent pour la saison de nidification en été.

- 8) *Glossopteris* est un genre de conifère qui vivait dans l'ère du Permien. On retrouve des fossiles de *Glossopteris* dans des endroits très séparés : en Argentine, en Afrique du Sud, en Inde, en Australie, et en Nouvelle-Zélande. Les graines de *Glossopteris* étaient grosses et rien ne semble indiquer qu'elles pouvaient flotter. Comment expliquer leur distribution si disjointe?
- 9) Certaines îles sont dites « continentales ». Elles sont près de la côte et étaient unies à un continent il n'y a pas si longtemps (géologiquement parlant). Prédisez de quoi leur faune et flore auront l'air. Utilisez les îles continentales pour réfuter l'argument anti-évolutionniste qui dit que les drôles de faunes et flores qu'on observe sur les îles océaniques n'ont rien à voir avec la dispersion et l'évolution mais sont plutôt causées par la nature insulaire du milieu.
- 10) De 1848 à 1852, Alfred Russell Wallace (le co-découvreur de la sélection naturelle) a exploré la jungle amazonienne. Il a observé que souvent les aires de distribution d'espèces de singes apparentées (même genre) étaient délimitées par l'Amazone ou un de ses grands tributaires (exemple : une espèce vivait à l'est du Rio Negro tandis qu'une autre vivait à l'ouest). Donnez une explication « divine » et une explication évolutive pour un tel état de choses.
- 11) Parlant de Wallace, vous connaissez sans doute la « Ligne de Wallace »? Cette ligne passe entre les îles de l'Indonésie. Elle représente la délimitation géographique entre la faune australienne et de Papouasie / Nouvelle-Guinée d'une part (à l'est de la ligne), et la faune asiatique d'autre part (à l'ouest de la ligne). Ces deux faunes sont très différentes l'une de l'autre, même si elles habitent des habitats similaires et même si elles ne sont séparées (aujourd'hui du moins – indice!) que par quelques dizaines de kilomètres de part et d'autre de la ligne. Donnez une explication évolutive pour l'existence de la ligne de Wallace.
- 12) Comme on l'a vu au chapitre précédent, les arbres phylogénétiques peuvent avoir des applications intéressantes. Pensez-vous qu'on puisse utiliser les arbres phylogénétiques pour tester l'hypothèse qu'au cours de la dérive des continents, la fragmentation de Gondwanaland s'est faite dans l'ordre suivant : L'Afrique du Sud s'est séparé en premier, suivi de la Nouvelle-Zélande, et finalement l'Australie s'est séparée de l'Amérique du Sud?
- 13) Chez certaines espèces de canards, les femelles sont extrêmement semblables, physiquement. Mais les mâles sont très différents. Quel type d'isolement a mené à la différenciation de ces espèces?
- 14) Deux espèces-soeurs d'oiseaux sont partiellement sympatriques. Dans les régions où ces deux espèces ne se chevauchent pas, la longueur de leur bec est assez variable mais la longueur moyenne est assez similaire pour les deux. Par contre, dans les régions où les deux espèces se chevauchent (sympatrie), la longueur du bec est moins variable pour chaque espèce, et plus différente, une espèce présentant un bec plutôt long comparé au restant de cette espèce, et l'autre espèce présentant un bec plutôt court (une situation appelée « déplacement de caractères »). Expliquez cette situation.

BIOL 4393 : Évolution

Chapitre 11 : Dérive génétique et horloges moléculaires

L'évolution est le changement temporel dans la fréquence de certains gènes (ou allèles de gènes) à l'intérieur d'une population. La sélection naturelle (incluant ici la sélection sexuelle) est un des deux grands mécanismes de l'évolution : si un gène/allèle donne une adaptation favorable qui permet à ses porteurs de laisser plus de descendants dans les générations futures, alors ce gène/allèle va devenir plus fréquent dans la population.

Il existe un autre mécanisme de l'évolution. C'est la dérive génétique (« *genetic drift* », aussi appelée dérive génique). La dérive génétique englobe l'ensemble des événements aléatoires qui peuvent changer, au hasard, la fréquence des gènes ou des allèles de gènes dans une population.

Le hasard peut jouer un rôle à plusieurs reprises dans la vie d'un organisme : quand il hérite un allèle de ses parents (chaque parent a deux allèles de chaque gène, mais il ne peut en passer qu'un seul, et c'est le hasard qui détermine lequel), lors d'accidents bêtes et de catastrophes, dans la rencontre de certains prédateurs rares, ou la rencontre de parasites ou d'agents pathogènes, ou la rencontre de partenaires sexuels, ou lors de la dispersion et de la migration. Chacun de ces événements aléatoires peut influencer les chances de transmettre des gènes à la génération future.

La sélection naturelle et la dérive génétique ne sont pas des mécanismes opposés l'un à l'autre. La dérive génétique étant essentiellement fonction du hasard, elle peut aussi bien mener à des résultats similaires à ceux de la sélection naturelle qu'à des résultats opposés. Par exemple : un éclair frappe un chevreuil; si ce chevreuil était déjà mal adapté à son milieu, alors le hasard a probablement mené au même résultat que la sélection naturelle l'aurait fait. Mais si au contraire le chevreuil était bien adapté à son milieu, alors le hasard a travaillé contre la sélection naturelle.

La réalisation du rôle de la dérive génétique dans le processus de l'évolution est une des grandes nouveautés conceptuelles depuis Darwin (lequel ne pouvait pas en être conscient, puisque les gènes n'étaient pas connus à son époque).

Dérive génétique et force de la sélection naturelle :

Une situation dans laquelle la dérive génétique joue un rôle relativement important est quand la force de la sélection naturelle est faible, c'est-à-dire quand un trait est adaptativement neutre. La sélection naturelle n'agissant pas sur des traits neutres, seul le hasard peut alors déterminer si de tels traits prolifèrent, ou disparaissent, ou ne changent pas d'abondance, dans une population.

Dérive génétique et taille de population :

Une autre situation dans laquelle la dérive génétique joue un rôle potentiellement important est quand la population est petite. Vous avez probablement déjà été exposés à cette notion dans vos cours de statistiques : il est plus facile d'avoir des résultats extrêmes dû au simple hasard dans un

échantillon de faible taille. Il est beaucoup plus facile d'avoir 100 % de piles dans 4 lancers de pile ou face que dans 400. Imaginez maintenant une population de chevreuils où 25% des individus portent un allèle bénéfique. Si un éclair frappe un porteur de ce bon allèle dans une population de 400 (donc, 100 porteurs de bon allèle), il vous reste encore $100-1 = 99$ individus portant le bon allèle. Mais si la population est de 4 au total, alors l'éclair vient de frapper le seul individu portant le bon allèle et cet allèle vient de disparaître de la population, un résultat extrême.

Quand la dérive génétique ou la sélection naturelle fait en sorte qu'un allèle devient fixe dans la population, c'est-à-dire que la fréquence de l'allèle devient 100%, on parle alors de « substitution » ou « fixation ». Un nouvel allèle peut apparaître chez un individu (on parle alors de « mutation ») et par chance ou par sélection en venir à être le seul présent dans la population (« substitution, fixation »). La fixation seulement due au hasard est beaucoup plus probable dans les petites populations.

Dans une grande population, si un allèle vient à disparaître (ou, à l'opposé, vient à devenir le seul présent), c'est habituellement à cause de la sélection naturelle. Mais dans une petite population, c'est plus difficile à dire : peut-être que la cause est la sélection naturelle, mais peut-être aussi que c'est la dérive génétique.

Goulets (ou goulots) d'étranglement (« *Bottlenecks* ») :

Il peut arriver que les effectifs d'une population deviennent grandement réduits, suite à des changements environnementaux par exemple. Si cette réduction est temporaire (la population redeviendra grande plus tard), on parlera alors d'un goulet d'étranglement. Pendant le goulet d'étranglement, quand la taille de population est faible, la dérive génétique pourra jouer un plus grand rôle que d'habitude et éliminer de la population certains allèles, non pas parce que ces allèles sont nuisibles (ils peuvent très bien ne pas l'être), mais plutôt à cause du hasard seulement. Les goulets d'étranglement représentent donc un moment où la diversité génétique d'une population peut s'amoinrir. La nouvelle population qui prendra naissance de cette population réduite pourrait être très différente de la population qui a précédé le goulet, et pas nécessairement pour le mieux.

L'effet qu'a la dérive génétique de diminuer la diversité génétique d'une petite population inquiète tout particulièrement les conservationnistes. En effet, les espèces en voie de disparition ont toujours, par définition, des effectifs réduits. Le danger existe que même si la population revient en santé, elle aura perdu sa diversité génétique, ce qui pourrait la rendre moins susceptibles de pouvoir s'adapter rapidement à des changements de milieu, nourriture, pathogènes, prédateurs, etc. (Pour la survie d'une population – qui n'est pas ce que la sélection naturelle « veut », puisque qu'elle agit seulement sur les individus et n'a pas de « but » envers les populations, mais c'est ce que les conservationnistes veulent – la diversité génétique est une bonne chose : plus il y a de génotypes dans la population, plus il y a de solutions possibles avec lesquelles la sélection naturelle peut travailler « pour » adapter la population à son milieu.)

Les orignaux en Suède ont un polymorphisme enzymatique anormalement bas. Des recensements de population d'orignaux existent en Suède depuis le 19^e siècle. Comment pourrait-on utiliser ces recensements pour essayer d'expliquer ce manque de diversité génétique des orignaux actuels?

Les populations d'éléphants de mer de l'hémisphère sud ont une diversité génétique supérieure à celles de l'hémisphère nord. Comment expliquer cette différence? (Indice : les éléphants de mer, maintenant protégés, ont été très chassés dans le passé.)

Pourquoi pensez-vous que les conservationnistes essaient d'établir des corridors d'habitat protégé entre réserves écologiques pour unir ces réserves en réseaux? Pourquoi ne pas simplement faire plus de réserves isolées?

Pour réintroduire une espèce menacée dans un habitat qu'elle occupait auparavant mais duquel elle avait été extirpée, vaut-il mieux prendre quelques mâles et femelles d'une même population (ex. : d'une même population captive dans un zoo, ou d'une même population venant d'ailleurs), ou de populations différentes? Pourquoi?

Effet de la fondatrice (« *Founder effect* ») :

L'effet de la fondatrice a été défini par l'évolutionniste Ernst Mayr comme étant « l'établissement d'une population nouvelle par un nombre restreint de fondateurs (à la limite, une seule femelle fécondée) portant une petite fraction de la variabilité génétique de la population ancestrale ». Exemple : la colonisation d'une île par quelques individus seulement.

Si les individus colonisateurs s'adonnent, de par leur faible nombre, à ne pas avoir de représentants de certains allèles, alors de toute évidence ces allèles seront absents de la population qui en résultera. Et en plus, au début la population sera forcément petite et la dérive génétique pourra éliminer (ou fixer) encore plus d'allèles.

Le groupe sanguin de type B est plutôt rare chez les autochtones amérindiens. Pourtant, en Asie, d'où sont venus les premiers autochtones qui ont traversé le détroit de Béring et colonisé les Amériques il y a 10,000 ans, le type B n'est pas rare. La différence vient probablement du fait que les premiers autochtones colonisateurs ne formaient qu'un petit groupe qui s'adonnait (hasard) à n'avoir que très peu de personnes de groupe sanguin B.

Les Amish ont une incidence relativement élevée de polydactylie (un sixième orteil ou doigt). Un des couples fondateurs des colonies Amish en Amérique s'adonnait à être porteur d'un gène favorisant la polydactylie. Ce gène est devenu plus fréquent dans la population Amish par dérive génétique, cette population étant demeurée relativement petite en Amérique du Nord.

Les campanules (fleurs) sont habituellement bleues, rarement blanches. Vous trouvez une île où toutes les campanules sont blanches. Comment expliquer ce fait bizarre?

Pourquoi les flores et faunes des îles océaniques situées loin du continent sont-elles souvent plus bizarres, différentes d'ailleurs, que celles des îles situées près du continent?

La dérive génétique et le paysage adaptatif :

Quand j'ai parlé du paysage adaptatif dans le chapitre sur l'adaptation (page 42), j'ai mentionné que la sélection naturelle ne permettait pas de passer d'un mont à l'autre (d'un génotype bien adapté à un autre) car cela exigeait de descendre tout d'abord le premier mont, ce que la sélection naturelle ne permet pas (la sélection naturelle ne favorise jamais les génotypes moins bien adaptés). Nous avons vu que seules les mutations et la dérive génétique permettaient une telle transition. Les mutations sont un saut direct d'un mont à l'autre (et ce saut n'est pas toujours possible, surtout si les monts sont bien espacés, car les « grosses » mutations, celles qui auraient des effets assez gros pour permettre le saut entre monts éloignés, sont excessivement rares).

La dérive génétique, quant à elle, permet de descendre un mont si l'effet du hasard s'adonne à aller à l'encontre de l'effet de la sélection naturelle. Elle permet à une population de se promener un peu au hasard dans le paysage adaptatif. Mais ceci n'est possible que dans les petites populations (dans les grandes populations, la sélection naturelle est un mécanisme plus puissant que la dérive génétique et empêche les mouvements au hasard, comme vers le bas des monts, dans le paysage adaptatif). Et il n'y a aucune garantie que cet effet du hasard va réussir à amener la population à la base de la deuxième montagne, c'est-à-dire à l'endroit où la sélection naturelle pourra prendre la relève et faire monter la population sur cette deuxième montagne.

Les horloges moléculaires :

« Horloge moléculaire » est le nom qu'on donne à une technique qui consiste à évaluer depuis combien de temps deux espèces se sont séparées de leur ancêtre évolutif commun en quantifiant la différence qui existe entre les génomes de ces deux espèces. L'idée est que les mutations s'établissent dans le génome d'une espèce à un taux constant (car seul le hasard de la dérive génétique, et non la sélection naturelle, agit sur la majorité de ces mutations). Donc, plus les espèces ont été séparées longtemps, plus il y a de mutations qui se sont fixées dans leurs génomes respectifs, et plus leurs génomes sont différents. Ça c'est la version abrégée; la présentation qui suit est plus étoffée.

La discipline de l'évolution moléculaire cherche à expliquer comment un génome (l'ADN d'une espèce) peut évoluer.

Elle va essayer d'expliquer pourquoi différentes espèces ont différentes quantités d'ADN (exprimées en « nombre de bases »³² et en « nombre de gènes »; et si vous vous demandez pourquoi les deux mesures ne sont pas équivalentes, rappelez-vous – cours de génétique? cours de biologie générale? – que ce n'est pas tout l'ADN d'un organisme qui code pour des protéines). À ce titre, la discipline n'a pas beaucoup de succès. En effet, il ne semble pas y avoir de corrélation entre la taille du génome d'une espèce et sa complexité (« *C-value paradox* »). L'humain a plus d'ADN que la drosophile, mais le riz a plus d'ADN (en nombre de bases et en nombre de gènes) que nous! Mystère, mystère.

³² Nombre de bases = nombre total de nucléotides (A, C, G, ou T) retrouvés dans la moitié haploïde du génome.

La discipline va aussi essayer d'expliquer pourquoi les génomes des espèces ont beaucoup d'ADN non-codant (chez l'humain par exemple, plus de 95% du génome semble être non-codant – mais une partie de cela remplit un rôle de contrôle de l'expression des gènes).

Une première hypothèse est que cet ADN non-codant est le résultat d'accidents bêtes de réplication : par exemple, un gène se ferait copier et cette copie s'insérerait ailleurs dans le chromosome. À cet endroit la deuxième copie pourrait subir des mutations indépendantes de la première copie, et ainsi devenir un nouveau gène (c'est probablement de cette façon qu'une espèce peut évoluer un plus grand nombre de gènes). Mais la deuxième copie pourrait aussi perdre la capacité de se faire lire, et devenir ainsi de l'ADN non-codant (la deuxième copie s'appelle alors un pseudogène). Comme tel elle n'aurait aucun effet, ni bon ni mauvais, et elle se ferait trainer dans le génome lors de réplifications futures. Les nouvelles techniques de séquençage de l'ADN permettent assez facilement d'identifier des pseudogènes, de par leur ressemblance avec les gènes encore fonctionnels, mais ce n'est pas une ressemblance parfaite parce que les mutations ont tendance à s'accumuler dans les pseudogènes avec le temps, ces mutations n'étant plus soumises à la sélection naturelle.

Une deuxième hypothèse est que cet ADN est parasite. C'est de l'ADN qui cherche à faire des copies de soi-même, même si ces copies ne servent pas à coder pour des protéines. Ces bouts d'ADN qui se reproduisent et se promènent dans notre génome s'appellent « transposons ». Une sous-catégorie de transposons sont les rétro-éléments. Certains rétro-éléments semblent être impliqués dans le cancer, mais en général les transposons n'ont pas d'effets néfastes, et donc ils ne sont pas éliminés par la sélection naturelle et ne font qu'encombrer notre génome.

La discipline a aussi donné naissance à la théorie de l'évolution moléculaire neutre, par le chercheur Motoo Kimura. Cette théorie avance l'idée que la plupart des mutations qui prennent place dans l'ADN sont neutres, n'ont pas d'effet notable sur l'adaptation de l'organisme et sont ainsi invisibles à la sélection naturelle. Soit que ces mutations surviennent dans de l'ADN non-codant, ou soit que la mutation change un codon pour un autre codon mais qui code pour le même acide aminé (rappelez-vous que plusieurs codons de l'ADN codent pour les mêmes acides aminés – on parle alors de mutation « synonyme »), ou soit que la mutation ne change pas suffisamment la protéine pour altérer sa fonction. À ce moment-là, la seule force qui va changer la probabilité que cette mutation devienne fixée dans la population (qu'elle « élimine » les autres allèles et devienne la norme) est la dérive génétique.

Si cette idée est valide, alors les mutations devraient se fixer dans les génomes, et ainsi changer le génome de façon absolue, à un taux relativement constant (dû au hasard, essentiellement). On a donc ici l'élément de base d'une horloge. Si on peut estimer ce taux constant de changement du génome, et connaissant ensuite le degré de différence entre les génomes de deux espèces, on peut savoir depuis combien de temps ces deux espèces se sont séparées de leur ancêtre commun. Mais il y a plusieurs choses à garder en tête :

- (1) Il y a débat à savoir si la technique fonctionne pour comparer des espèces ayant des temps de générations très différents. La probabilité de fixation d'un allèle est influencée par le remaniement imposé lors de la reproduction sexuée. Si une espèce se reproduit plus souvent que l'autre dans une même unité de temps, son taux de fixation d'allèle pourrait être notablement plus élevé. La grande différence entre génomes représenterait alors une différence dans le taux de reproduction plutôt que le temps écoulé depuis l'ancêtre commun.
- (2) Différents gènes peuvent avoir différentes susceptibilités aux mutations qui sont visibles à la sélection naturelle. Certains gènes peuvent facilement accepter une mutation sans que cela change leur fonction (seules quelques parties de la protéine correspondante sont essentielles à sa fonction), d'autres non (toutes les parties de la protéine sont essentielles à sa fonction). Idéalement, il faut faire les comparaisons entre espèces en utilisant les mêmes gènes, et puisque la technique repose sur la notion de mutations neutres il faut éviter les gènes pour lesquels on sait que même des petits changements dans l'ADN peuvent avoir de grands effets sur la structure de la protéine et donc sur sa valeur adaptative. Il vaut mieux comparer des sections de génome plutôt que les génomes entiers, et se concentrer sur les sections qu'on sait être non-codantes, ou codantes pour des protéines qui peuvent accepter beaucoup de mutations sans que cela change leur efficacité.
- (3) Pour pouvoir traduire « pourcentage de différence entre génome » en « temps écoulé depuis que les populations (espèces) se sont séparées », il faut pouvoir estimer le taux de changement du génome (par unité de temps, forcément). En d'autres mots, il faut calibrer l'horloge moléculaire.

Pour des organismes qui se reproduisent très rapidement, on peut faire cela directement en laboratoire, car on peut avoir beaucoup de générations en peu de temps. On parle essentiellement de bactéries ici.

Pour des organismes qui vivent plus longtemps, il faut calibrer avec le registre fossile. Si le registre fossile et la datation radiométrique qu'on a appliqué à ces fossiles nous disent que deux espèces ont divergé d'un ancêtre commun il y a 2 millions d'années, et on sait que la différence dans leur génome non-codant est de, disons, 15%, alors on sait comment passer de la variable « différence de génome » à la variable « temps écoulé depuis la séparation ». On peut maintenant utiliser seulement la différence de génome entre d'autres espèces (apparentées aux deux premières, tout de même, pour minimiser le risque #1 ci-haut) pour estimer leur temps de divergence même en absence d'évidence fossile. Ainsi, on estimerait que deux espèces dont les génomes diffèrent par 7.5 % (la moitié de 15 %) auraient divergé l'une de l'autre il y a 1 million d'années (la moitié de 2 millions d'années).

Questions à réflexion :

- 1) Vous voulez utiliser l'horloge moléculaire pour déterminer le temps depuis que trois espèces différentes se sont séparées de leur ancêtre commun. Est-ce que ça vous inquiète si je vous dis que l'une de ces trois espèces a une répartition géographique très limitée et de petits effectifs, alors que les deux autres sont assez abondantes et répandues?
- 2) Les petites populations isolées ont une moins grande diversité génétique que les plus grandes populations de la même espèce. Que veut-on dire par « diversité génétique »? Et pourquoi les petites populations isolées ont-elles une faible diversité génétique?
- 3) Un mâle et une femelle d'une espèce sont tous les deux hétérozygotes au locus « a » (donc le mâle est AA' au locus a , et la femelle est aussi AA' au locus a). Vous accouplez ce mâle avec cette femelle et il en résulte plusieurs dizaines d'œufs et donc de jeunes. D'un côté vous prenez 6 de ces jeunes que vous laissez s'accoupler entre eux pour former une nouvelle génération, dont vous prendrez encore 6 jeunes pour faire la prochaine génération, et ainsi de suite jusqu'à la 50^e génération. D'un autre côté vous faites la même chose, mais avec 60 jeunes à chaque génération. À la 50^e génération vous mesurez quels sont les allèles des individus au locus a . Dans le cas de la lignée basée sur 6 parents à chaque génération, les chances sont-elles que le locus a montrera AA , $A'A'$, ou AA' ? Et pour la lignée basée sur 60 parents à chaque génération?
- 4) La consanguinité (« *inbreeding depression* », ce qui arrive quand des individus apparentés, comme des cousins, se reproduisent entre eux) est un problème pour beaucoup de petites populations. Elle fait en sorte que des allèles nuisibles mais récessives ont plus de chances de se retrouver ensemble dans un même organisme, et qu'à cause de cela l'organisme se reproduise moins bien. Est-ce là un exemple de dérive génétique ou de sélection naturelle?
- 5) Une espèce d'hippocampe, *Hippocampus ingens* (*Pacific seahorse*), vit le long de la côte ouest de l'isthme de Panama. Une autre espèce d'hippocampe, *Hippocampus reidi* (*Slender seahorse*, Hippocampe long-nez), vit le long de la côte est. Les deux espèces sont assez semblables et ont probablement divergé d'une même espèce-mère lorsque l'isthme de Panama s'est formé il y a 3 millions d'années (cet âge vient de preuves géologiques alliées à des mesures de radio-datation). Dans un segment de leur génome peu soumis à la sélection naturelle, ces deux espèces diffèrent par 0.7 %. Dans ce même segment de leur génome, l'ensemble de toutes les espèces d'hippocampes du monde diffèrent par un maximum de 3.85 %. Estimez quand la première espèce d'hippocampe est apparue sur Terre (« apparue » par évolution à partir d'un autre groupe de poissons, pas par intervention divine!)
- 6) Il existe un exemple important de mutations dans de l'ADN non-codant qui peuvent être soumises à la sélection naturelle; lequel? (Indice : évo-dévo)

BIOL 4393 : Évolution

Chapitre 12 : Évolution et génétique

Pour que la sélection naturelle puisse mener à l'évolution de nouvelles espèces, il est essentiel que les traits d'un individu soient héréditaires, qu'ils soient transmis aux descendants de cet individu. À l'époque de Darwin, on avait une assez bonne idée que les traits étaient effectivement héréditaires. Il suffisait de regarder les résultats de la sélection artificielle chez les animaux domestiques, ou tout simplement la ressemblance entre parents et enfants chez l'humain. Mais on ne connaissait pas le mécanisme de l'héritage biologique à l'époque de Darwin. Aujourd'hui, on le sait : ce sont les gènes, codant pour certaines protéines, qui déterminent la nature d'un trait, et ce sont les gènes qui sont transmis d'un parent à son enfant.

Étudier comment les gènes déterminent les traits d'un individu et comment ils sont transmis d'une génération à l'autre permet donc une meilleure compréhension de l'évolution. Pour étudier les changements qui se font dans le patrimoine génétique d'une génération à l'autre, il y a deux principales approches : la génétique des populations et la génétique quantitative.

Génétique des populations :

La discipline de la génétique des populations étudie des systèmes relativement simples où la présence ou absence d'un trait est déterminée par un seul gène. Des exemples de tels systèmes incluent l'aspect lisse ou ridé des pois de Mendel, ou certaines maladies génétiques, ou la capacité de certains organismes de résister aux pesticides ou aux antibiotiques.

En général, l'approche consiste à faire des modèles mathématiques qui cherchent à prédire comment la fréquence d'un allèle dans une population va changer d'une génération à l'autre sous certaines conditions (comme par exemple, reproduction sexuée versus asexuée, ou système de reproduction haploïde versus diploïde, ou allèle dominant versus récessif, ou forte versus faible pression de sélection, ou pression de sélection sur les hétérozygotes plutôt que sur les homozygotes). C'est la génétique des populations qui a établi des concepts tels que la loi de Hardy-Weinberg (qui dit que dans une grande population sexuée, la fréquence des allèles restera stable s'il n'y a pas de sélection naturelle ni sexuelle, pas de mutations, et pas d'émigration ou d'immigration; ah, que de bons souvenirs du cours de biologie générale!)

Les modèles mathématiques de la génétique des populations ont établi que les fréquences d'allèles changent plus vite d'une génération à l'autre chez les organismes asexués haploïdes que chez les sexués diploïdes. Dans les faits, cela revient à dire que les micro-organismes (qui sont souvent asexués haploïdes) peuvent évoluer plus rapidement que les plantes et animaux, et ce même si on ne tient pas compte du fait que les populations de micro-organismes ont plus de générations par unité de temps que les plantes et animaux. Cela a un impact pour la médecine évolutive (Chapitre 15), car les agents pathogènes sont souvent des micro-organismes.

Les modèles (supportés par des expériences concrètes) ont aussi établi qu'en présence d'une pression de sélection, les fréquences d'allèles ont tendance à changer moins rapidement près des fréquences extrêmes (donc, quand elles sont presque à 0% ou 100%) mais qu'elles changent vite aux valeurs intermédiaires. Les allèles rares prennent du temps à s'établir, mais ils prennent aussi du temps à disparaître complètement. La courbe de fréquence en fonction du temps est sigmoïde.

L'application de pesticides a introduit chez plusieurs insectes une pression de sélection pour des allèles conférant la résistance à ces pesticides. Ces allèles ont commencé par prendre du temps à s'établir, puis elles sont devenues très rapidement la norme dans la population. Mais d'après les modèles il est probable qu'il y ait encore quelques allèles de non-résistance qui traînent dans les populations (près de 0%, leur fréquence ne change pas vite). En absence de pesticides, ces allèles de non-résistance seraient probablement supérieures (c'est pourquoi elles étaient la norme à l'origine, avant que l'humain introduise des pesticides). Donc si on arrêta l'emploi des pesticides, il est probable que les populations d'insectes redeviendraient éventuellement non-résistantes, mais il y aurait un délai.

Les modèles démontrent aussi que les fréquences d'allèles changent moins vite dans le cas d'allèles récessifs que dans le cas d'allèles dominants, même sous des pressions de sélection similaires. En d'autres mots, l'évolution se fait plus vite quand la pression de sélection est sur un allèle dominant, plus lentement sur un allèle récessif. Par exemple, un modèle simple démontre que même si un allèle récessif tue l'individu (forcément homozygote, puisque l'allèle est récessif et donc ne peut s'exprimer que chez un homozygote) avant qu'il puisse se reproduire, ça prendrait quand même 10 générations pour que le nombre d'homozygotes récessifs dans la population passe de 1 % à 0.1 %, et encore beaucoup plus pour qu'il passe de 0.1 % à 0.01 %.

Les modèles montrent aussi que s'il y a de la consanguinité (« *inbreeding* », les individus ont tendance à s'accoupler avec de proches parents), les proportions d'homozygotes seront beaucoup plus grandes que ce que la loi de Hardy-Weinberg prédit. Quand on observe plus d'homozygotes que d'hétérozygotes, même dans une grande population, on peut soupçonner qu'il y a consanguinité dans l'accouplement des individus.

Finalement, les modèles montrent que l'évolution peut procéder relativement rapidement même quand les pressions de sélection ne sont pas énormes. Par exemple, si le coefficient de sélection pour un trait (= la force de sélection en faveur de ce trait, dénoté par le symbole « *s* ») est de 10% ($s = 0.1$, ce qui veut dire que les porteurs du trait produisent 110 jeunes là où les non-porteurs n'en produiraient que 100), ça ne prend que 300 générations pour que les porteurs du trait, même si peu nombreux au départ (disons, 8 individus sur 1000) finissent par représenter plus de 90% de la population. Pour l'humain, 300 générations, ça peut paraître long, mais pour un animal dont le temps de génération n'est que d'un an, cela ne représente que 300 ans, un instant à l'échelle géologique.

Génétique quantitative :

La discipline de la « génétique quantitative » étudie des systèmes où la nature d'un trait est déterminée par plus qu'un seul gène. De tels traits ont tendance à être assez variables, et ils sont la norme. Des exemples incluent la grandeur corporelle, la vitesse de course, ou le pourcentage d'huile contenu dans les grains de maïs. De tels systèmes ont aussi tendance à être influencés en partie par l'environnement (par exemple, la grandeur corporelle peut être influencée par le régime alimentaire en bas âge), ce qui complique encore plus les choses, car les variations causées par l'environnement ne sont pas hérissables et donc n'ont pas de conséquences évolutives.

La génétique quantitative essaie souvent d'estimer la proportion de la variance d'un trait qui est due à une variance génétique plutôt qu'à une variance environnementale (l'intérêt est que si la variance génétique n'a pas un grand rôle, alors le trait n'aura pas tendance à réagir à des pressions de sélection). Le terme technique hérissabilité se définit comme étant (1) la proportion de la variance d'un trait qui est due aux gènes plutôt qu'à l'environnement, ou, de façon opérationnelle, (2) la tendance d'un trait variable à réagir à une pression de sélection.

ATTENTION : un trait peut être « hérissable » dans le parler de tous les jours en ce sens qu'il est au moins en partie déterminé par les gènes et que les gènes sont hérissés, mais ce même trait peut être peu « hérissable » dans le jargon technique, en ce sens que la variabilité de ce trait dans la population n'est pas due à une variabilité génétique (soit parce qu'il n'y a pas de variabilité génétique en partant et que c'est surtout l'environnement qui est responsable des différences, ou parce que la variabilité génétique ne se traduit pas par des différences fonctionnelles dans les protéines – les différentes protéines codées par les différentes allèles fonctionnent aussi bien les unes que les autres). Faites attention de ne pas confondre les deux usages du terme.

Pour mesurer l'hérissabilité d'un trait, on prend une population variable, disons des plantes de différentes grandeurs, qui montre une moyenne de grandeur u . On fait se reproduire seulement une partie extrême de la population, disons les plus grands, dont la moyenne est u_s . Si la variation de grandeur est surtout due à des variations génétiques et réagit bien à la sélection, alors on s'attendra à ce que la grandeur moyenne de la progéniture (u') sera plus élevée que la moyenne originale, et ce d'autant plus que les parents étaient grands. L'hérissabilité, désignée par h^2 , est donnée par :

$$h^2 = R / S \quad \text{où} \quad \begin{aligned} R &= |u' - u| \\ S &= |u_s - u| \end{aligned}$$

Cela revient à dire que l'hérissabilité est mesurée par la différence de grandeur moyenne entre les rejetons des parents et la moyenne de la population, divisé par la différence de grandeur moyenne entre les parents et la moyenne de population. Si les parents étaient en moyenne 20 cm plus grands que la population générale, et leurs enfants étaient eux aussi en moyenne 20 cm plus grands que la population générale, alors $h^2 = 20 / 20 = 1.0$. Mais si les parents étaient en moyenne 20 cm plus grands que la moyenne de la population générale, et leurs enfants n'étaient que 10 cm plus grands que la moyenne de la population générale, alors $h^2 = 10 / 20 = 0.5$.

En moyenne, les traits morphologiques ont tendance à exhiber des héritabilités autour de 0.45, les traits de physiologie et de comportements ont des héritabilités autour de 0.3, et les traits liés à la reproduction ont des héritabilités autour de 0.25.

La plus faible héritabilité des traits liés à la reproduction indique que la variabilité de ces traits (exemple : les différentes grosseurs de couvée dans une population d'oiseaux) est surtout due à l'environnement (exemple : quantité de nourriture) plutôt qu'à une variation au niveau des gènes. C'est probablement une indication que la sélection naturelle influence fortement les traits liés à la reproduction et que les mauvais allèles ont déjà été rapidement éliminés des populations actuelles, ne laissant que peu de variation génétique dans les populations actuelles à ce niveau.

D'autre part, la plus grande héritabilité des traits morphologiques veut dire que toute pression de sélection exercée sur ces traits aura tendance à produire des grands changements relativement rapidement, et ce d'autant plus que la pression est forte. Cela explique pourquoi la sélection artificielle réussit bien à changer la forme du corps des animaux domestiques en peu de générations (pensez aux différentes formes de chiens ou de poules domestiques) mais pas si bien des traits de reproduction comme le nombre de rejetons par portée ou couvée (le nombre d'œufs pondus par semaine est pratiquement le même chez toutes les races de poules).

Maintenance de la variabilité génétique d'une population :

Les anti-évolutionnistes avancent souvent l'argument suivant : « Si la sélection naturelle était une force si grande, on devrait s'attendre à ce qu'elle élimine tous les allèles inférieurs, et donc on devrait s'attendre à ce que tous les individus d'une population aient les mêmes allèles, voire même LE même allèle (le meilleur). Donc les individus devraient se ressembler énormément. Ce n'est pas le cas, il y a toujours beaucoup de variabilité dans une population, donc la sélection naturelle n'est pas une grande force, et donc l'évolution ne peut pas avoir eu lieu. »

Si vous avez bien répondu à la question 8 de la page 7, vous êtes en mesure de pointer l'erreur de logique dans la partie de la phrase qui commence avec « donc la sélection naturelle ... ». Mais que peut-on dire sur la relation entre la sélection naturelle et la variabilité génétique qui perdure? Pourquoi y a-t-il encore de la variabilité génétique dans un monde dominé par la sélection naturelle?

La variabilité génétique est, à l'origine, causée par les mutations. Il faut se rendre compte qu'une même mutation peut réapparaître continuellement dans une population au fil du temps. Et il faut se rendre compte que le taux auquel la sélection réussit à éliminer un allèle d'une population peut être égal au taux auquel cet allèle réapparaît spontanément par mutation. On obtient alors un équilibre mutation-sélection. Cet équilibre maintient la variabilité génétique dans une population. Cela est particulièrement facile quand la force de la sélection n'est pas trop grande.

Il faut garder en tête un certain nombre de choses au sujet de la force de sélection :

- La force de sélection « s » n'est pas un tout-ou-rien, 0 ou 1. Certains traits peuvent être seulement légèrement inférieurs plutôt qu'absolument mortels. Dans de tels cas, la sélection prendra beaucoup de temps à éliminer les allèles responsables, tellement longtemps que la mutation, même si elle est rare, n'aura pas de problème à maintenir l'équilibre mutation-sélection.
- Puisque la plupart des traits sont déterminés par plusieurs gènes, un allèle inférieur peut être invisible à la sélection s'il s'adonne à être dans une « équipe » de gènes qui eux sont supérieurs. Cela retarde la vitesse à laquelle la sélection peut éliminer cet allèle inférieur, encore une fois à tel point que le taux de mutation n'aura pas de problème à maintenir l'allèle inférieur dans la population.
- Dans les espèces sexuées (et donc diploïdes), un allèle inférieur peut être pairé au même locus avec un allèle normal ou supérieur qui compensera pour l'allèle inférieur. Cela retarde la vitesse à laquelle la sélection peut éliminer ce mauvais allèle.
- Certains allèles peuvent être défavorables lorsqu'ils sont fréquents dans la population, mais favorables lorsqu'ils sont rares (on appelle cette situation une sélection dépendante de la fréquence), ce qui les garde dans la population à une fréquence intermédiaire. Ex.: « *sneakers* » (page 53).
- Certains allèles peuvent être défavorables lorsqu'ils sont tous les deux présents au même locus (condition homozygote) mais favorables lorsqu'ils sont avec un allèle différent (condition hétérozygote), ce qui contribue à les maintenir dans une population. Ex: Drépanocytose (« *sickle cell anemia* »).

Mutations :

Mythe : « Toutes les mutations ont un effet négatif ». C'est faux. La très grande majorité des mutations ont un effet négatif, ça c'est vrai, mais pas toutes. Rarement, mais régulièrement, il survient des mutations qui sont bénéfiques. (Et n'oublions pas que plusieurs mutations sont neutres – revoir le chapitre précédent; les mutations neutres ne mènent pas à l'évolution, mais elles permettent le développement d'outils pour étudier l'évolution, comme les horloges moléculaires.)

Mythe : « Les mutations surviennent au hasard, et un processus aléatoire ne peut pas mener à l'organisation et la complexité des êtres vivants ». Il est vrai que les mutations sont un phénomène aléatoire, mais il n'y a pas que les mutations qui contribuent à l'évolution. C'est la combinaison des mutations et de la sélection naturelle (le hasard et la nécessité, dans les mots du biologiste français Jacques Monod) qui permet l'évolution. La sélection naturelle, elle, n'est pas un processus aléatoire. Elle élimine systématiquement les mutations délétères, et préserve systématiquement les bonnes mutations, et c'est cela qui mène à l'organisation et la complexité des êtres vivants. La mutation est au hasard, mais la sélection naturelle, elle, ne l'est pas.

Évidence génétique de l'évolution et de la sélection naturelle :

La science moderne est maintenant capable de séquencer l'ADN des organismes. La séquence des bases (A, C, G, T) de l'ADN fournit des preuves de l'évolution, surtout quand on compare les organismes entre eux.

- 1) Préservation de « gènes immortels » : On voit souvent la sélection comme un agent de changement, quelque chose qui mène à la formation de nouvelles espèces. Et donc on oublie parfois que la sélection peut être stabilisante plutôt que directionnelle ou diversifiante. On oublie que la sélection préserve non seulement les bonnes innovations qui apparaissent soudainement, elle préserve aussi les bons caractères qui existaient déjà. Quand on compare les génomes d'organismes aussi divers que les archaebactéries, eubactéries, champignons, plantes et animaux, on s'aperçoit qu'ils partagent tous environ 500 gènes en commun. Environ 500 gènes (protéines) qui sont apparus il y a 2 milliards d'années chez les archaebactéries et les eubactéries, et qui ont été hérités depuis lors, assez intacts³³, par tous les êtres vivants. Ces protéines remplissent des rôles fondamentaux dans les cellules, tels que le décodage de l'ADN ou l'ARN.

Quand on trouve des gènes qui se ressemblent d'une espèce à l'autre, mais sans être absolument identiques, on peut regarder quelles parties du gène sont identiques pour toutes les espèces, et quelles parties varient. Les parties identiques dans le gène nous révèlent quelles parties de la protéine sont essentielles à sa fonction, quelles parties ne peuvent pas être altérées sans que ça diminue la fonction de la protéine. En effet, toutes les mutations qui ont eu lieu à ces endroits du gène ont été systématiquement éliminées par la sélection naturelle. Seules les mutations qui n'ont pas affecté la fonction de la protéine ont été tolérées par la sélection, et ces mutations ne peuvent donc se retrouver que dans les parties du gène qui varient d'une espèce à l'autre.

- 2) Ressemblance, entre espèces, de certaines sections d'ADN non-codant : L'ADN non-codant n'est pas soumis à la sélection naturelle. Ses séquences de bases devraient donc varier au hasard.³⁴ Mais il arrive qu'on retrouve les mêmes séries de bases dans l'ADN non-codant de diverses espèces, situées au même endroit d'un chromosome. Les chances que ces séries soient identiques par pur hasard sont tellement infimes qu'il est plus raisonnable de supposer que les séries ont tout simplement été héritées d'un ancêtre commun, et relativement récemment à l'échelle géologique. Invariablement, ces ressemblances confirment les arbres phylogénétiques qui avaient été déjà établis selon d'autres critères.
- 3) Présence de « gènes fossilisés » dans le génome : Presque tous les génomes ont des pseudogènes, des gènes qui ne sont plus transcrits. Ses gènes sont des vestiges de gènes qui étaient actifs autrefois chez l'ancêtre évolutif, mais qui ne le sont plus chez l'espèce actuelle.

³³ À quelques endroits dans le gène, une base peut avoir été remplacée par une autre, mais soit que cela ne change pas la nature de l'acide aminé correspondant (le nouveau codon code pour le même acide aminé) ou soit que cela ne change pas suffisamment la forme de la protéine pour altérer sa fonction.

³⁴ Et effectivement c'est le cas. À plusieurs endroits d'un chromosome, l'ADN non-codant varie même d'un individu à l'autre d'une même espèce, ce qui est à la base des tests d'empreinte génétique (« *DNA fingerprinting* ») que la police utilise pour associer un suspect à des échantillons de sang, de salive, ou de sperme (toutes des choses qui contiennent de l'ADN) retrouvés sur la scène d'un crime.

On déduit cela du fait que le gène ressemble encore à un gène situé au même endroit sur le chromosome d'une espèce apparentée, gène qui est encore actif chez cette espèce apparentée. Mais le pseudogène est inactif car l'opéron responsable de la transcription n'est plus présent. Chez l'humain par exemple, près de la moitié de tous nos gènes codant pour des récepteurs olfactifs sont inactifs, sont des pseudogènes. À mesure que notre sens de la vision diurne s'est développé, nous avons perdu une partie des capacités olfactives que les premiers mammifères, nocturnes, possédaient en abondance (et que les mammifères encore nocturnes, comme les souris, possèdent encore en abondance), car l'olfaction est devenue moins importante pour nous et la sélection a cessé d'opérer sur ses gènes, n'a pas éliminé les individus qui ont perdu l'activation de ces gènes.

- 4) Ratio entre mutations synonymes et non-synonymes. Une mutation « synonyme » en est une qui ne change pas la séquence d'acides aminés de la protéine codée. Par exemple, une mutation qui change un codon d'ADN de CCA à CCG est synonyme, car CCG code pour le même acide aminé que CCA (la proline), et donc la nature de la protéine résultante ne sera pas du tout affectée. À l'inverse, une mutation non-synonyme altère la fonctionnalité d'un codon et change la nature de l'acide aminé qui se retrouvera dans la protéine. La théorie de l'évolution par sélection naturelle prédit que chez les gènes que l'on sait être très importants pour l'adaptation, on devrait retrouver surtout des mutations synonymes (car elles sont invisibles à la sélection, alors que les non-synonymes sont visibles et auraient très tendance à être éliminées, le trait étant important), tandis que dans les gènes moins importants, le rapport entre mutations synonymes et non-synonymes ne serait pas aussi biaisé. C'est effectivement ce que l'on observe (par exemple, voir question # 10 ci-dessous).

Questions à réflexion :

- 1) Plusieurs maladies génétiques sont causées par un allèle déficient à un seul locus (un seul gène), et cet allèle est souvent récessif (et donc, la maladie ne s'exprime que chez les homozygotes). Comment peut-on utiliser la génétique des populations pour répondre à une personne qui proposerait une solution eugénique au problème des maladies génétiques, c'est-à-dire d'empêcher les individus qui manifestent la maladie de se reproduire?
- 2) Comment peut-on expliquer que ces maladies génétiques sont encore présentes dans les populations de nos jours, même celles qui sont mortelles et que la médecine moderne ne parvient pas à guérir? La sélection naturelle ne devrait-elle pas les avoir éliminées?
- 3) Plus il y a de chances qu'une mutation survienne à un locus à chaque génération, plus l'évolution peut se faire, car la sélection naturelle ne peut pas opérer sur des individus identiques. Ça lui prend de la variation. Mais est-ce que la corrélation positive entre taux de mutation et taux d'évolution est infinie? Pourrait-on avoir évolution à un locus si le taux de mutation était si élevé que le locus aurait une bonne chance de subir une mutation à chaque génération?

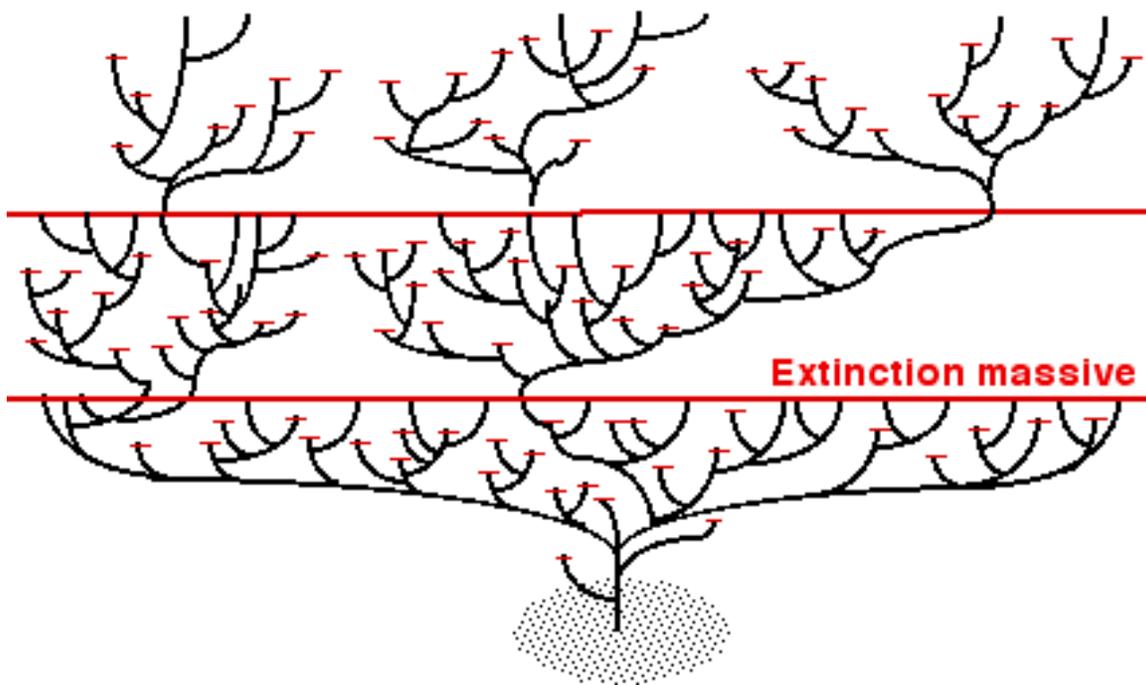
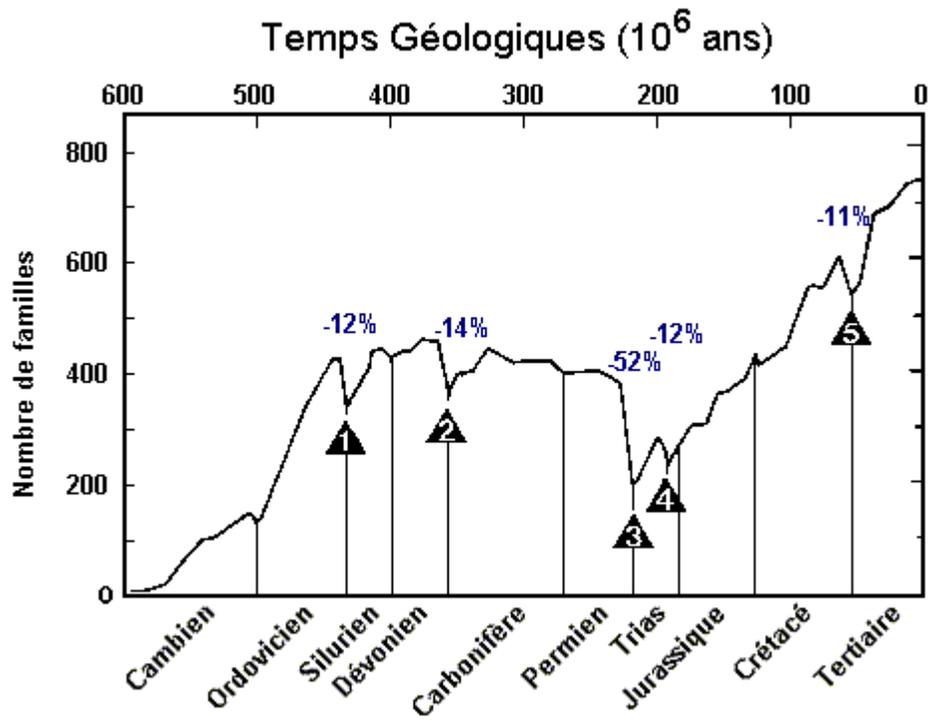
- 4) Dans une population où il y a de la sélection sexuelle (chaque individu préfère les individus plus grands, disons – qui n’aime pas les individus plus grands?!) mais où chaque individu réussit à s’accoupler (comme dans une société monogame), et où donc on aurait ce qu’on appelle la sélection assortie (le premier plus grand avec la première plus grande, le deuxième plus grand avec la deuxième plus grande, et ainsi de suite jusqu’au plus petit avec la plus petite), est-ce que la fréquence des gènes pour la grandeur changerait d’une génération à l’autre? Ne faites que donner votre impression générale, le message ici étant que les modèles de génétique des populations et de génétique quantitative peuvent répondre mathématiquement à ce genre de question.
- 5) Les espèces parasitaires évoluent souvent à partir d’espèces non-parasitaires dont les descendants existent encore (en d’autres mots, les espèces parasitaires ont souvent des cousins évolutifs non-parasitaires). Les espèces parasitaires ont aussi un génome simplifié, car beaucoup des fonctions vitales dont les parasites ont besoin sont en fait remplies par la physiologie de l’organisme qu’ils parasitent. Comment feriez-vous pour trouver de quelle espèce non-parasite une espèce parasite est le plus proche cousin?
- 6) Lequel ou lesquels des gènes suivants, qui codent tous pour des pigments, a ou ont de bonnes chances d’être des pseudogènes dans le génome d’une espèce de poisson cavernicole (qui vit en permanence dans une grotte souterraine) : (a) un gène qui code pour un pigment visuel présent dans la rétine de l’œil; (b) un gène qui code pour un pigment de la peau; (c) un gène qui code pour un pigment respiratoire (comme l’hémoglobine, par exemple).
- 7) Vous faites des boutures d’une même plante de 10 cm de haut (en d’autres mots, vous faites des clones de cette plante individuelle) et vous établissez ces boutures dans un champ, et après qu’elles ont grandi vous mesurez que leur hauteur varie, allant de 8 cm à 10 cm. Que pouvez-vous dire sur l’héritabilité de la grandeur dans cette situation?
- 8) Les éleveurs de vaches laitières ont de la difficulté à améliorer les performances de production de lait de leurs troupeaux, même avec toute la sélection artificielle qu’ils font. Que pouvez-vous dire sur l’héritabilité des performances laitières de nos vaches domestiques?
- 9) Vous observez une très grande variation dans la couleur du pelage d’une population de souris. Expérimentalement vous mesurez aussi que la couleur du pelage chez cette espèce a une héritabilité très élevée. Que pouvez-vous en déduire sur les pressions de sélection qui sont actuellement exercées en nature sur la couleur du pelage de cette population de souris?
- 10) Le gène MC1R est impliqué dans la synthèse de la mélanine, un pigment noirâtre qui sert d’écran naturel contre les rayons UV du soleil et qui contribue grandement à la couleur de la peau. Chez les gens africains à peau noire, le rapport de mutations non-synonymes versus synonymes dans ce gène est de 0 versus 5. Chez les gens européens à peau blanche, le rapport est 10 versus 3. Expliquez cette différence.

- 11) Une levure (« *yeast* ») utilise le galactose comme principale source d'énergie. Elle puise l'énergie du galactose grâce à un sentier métabolique qui implique sept enzymes, et donc sept gènes. Vous découvrez une population de cette levure qui réussit très bien à survivre sans galactose. Le premier des sept gènes que vous regardez chez cette population est passablement différent du gène retrouvé chez les populations normales. Comment interpréter ce changement? Que pensez-vous que vous allez trouver quand vous étudierez les six autres gènes?
- 12) Vous lisez des articles sur l'intelligence humaine, parlant de l'influence des gènes versus l'influence de l'environnement sur le développement de « l'intelligence ». Vous lisez que l'intelligence, telle que mesurée par des tests de quotient intellectuel, était plus héritable (techniquement) à la fin du 20^e siècle qu'au début du 20^e siècle. Laquelle des interprétations suivantes découle le mieux de cette mesure d'héritabilité?
- a) Au cours du 20^e siècle, des mutations sont apparues qui ont rendu les gens plus intelligents;
 - b) Au cours du 20^e siècle, l'environnement qui influence l'intelligence (l'éducation scolaire, par exemple) est devenu plus uniforme pour toutes les personnes;
 - c) La sélection naturelle a éliminé les gens moins intelligents pendant le 20^e siècle;
 - d) Plus l'environnement humain est moderne (nouvelles méthodes d'éducation, outils informatisés, accès à l'information), plus l'intelligence est favorisée;
 - e) Ces résultats ne veulent rien dire parce que l'intelligence est extrêmement difficile à définir, et les tests de quotient intellectuel ne mesurent qu'une facette très limitée de l'intelligence humaine.
- 13) Sachant que le coefficient de sélection (s) se définit comme le pourcentage de jeunes additionnels produits par le porteur d'un trait par rapport à un non-porteur (page 104) :
- a) Un trait possède un « s » équivalent à -0.12 (négatif 0.12). Si, dans la population, les non-porteurs du trait produisent annuellement 36.0 jeunes en moyenne, combien de jeunes est-ce que les porteurs du trait vont produire annuellement en moyenne?
 - b) Un trait présente un « s » égal à 0.30 . Si les porteurs du trait produisent 20.0 jeunes à vie en moyenne, combien de jeunes à vie en moyenne produiront les non-porteurs?

BIOL 4393 : Évolution

Chapitre 13 : Évolution du précambrien à aujourd'hui, incluant l'évolution humaine

| | | |
|---------------------|---|--------------------------------|
| 00 :00 h | Premières formes de vie (unicellulaires) | au plus tard 2,000,000,000 ans |
| 08 :37 h | Premiers organismes multicellulaires (les édiacariens) | 565,000,000 ans |
| 08 :49 h : | <u>Explosion du Cambrien (« Cambrian explosion »)</u> | 530,000,000 ans |
| | Début d'une grande prolifération de formes multicellulaires, possiblement dû à une augmentation de la quantité d'oxygène dans l'air, permettant un métabolisme plus élevé (aérobie) capable de soutenir la locomotion. | |
| 09 :07 h | Premiers vertébrés (poissons agnathes) | 480,000,000 ans |
| 09 :22 h | Premières plantes terrestres | 440,000,000 ans |
| 10 :30 h | <u>Extinction du Permien-Trias (« P-Tr event »)</u> | 250,000,000 ans |
| | Jusqu'à 90% des espèces marines (trilobites inclus) et 70% des espèces terrestres disparaissent à la fin du Permien, pour des raisons ± inconnues. Des éruptions massives (« Siberian Traps ») semblent impliquées. | |
| 10 :41 h | Premiers dinosaures | 220,000,000 ans |
| 10 :50 h | Premiers mammifères modernes | 195,000,000 ans |
| 11 :19 h | Premières plantes à fleurs | 115,000,000 ans |
| 11 :37 h | <u>Extinction du Crétacé-Tertiaire (« K-T event »)</u> | 65,000,000 ans |
| | Une activité volcanique intense, notamment en Inde, et l'impact d'un météore près de la péninsule du Yucatan, causent probablement de grands changements climatiques (ex. : soleil voilé par des particules atmosphériques) qui perturbent les chaînes alimentaires et éliminent les dinosaures, entre autres. Les mammifères prolifèrent par la suite. | |
| 11 :49 h | Premiers singes | 31,000,000 ans |
| 11 :59 h | Premiers singes bipèdes (« Lucy ») | 3,000,000 ans |
| 11 :59 h et 56 s | Premiers <i>Homo sapiens</i> (notre espèce) | 150,000 ans |



Un « arbre de la vie », montrant des extinctions (bouts de branche), dont certaines simultanées

Choses à garder en tête quand on pense à l'histoire de la vie sur terre :

Les continents n'ont pas toujours été là où ils sont maintenant. Il y a 500 millions d'années, il n'y avait qu'un seul grand continent, Gondwana, qui s'est ensuite séparé en deux pour former Laurentia au nord et Gondwana (oui, le même nom) au sud, lesquels se sont éventuellement réunis à nouveau pour former Pangea, lequel a commencé à se diviser en plusieurs morceaux il y a environ 150 millions d'années pour former les continents actuels, lesquels sont encore en lente dérive.

Les espèces animales qui vivent aujourd'hui en Afrique ne ressemblent pas aux espèces qui vivent dans les mêmes habitats en Amérique du Sud. Mais les fossiles retrouvés en Afrique ressemblent aux fossiles retrouvés en Amérique du Sud, en autant que ces fossiles soient plus vieux que 100 millions d'années. Comment expliquer cela?

Tiktaalik (page 27), dont le fossile a été retrouvé dans le grand nord canadien (Ile Ellesmere) a été le premier poisson à sortir de l'eau, a été en quelque sorte le premier amphibien. Mais il n'y a pas d'amphibien qui peuvent vivre dans le climat froid du grand nord canadien! Les évolutionnistes ne savent pas de quoi ils parlent, n'est-ce pas?

Le climat n'a pas toujours été le même que maintenant. Par exemple, il y a 45-95 millions d'années le climat était beaucoup plus chaud qu'aujourd'hui (tel qu'inféré par les ratios de certains isotopes³⁵ qu'on retrouve dans les fossiles marins datant de l'époque). Cela explique pourquoi certains dinosaures pouvaient vivre à de hautes latitudes (et en plus ils étaient probablement endothermes) et pourquoi certains gros arbres pouvaient pousser sur l'Ile Axel Heiberg (page 28).

Les concentrations d'O₂ et de CO₂ dans l'air n'ont pas toujours été les mêmes que maintenant, tel qu'inféré par l'âge de certains minéraux oxydés (par l'oxygène) et aussi par le ratio de certains isotopes dans les fossiles de foraminifères marins (ce ratio étant affecté par le pH de l'eau de mer, lequel est affecté par la quantité de CO₂ dans l'atmosphère).

Certains indices biologiques sur les fossiles peuvent aussi nous donner une idée générale des concentrations d'O₂ et de CO₂ à différentes époques : (1) les arbres du Carbonifère avaient beaucoup d'adaptations contre le feu (comme les écorces épaisses visibles sur leurs fossiles), et les feux brûlent bien quand il y a beaucoup d'oxygène; (2) les insectes du Carbonifère étaient très gros, et les gros insectes ne peuvent exister que si les concentrations d'oxygène sont élevées car l'oxygène doit diffuser dans leur corps pour rejoindre les cellules, et ceci ne peut se faire sur de plus grandes distances que si le gradient de concentration est élevé; (3) on peut compter la densité de stomates sur les fossiles de feuilles, et les plantes ont habituellement plus de stomates dans les milieux/temps où le CO₂ est plus rare.

³⁵ Différents ratios d'isotopes d'oxygène se retrouvent dans l'eau de mer à différentes températures. On peut donc estimer la température des anciens océans en mesurant les ratios d'isotopes d'oxygène des fossiles des micro-organismes marins qui vivaient dans ces océans, ces micro-organismes étant faits de carbonate de calcium (le carbonate contient de l'oxygène).

Évolution humaine :

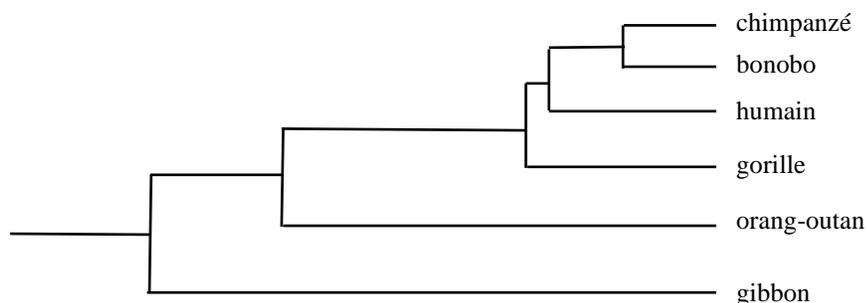
Nous ne sommes pas descendus du chimpanzé. Nous sommes cousins du chimpanzé ³⁶. Le chimpanzé et nous sommes descendus d'un même ancêtre commun.

Le génome du chimpanzé et le nôtre ont été complètement séquencés. Nos gènes et les gènes du chimpanzé sont similaires à 95-98%. (Pourquoi une étendue de valeur plutôt qu'un chiffre exact? C'est que les chiffres ci-haut sont pour ce qu'on estime être les gènes fonctionnels plutôt que pour tout l'ADN, et dans quelques cas on ne sait pas encore exactement quelle partie de l'ADN est un gène fonctionnel et quelle partie n'est qu'un pseudogène non-codant.)

Comment peut-on avoir une si grande différence anatomique entre chimpanzés et humains avec une différence de seulement 2-5% dans les gènes fonctionnels? La réponse est que certains gènes qui ont des effets tôt lors du développement embryonnaire peuvent avoir de très grandes répercussions sur le reste de l'embryogénèse.

Le temps écoulé depuis notre séparation ancestrale avec le chimpanzé et avec les autres grands singes est mesuré à l'aide d'horloges moléculaires et aussi avec les fossiles. On a ainsi daté notre séparation :

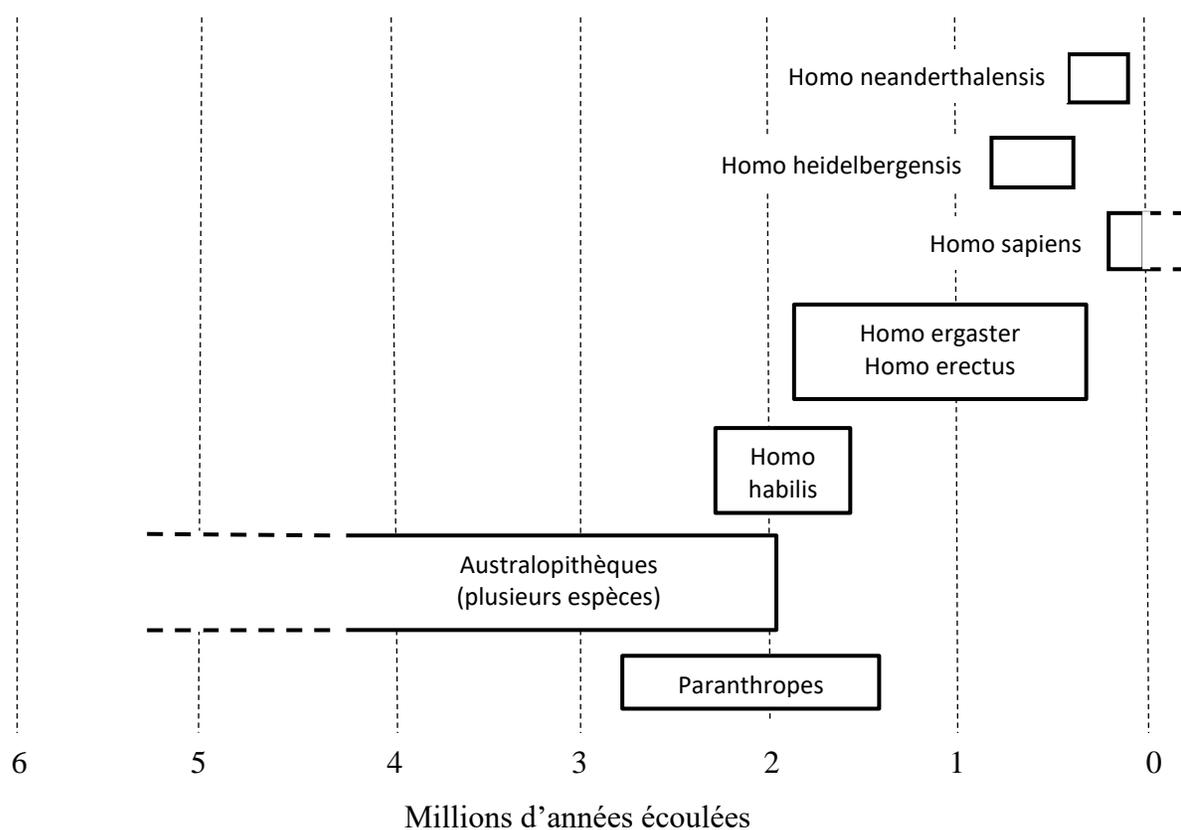
| | |
|---|----------------------|
| Avec l'ancêtre commun du chimpanzé : | 6 millions d'années |
| Avec l'ancêtre commun du gorille : | 7 millions d'années |
| Avec l'ancêtre commun de l'orang-outan : | 12 millions d'années |
| Avec l'ancêtre commun du gibbon : | 15 millions d'années |
| Avec l'ancêtre commun des autres singes : | 23 millions d'années |



³⁶ Le célèbre auteur Jared Diamond a suggéré que les chimpanzés devraient être regroupés dans notre propre genre, appelé *Homo*. Je recommande son livre *The Third Chimpanzee*.

Toutes les espèces d'hominiens (sous-tribu taxonomique *Hominina*) ont vu le jour en Afrique.³⁷ Elles ont formé un arbre généalogique avec plusieurs branches, la seule branche encore en existence étant la nôtre, *Homo sapiens*. Trois de ces branches ont réussi à sortir de l'Afrique : en ordre chronologique, *Homo erectus*, *Homo neanderthalensis*, et *Homo sapiens*. L'arrivée de chacune dans les régions hors-Afrique a souvent été suivie par la disparition de la précédente, laissant entrevoir l'existence de compétition entre ces différentes espèces.

Le schéma suivant est simplifié. Il existait plus d'espèces et de branches que les quelques-unes que je représente ici (je ne représente que les principales, et dans le cas des australopithèques et des paranthropes, je regroupe plusieurs espèces sous un seul nom général). La situation est rendue encore plus confuse par la nature incomplète de plusieurs des fossiles d'hominiens découverts jusqu'à maintenant, et par l'existence de deux courants de pensée en taxonomie : certains taxonomistes (les « *lumpers* », en anglais) préfèrent que des fossiles légèrement différents soient regroupés à l'intérieur d'une même espèce, tandis que d'autres (les « *splitters* ») ont plus tendance à assigner différents fossiles à différentes espèces même si les différences ne sont pas très grandes.



³⁷ Darwin fut le premier à suggérer que l'humain a évolué en Afrique.

Australopithèques (*Australopithecus* sp.):

Hominiens primitifs, regroupant plusieurs espèces, ayant vécu en Afrique pendant une longue période allant d'il y a 4.2 millions d'années à 2 millions d'années.

La grosseur de leur cerveau, facile à estimer basé sur la grosseur des crânes fossilisés découverts, était juste un petit peu plus grosse que celle des chimpanzés actuels.

Ce qui les distingue, ce sont les premiers signes de bipédie (la marche sur deux jambes plutôt qu'à quatre pattes). La forme de leur squelette indique qu'ils pouvaient encore être à l'aise dans les arbres (ex. : longs doigts, phalanges des doigts et des orteils courbées), mais qu'ils pouvaient aussi marcher debout, pas aussi bien que nous mais quand même régulièrement.

L'apparition évolutive de la bipédie révèle que les australopithèques ont commencé à passer plus de temps au sol, en milieu plus ou moins ouvert. En milieu ouvert, la bipédie présente les avantages suivants :

- Meilleure vision au-dessus des hautes herbes pour détecter l'approche de prédateurs.
- Moins de surface corporelle exposée au soleil plombant, permettant d'être actifs à chercher de la nourriture plus longtemps en plein milieu des chaudes journées africaines en milieu ouvert.
- Membres antérieurs (mains) libérées pour se spécialiser à creuser la terre à la recherche de tubercules, ou à lancer des roches aux prédateurs.

En plus des caractéristiques squelettiques indiquant la bipédie (pelvis en forme de bol pour supporter les organes abdominaux maintenant au-dessus de lui, jambes plus longues et bras plus courts que les singes arboréaux, colonne vertébrale se connectant à la partie inférieure du crâne plutôt qu'à l'arrière de lui), une autre preuve de la bipédie des australopithèques fut la découverte de traces de pas fossilisés, vieilles de 3.7 millions d'années, par l'anthropologue Mary Leaky en 1978, à Laetoli en Tanzanie.

Un fameux fossile d'australopithèque est « *Lucy* », vieux de 2.9-3.6 millions d'années, trouvé en Éthiopie en 1974 par l'équipe du paléontologue Donald Johanson, et nommé ainsi parce que « *Lucy in the sky with diamonds* » des Beatles jouait à la radio lors de la découverte (il n'est pas clair que le spécimen était une femelle – certains disent que c'était un mâle et l'appellent Lucifer). Elle représente l'espèce *Australopithecus afarensis*.

Un autre fameux fossile est un crâne d'*Australopithecus africanus*, appelé « enfant de Taung » découvert en Afrique du Sud en 1924. Ce fut en fait le fossile ayant mené à la première définition du genre *Australopithecus* par l'anthropologue Raymond Dart.

Les australopithèques ont donné naissance à un autre groupe au squelette plus robuste, appelé *Paranthropus*, qui a vécu en Afrique pendant une période s'étendant de 2.7 à 1.4 millions d'années avant aujourd'hui. Les australopithèques ont aussi donné naissance au genre *Homo*, en commençant probablement par *Homo habilis*.

Homo habilis (= « homme habile »)

Ancienne espèce d'hominien (2.3 à 1.6 millions d'années), décrite à partir de crânes mais pas beaucoup d'autres éléments squelettiques, rendant sa taxonomie difficile (une autre espèce nommée *Homo rudolfensis* pourrait très bien être la même; de plus, beaucoup d'experts sont d'avis que *H. habilis* devrait en fait appartenir au genre *Australopithecus*). Chose certaine, son cerveau était un peu plus gros que celui des australopithèques « conventionnels » :

| | |
|---|------------|
| Cerveau des australopithèques (et des chimpanzés) : | 400-450 ml |
| Cerveau de <i>Homo habilis</i> : | 600-650 ml |
| Cerveau « moderne » (<i>Homo sapiens</i> mâle) : | 1300 ml |

Le cerveau est un organe très « énergivore », il consomme beaucoup d'énergie par gramme. Maintenir un gros cerveau exige une bonne alimentation. Pour cette raison, on pense que *Homo habilis* consommait un peu plus de viande que les australopithèques, la viande étant une meilleure source de protéines, et aussi d'énergie si elle est grasseuse, que la plupart des plantes. La viande pouvait être obtenue à partir de charognes ou de carcasses volées aux carnivores africains grâce à une action communautaire (vie en groupes relativement grands).

Certains outils en pierre, de forme assez rudimentaire, semblent avoir été utilisés par *Homo habilis* pour écorcher les carcasses, couper la viande, broyer des os, et briser des noix.

Homo erectus (= « homme debout »)

Si certains spécialistes sont d'avis que *H. habilis* n'était en fait qu'un australopithèque avec un cerveau un peu plus gros que d'habitude, il n'y a pas de chicanes au sujet de *H. erectus*. C'était définitivement un humain, le premier du genre selon plusieurs experts. Certains paléontologues préfèrent séparer *H. erectus* en plusieurs autres espèces à l'intérieur du genre *Homo* (incluant *Homo ergaster*, par exemple), alors que d'autres préfèrent la considérer comme une seule espèce qui a changé au fil du temps (et ce temps va d'il y a 1.8 à 0.3 millions d'années). Voici les principales caractéristiques associées à *H. erectus* :

- Amélioration de la bipédie.

Jambes plus longues que chez les singes et les australopithèques.

Fémurs à un angle vers l'intérieur, rapprochant les genoux et les pieds près de l'axe de symétrie du corps, permettant un meilleur alignement du centre de gravité au-dessus des pieds lors de la marche, et minimisant la rotation du pelvis à chaque pas.

Arche du pied plus prononcée; gros orteil plus long et plus parallèle aux autres orteils (encore plus que chez les australopithèques), plutôt que sur le côté pour tenir des branches comme chez les singes.

- Augmentation graduelle de la grosseur du cerveau.

De 750 à 1100 ml tout au long de son règne de 1.5 millions d'années.

- Première espèce d'hominien à sortir de l'Afrique.

Sortie il y a 1.5 million d'années, s'installant en Europe et en Asie, aussi loin que l'île de Java. Sa disparition de partout il y a environ 300,000 ans (sauf peut-être pour Java, où elle a perduré jusqu'à il y a 50,000 ans) correspond plus ou moins à la sortie de l'Afrique d'un hominien plus avancé, l'homme de Neandertal.

- Manufacture d'outils de pierre un peu plus sophistiqués que *Homo habilis*.

Pierres taillées en biface (« *hand axes* »).

- Plus grande dépendance sur la viande dans le régime alimentaire.

Plusieurs fossiles de gros mammifères et de petits reptiles et amphibiens ont été retrouvés avec des marques de boucherie sur les os, à proximité de fossiles d'*H. erectus*. Une plus grande utilisation de nourriture de sources animales dans le régime alimentaire aurait permis l'augmentation notable de la grosseur de leur cerveau.

- Premiers signes de l'utilisation du feu.

Des sols et objets brûlés et fossilisés suggèrent que *H. erectus* pouvait utiliser le feu, de façon opportuniste au début mais plus systématique et contrôlée vers la fin de son « règne ».

Le feu a plusieurs utilités :

- Source de chaleur.
- Protection contre les prédateurs.
- Source de lumière, permettant d'allonger les activités jusque dans la nuit.
- Possibilité de durcir des morceaux de bois pour en faire des lances.
- Possibilité de faire cuire la nourriture, ce qui en améliore grandement la digestibilité (viande aussi bien que plantes et champignons). La cuisson permet aussi, dans certains cas, de briser les toxines de certains aliments autrement dangereux.

Homo neanderthalensis

L'homme de Neandertal ³⁸ a commencé à évoluer en Afrique il y a environ 400,000 ans (probablement en tant que *Homo heidelbergensis*) et en est sorti pour devenir adapté à des environnements plus froids en Europe et Eurasie. Son squelette est un peu plus trapu et robuste que le nôtre, son crâne a une forme un peu différente, son menton est inexistant, mais si on en rencontrait un portant des vêtements et un chapeau dans la rue on n'en penserait probablement rien de trop spécial. Ses caractéristiques :

- Cerveau aussi gros que le nôtre (plus gros, en fait : jusqu'à 1600 ml pour lui comparativement à 1300 ml pour nous).
- Bonne maîtrise du feu, incluant la capacité d'allumer un feu avec du silex.

Il existe de bonnes preuves que la cuisson de nourriture était pratique courante. La découverte d'âtres (« *hearths* ») remontant à 400,000 ans et comprenant des graines et des os brûlés indique que la cuisson était déjà devenue une activité courante à cette époque. Il vaut la peine de répéter que la cuisson augmente notablement la digestibilité de la viande, des œufs, et des tubercules. Cela permet un bien meilleur apport alimentaire, essentiel pour le développement d'un organe aussi énergivore qu'un cerveau de 1600 ml.

- Manufacture d'une bonne diversité d'outils et d'armes sophistiqués, en pierre et en bois.
- Utilisation d'abris permanents, surtout des cavernes.
- Fabrication d'amulettes et de pendentifs.
- Enterrement des morts.
- Vocalisations complexes (langage?).

Un « outil » assez évident pour la planification et la coordination d'activités en groupe, le transfert d'information dans un groupe, et le développement de l'intelligence. Les fossiles d'anciens *Homo heidelbergensis* montrent un os hyoïde (celui qui supporte la langue) dans une position qui aide à la formation de voyelles.

- Deuxième espèce d'hominien à sortir de l'Afrique et à s'installer en Europe et en Asie centrale, il y a 350,000 ans. Ils sont probablement responsables de la disparition des *H. erectus* qui y étaient déjà présents.

³⁸ Les premiers fossiles de Néanderthaliens furent découverts en Allemagne, dans la vallée Neander, en 1856 (trois ans avant la parution de *On the Origin of Species* par Darwin).

Homo sapiens

Notre espèce. Elle est apparue en Afrique il y a 100,000-200,000 ans. Son squelette est plus grand, mince et élancé que ceux des hominiens l'ayant précédé. En plus des caractéristiques déjà présentes chez les néandertaliens, on retrouve :

- Grande diversité d'outils, en pierre et en bois, et aussi en os. Plusieurs de ces outils sont passablement fins (ex. : aiguille à coudre en os, hameçons).
- Activités de pêche.
- Dessins sur mur, bijoux, sculptures artistiques.
- Langage.
- Musique, danse, récits, rire.

Des activités qui favorisent l'esprit communautaire et qui diminuent les frictions, permettant l'existence de plus grands groupes.

- Troisième espèce d'hominien à sortir de l'Afrique, il y a environ 60,000 ans. Elle (sous la forme des cromagnons) a vécu côte à côte avec les néandertaliens en Europe, avec un peu d'interfécondation semble-t-il,³⁹ mais elle les a éventuellement supplantés. Les néandertaliens se sont éteints il y a 30,000 ans. Notre espèce a peut-être aussi supplanté les quelques *Homo erectus* qui traînaient encore à Java. Pour la première fois elle a poussé l'étendue du genre Homo jusqu'en Australie (il y a environ 45,000 ans) et dans les Amériques en passant par l'isthme de Bering qui reliait alors la Sibérie à l'Alaska (il y a environ 15,000 ans).
- Agriculture (il y a 10,000 ans), et écriture (il y a 5,000 ans).

La technique de l'horloge moléculaire fut appliquée à l'ADN mitochondrial de 53 personnes en provenance d'un très grand nombre de groupes ethniques et régions du monde, avec l'ADN mitochondrial du chimpanzé comme point de référence (« *outgroup* »), sachant (basé sur les fossiles) que notre séparation avec le chimpanzé a eu lieu il y a environ 6 millions d'années. Les résultats indiquent que les peuples non-africains partagent une même origine qui remonte à $52,000 \pm 27,500$ ans (une indication du moment où *Homo sapiens* est sorti de l'Afrique). Si on prend tous les peuples, africains et non-africains, l'origine commune remonte à $171,500 \pm 50,000$ ans et cette origine (l'origine de notre espèce) est en Afrique.

³⁹ Aussi incroyable que cela puisse paraître, on a réussi à isoler de l'ADN intact dans des os et des dents de néandertaliens vieux de 40,000 ans. La comparaison de cet ADN avec notre propre ADN a identifié un petit nombre de gènes qui semblent avoir été transmis des néandertaliens à nos ancêtres *Homo sapiens*.

Les faits saillants de l'évolution humaine :

- Bipédie.

Très peu de mammifères se déplacent normalement sur deux pattes (il y a les kangourous, les rats kangourous et les gerboises, qui tous sautent plutôt que marchent; et quelques primates, comme les chimpanzés, qui peuvent tant bien que mal marcher sur deux pattes temporairement). Le développement de la bipédie habituelle, commençant avec les australopithèques, a marqué le passage d'un habitat forestier à un habitat de savane. Dans un tel habitat ouvert, la bipédie améliorait la vision par-dessus les hautes herbes, exposait une moins grande surface corporelle au soleil plombant, exposait une plus grande surface corporelle au vent (pour refroidir le corps, que ce soit par convection ou par évaporation de sueur), et libérait les membres antérieurs pour des fonctions utiles comme le transport de nourriture ou de nouveau-nés, le lancer de projectiles, et éventuellement la manipulation d'outils.

La bipédie s'est graduellement améliorée jusqu'à permettre la course soutenue. Une idée intéressante est que la course soutenue à vitesse modérée, couplée avec une bonne capacité d'empêcher la surchauffe grâce à la sueur et à l'exposition au vent, a permis aux humains de la savane, à une certaine époque de leur évolution, de capturer de gros mammifères coureurs (ex. : antilopes) en les poursuivant jusqu'à l'épuisement et le surchauffement de ces derniers.

- Perte de la fourrure, et plus grande importance de la production de sueur.

L'humain a la même densité de poils que les autres primates, mais ces poils sont très fins et très courts, faisant ainsi disparaître la fourrure et donnant une apparence de nudité. L'humain est aussi le mammifère ayant développé une des plus grandes densités de glandes sudoripares. Cela trahit une évolution dans un environnement chaud. La savane africaine est un environnement chaud et très exposé au soleil. La possibilité d'opérer plus longtemps dans la forte chaleur du milieu de la journée en savane a possiblement permis la course à l'endurance pour attraper des proies surchauffées (voir précédent paragraphe), et a aussi donné de plus grandes chances de réussir à confisquer les carcasses abattues par d'autres prédateurs qui tuent leurs proies la nuit, mais qui ont trop chaud pour bien défendre ce qu'ils n'ont pas encore tout mangé en plein milieu de la journée ensoleillée qui suit.

La nudité a dû s'accompagner d'une utilisation d'abris contre le vent et contre l'exposition au ciel ouvert la nuit, et de fourrures animales comme vêtements lors de l'éventuelle dispersion dans des environnements plus froids.

Certainement les néanderthaliens qui se sont installés en Europe devaient porter des vêtements en permanence. Voir la question à réflexion # 1 ci-dessous (page 126) au sujet de la question à savoir à partir de quel moment l'humain a commencé à porter des vêtements de façon permanente.

- Passage d'un régime alimentaire herbivore/frugivore à un régime omnivore qui inclut plus de viande (riches en protéines et lipides) et de tubercules (riches en amidon).

Commençant avec les australopithèques, les fossiles d'hominiens présentent une dentition qui semble adaptée à manger des fruits, des noix, et des tubercules, accompagnés occasionnellement de viande. Les fossiles de dents d'australopithèques montrent des traces d'abrasion ressemblant à ce que des grains de sable auraient créé, menant à l'idée d'une consommation régulière de tubercules (qui sont enterrés, et qui ne sont pas rares en savane, surtout dans les régions riveraines).

Les chimpanzés actuels consomment des proies animales de temps en temps. Il est probable qu'il en allait de même chez notre ancêtre commun avec eux, et chez les australopithèques. Mais ce n'est qu'à partir de *H. erectus* qu'on commence à avoir de bonnes preuves fossiles d'une plus grande importance de la viande dans le régime alimentaire. C'est aussi chez *H. erectus* que commence le grossissement du cerveau, menant à l'idée que la viande a garanti un bon apport protéinique, laissant plus de temps pour trouver les sources d'énergie (graines, fruits, tubercules, viandes grasses elles-mêmes) nécessaires au développement de l'organe très énergivore qu'est le cerveau. Dans une boucle de rétroaction, le plus gros cerveau a probablement permis de mieux vivre dans des groupes plus gros (voir ci-dessous), ce qui a permis un meilleur succès dans la capture de proies animales ou dans la confiscation de carcasses abattues par d'autres prédateurs.

- Utilisation, et éventuellement maîtrise du feu (incluant la capacité de l'allumer).

En restant dans le sujet de la nutrition : la cuisson des aliments augmente de beaucoup la digestibilité de la nourriture. La cuisson permet de passer moins de temps à mâcher, et elle permet une meilleure digestion des protéines et de l'amidon. On obtient ainsi plus de nutriments avec moins de temps et d'effort. Une digestion plus facile permet aussi de diminuer la longueur des intestins. Comme les intestins sont eux-mêmes des organes énergivores, en avoir moins libère de l'énergie pour être capable de développer un plus gros cerveau. Et le plus grand apport énergétique permis par la cuisson aide lui-même au développement du cerveau.

Les premiers néandertaliens (ou *H. heidelbergensis*, sous leur forme originelle africaine) pratiquaient certainement la cuisson (on a retrouvé des traces de graines brûlées et même de fumée de feu dans le tartre dentaire associé aux fossiles de mâchoires de néandertaliens). On pense que même *H. erectus* pouvait faire de la cuisson, surtout vers la fin de son règne, mais les preuves de cela sont moins nombreuses.

Le feu, bien entendu, a aussi d'autres avantages, déjà mentionnés plus haut : prolongement lumineux de la journée pour faire des activités utilitaires ou sociales, source de chaleur, intimidation des prédateurs la nuit, traitement pour durcir des morceaux de bois, traitement pour détoxifier certains aliments.

- Augmentation graduelle, mais de plus en plus rapide, du volume du cerveau.

La vie en groupe permet des collaborations extrêmement utiles. La collaboration à l'intérieur de groupes a probablement été essentielle au succès évolutif de l'humain. Malheureusement, la vie en groupe entraîne aussi de la compétition et des frictions entre les membres du groupe. Un plus gros cerveau peut mener au développement d'une intelligence « sociale » permettant de (1) se mettre dans la tête des autres pour imaginer comment ils réagiraient à nos actions, (2) se rappeler de l'identité et de la fiabilité d'autres membres du groupe dans des interactions d'altruisme réciproque (revoir page 67), et (3) mieux communiquer entre individus, allant jusqu'à développer un langage (voir ci-dessous). Le psychologue anglais Robin Dunbar a démontré une corrélation positive entre la grosseur du cerveau de différentes espèces de primates et la grosseur des groupes dans lesquels ils vivent habituellement. Par interpolation de cette corrélation, la grosseur de notre cerveau actuel nous place à l'intérieur de groupes de 150 personnes. Et effectivement, c'est environ le nombre de personnes que la plupart d'entre nous connaissons, même de nos jours.

Un cerveau/intelligence plus performant a aussi d'autres gros avantages :
 (1) solution de problèmes reliés à la chasse et à la quête de nourriture;
 (2) développement d'outils ou de méthodes utiles à la survie; (3) impressionner le sexe opposé en permettant d'amuser, de faire rire, de bien s'exprimer.

- Manufacture et utilisation d'outils de plus en plus sophistiqués.

Des outils simples en pierre ont été trouvés près de fossiles d'australopithèques et de *Homo erectus*. Mais c'est à partir d'il y a 40,000 ans que des outils plus complexes ont commencé à être construits, comme des arcs et des flèches, des propulseurs de lances ou de javelots, des aiguilles à coudre en os, et des lampes. C'est aussi autour de cette époque qu'on commence à voir en bon nombre des exemples d'art (peintures sur mur, bijoux, figurines) et des instruments de musique (flutes). L'expression « modernité comportementale » (*cognitive revolution*) est utilisée par les archéologues pour désigner ce nouvel état sophistiqué des capacités mentales humaines ayant commencé il y a 40,000 ans.

- Langage.

Des considérations anatomiques observées sur les fossiles (position de l'os hyoïde qui soutient la langue, diamètre du canal qui laisse sortir du crâne le nerf qui contrôle la langue) laissent penser que les hominiens ont commencé à émettre des vocalisations complexes il y a environ 500,000 ans. Mais quand est-ce que ces vocalisations sont devenues un vrai langage? Cela demeure un mystère. Quoi qu'il en soit, le langage présente des avantages indéniables : il permet la planification et la coordination d'activités en groupe, le transfert d'information dans un groupe, la possibilité de réduire les conflits et malentendus par des explications, et le développement de l'intelligence.

- Musique, danse, récits, rire, repas collectifs.

Tel que déjà mentionné, la vie en groupe a donné (et continue de donner) de gros avantages à l'humain, mais elle crée aussi des tensions et des frictions. Toute activité pouvant atténuer ces tensions et frictions devrait donc favoriser la vie en groupe. Il est donc intéressant de réaliser que notre cerveau semble câblé pour aimer, et partager en groupe, les performances musicales, la danse, l'humour, les contes et récits, et les repas communautaires.

- Agriculture et domestication.

Pendant la presque totalité de son évolution, l'humain vivait dans des groupes avec un mode de vie de chasseurs-cueilleurs (chasse pour obtenir de la viande; cueillette pour obtenir des noix, fruits, tubercules, petits animaux terrestres, bivalves marins). Il s'agissait d'un mode de vie plus ou moins nomade. Mais il y a environ 10,000 ans les versions sauvages du blé, de l'orge, des pois, et des lentilles ont commencé à être sélectionnées artificiellement, plantées dans un sol labouré ou autrement ameubli, et régulièrement récoltées. Ce développement de l'agriculture a mené à la sédentarité permanente pour la majeure partie de l'humanité.

C'est aussi à cette époque qu'a eu lieu la domestication de la vache, de la chèvre, du mouton, du porc, et du chat. (Le chien avait déjà été domestiqué plus tôt en Europe, il y a environ 15,000 ans; le cheval fut domestiqué plus tard, il y a environ 5,000 ans, dans les steppes eurasiennes.)

Les animaux domestiques (sauf le chat et le chien) fournissaient du lait ou de la viande de façon régulière, cette excellente source de protéines. Les grains des céréales étaient riches en amidon, un polysaccharide qui est une excellente source d'énergie. L'apport de nourriture est donc devenu régulier et excellent, donnant du temps libre pour que des individus se spécialisent à faire d'autres choses que la quête de nourriture. Ainsi sont nés les diverses professions, les monuments, les grandes villes, les grandes armées, et les civilisations.

Cette apparition de l'agriculture et de la domestication est surtout survenue dans le « croissant fertile », une région géographique en forme de croissant de lune formée par les pays actuels suivants : Palestine, Israël, Jordanie, Syrie, Liban, sud-est de la Turquie, est de l'Irak, et ouest de l'Iran. Il y a eu quelques autres foyers de développement d'agriculture (banane et taro dans le sud-est asiatique, maïs dans les Amériques, domestication de la poule dans le nord de la Chine), mais c'est surtout à partir du croissant fertile que s'est répandu l'agriculture, facilitée en cela par une orientation est-ouest de l'Europe et de l'Asie avec des climats similaires sur de longues latitudes (pour en savoir plus, je vous recommande le classique livre *Guns, Germs and Steel*, de Jared Diamond).

Questions à réflexion :

- 1) Le pou de l'être humain, *Pediculus humanus*, existe sous deux formes : une spécialisée pour attacher ses œufs à la base des cheveux (« *head lice* ») et une spécialisée pour attacher ses œufs sur les vêtements (« *body lice* »). Ces deux formes constituent une seule espèce au sens biologique car elles peuvent s'inter-féconder, mais dans les faits elles ne se rencontrent pas, la première forme vivant sur la tête et la deuxième sur le corps, et donc on peut essentiellement les considérer comme espèces séparées. Comment feriez-vous pour estimer depuis combien de temps l'être humain utilise des vêtements?⁴⁰
- 2) Les espèces de graminées sauvages qui ont donné naissance aux variétés céréalières domestiques il y a 10,000 ans dans le croissant fertile étaient des plantes annuelles adaptées à un sol relativement sec. En quoi le fait d'être annuelles, et d'être adaptées à un sol relativement sec, a prédisposé ces espèces à devenir exploitées comme source de nourriture par l'humain?
- 3) Une comparaison entre le génome du chien et celui du loup (l'ancêtre sauvage du chien) indique que les chiens ont un plus grand nombre de gènes menant à la production intestinale d'amylase, une enzyme qui digère l'amidon. Comment expliquer cette différence?
- 4) Peut-on connaître l'âge d'un os fossilisé d'australopithèque retrouvé par terre dans une caverne?
- 5) Notre langue, comme celle de presque tous les mammifères, contient des papilles gustatives, certaines d'entre elles étant spécialisées pour générer le goût « amer ». Ces dernières servent à détecter, dans notre nourriture, la présence de substances plus ou moins toxiques produites par les plantes pour se protéger des herbivores. Chaque papille peut se faire stimuler par une variété de substances, car la membrane des cellules qui composent la papille contient divers récepteurs, chacun codé par son propre gène et chacun sensible à sa propre substance. Les chats, qui sont des hypercarnivores (ils ne mangent que de la viande) ont seulement 6 gènes codant pour des récepteurs de substances amères. Les souris, des herbivores, en ont 35. Nous, les humains, en avons 25 (et nous avons 11 pseudogènes d'anciens récepteurs de substances amères). Qu'est-ce que cela vous dit sur notre régime alimentaire?
- 6) La société ne devrait-elle subventionner que les recherches qui ont un fort potentiel d'application pratique? Dans cette optique, est-ce que ça vaut la peine pour la société de donner de l'argent à des chercheurs pour qu'ils puissent déterrer et étudier d'autres fossiles pour en apprendre plus sur l'histoire évolutive?

⁴⁰ Voir "Molecular evolution of *Pediculus humanus* and the origin of clothing," *Current Biology* 13: 1414-1417, 19 août 2003. À part l'évolution des poux, l'évidence la plus ancienne de l'utilisation de vêtements par l'humain est constituée d'aiguilles à coudre faites en os, vieilles de 40,000 ans.

BIOL 4393 : Évolution

Chapitre 14 : Psychologie évolutive

Idée fondamentale de la psychologie évolutive

La psychologie est l'étude du comportement humain. La psychologie évolutive, elle, cherche à expliquer une partie des comportements humains comme étant des adaptations sélectionnées chez nos ancêtres évolutifs à la manière d'adaptations similaires chez d'autres animaux. La psychologie évolutive repose sur les idées suivantes :

- 1) Nous venons au monde avec un cerveau qui est déjà câblé (*wired*) pour nous donner certaines préférences et pour favoriser certains comportements.

On pourrait donc considérer ces préférences et comportements comme étant plus ou moins innés (plus ou moins seulement, car nous avons quand même la capacité de raisonner et de contrôler de façon lucide nos prédispositions; nous ne sommes pas des robots esclaves de leur programmation).

- 2) Ce câblage de notre cerveau est le résultat d'un processus d'adaptation qui est survenu par sélection naturelle lors de l'évolution de notre espèce depuis notre séparation de l'ancêtre partagé avec les chimpanzés.

Le milieu social dans lequel s'est opérée cette sélection était celui d'une bande de chasseurs-cueilleurs, la condition qui caractérise encore les chimpanzés actuels, et qui correspondait aussi à nos ancêtres évolutifs Homo durant les quelques 6 millions d'années qui ont précédé le développement de l'agriculture il y a 10,000 ans.

- 3) Ces préférences et prédispositions innées sous-tendent encore plusieurs de nos comportements actuels.

Et cela est vrai même si l'environnement moderne dans lequel nous vivons n'est plus exactement le même que celui de nos ancêtres évolutifs. La sélection naturelle est un processus qui prend du temps, et les 10,000 ans qui nous séparent de notre longue période de chasseurs-cueilleurs ne sont pas suffisants pour avoir éliminé les prédispositions sélectionnées auparavant. Cela est vrai même si certaines de ces prédispositions peuvent maintenant être désavantageuses. Par exemple, nous avons évolué un fort amour du sucre et du sel et du gras, des nutriments essentiels à la survie, et cet amour persiste de nos jours malgré les risques de maladies (diabète de type II, troubles cardiovasculaires) que cela comporte dans un milieu où ces nutriments peuvent maintenant être consommés en excès.

Objections à la psychologie évolutive

1) Le cerveau humain en tant que « table rase » (*tabula rasa*, « *blank slate* »).

Des personnes refusent de concevoir le cerveau humain comme ayant le moindre comportement inné. Ils disent que tous les comportements humains sont appris. Le cerveau à la naissance serait un tableau vierge sur lequel s'engraverait les comportements imposés par la culture du moment.

Ce point de vue ne tient pas la route et est discrédité dans les milieux scientifiques. Les jumeaux séparés à la naissance exhibent des personnalités très similaires malgré le fait qu'ils ont été élevés dans des milieux différents, ce qui démontre bien le rôle important des gènes dans les prédispositions comportementales.

2) Déterminisme génétique et implications éthiques.

Plusieurs personnes s'objectent à toute notion de prédispositions humaines innées parce qu'elles ont peur qu'on dise alors que des choses comme la violence et le racisme et le sexisme et l'exploitation des autres sont justifiées parce qu'elles sont innées et que donc on ne peut pas les éviter. Cette critique s'apparente à celle des anti-évolutionnistes qui disent que croire en l'évolution nous encourage à se comporter comme des bêtes.

Mais pour éviter un comportement, il vaut mieux bien le connaître et bien connaître ses causes, ce que fait la psychologie évolutive. Les psychologues évolutifs ne cherchent pas à justifier les comportements jugés immoraux, seulement à les comprendre. De plus, la psychologie évolutive conclut que les prédispositions du cerveau ne sont pas absolues; le cerveau humain comprend plutôt plusieurs modules prédisposant différentes réponses dans différentes circonstances, et les découvertes des recherches peuvent nous éclairer sur les milieux qu'on peut privilégier pour réduire la probabilité de comportements jugés immoraux.

3) Prémisse de base non-vérifiable.

Des personnes disent qu'on ne peut pas connaître avec certitude le milieu ancestral dans lequel le cerveau humain a évolué, et donc qu'on ne peut pas savoir quels comportements auraient dû y évoluer.

Mais on a de bonnes raisons de penser que nos ancêtres évolutifs vivaient dans des bandes de chasseurs-cueilleurs, et basé sur cela et sur des principes généraux d'évolution, on peut donner des explications biologiques de notre comportement actuel, explications qui sont objectivement meilleures que toute alternative (et souvent il n'y a même pas d'alternative).

Les hypothèses en psychologie évolutive sont-elles testables?

Les méthodes utilisées par les biologistes pour tester les valeurs adaptatives de divers traits ou comportements des animaux (pages 44-45) peuvent aussi être utilisées en psychologie évolutive.

1) Expériences naturelles non-contrôlées.

On peut profiter des variations (ou des similarités) qui existent déjà entre groupes ou entre cultures pour vérifier certaines hypothèses.

Exemple : Relire la question # 5 à la page 61, comme test de l'hypothèse que dans le choix d'un partenaire sexuel les femmes accordent de l'importance à l'apparence physique des hommes car une belle apparence reflète la capacité des hommes à résister aux parasites (hypothèse Hamilton-Zuk).

2) Expériences contrôlées.

Il est vrai que pour des raisons éthiques on ne peut pas souvent tester les hypothèses sur des humains en faisant les mêmes manipulations expérimentales qu'on pourrait faire avec des animaux. Mais avec un peu d'imagination certaines expériences respectueuses de l'éthique demeurent possibles.

Exemple : Relire les questions # 5 et 7 à la page 71, comme tests de l'hypothèse que nous avons évolué une tendance à l'altruisme réciproque et que nous avons naturellement tendance à redonner la pareille à ceux qui nous aident et à punir ceux qui trichent.

3) Observations additionnelles et convergence des preuves.

Les hypothèses sont plus convaincantes quand elles expliquent un grand nombre de faits et d'observations disparates, en provenance de plusieurs cultures différentes.

Exemple : Relire le haut de la page 68; l'hypothèse que l'humain est prédisposé à l'altruisme réciproque est soutenue non seulement par des expériences (point précédent) mais aussi par des observations sur l'importance qu'on donne à notre réputation et aux potins sur les autres, notre indignation quand on se fait trahir, le plaisir qu'on ressent quand on voit des tricheurs de faire punir, notre sens de la redevance, notre gratitude, etc.

4) Approche comparative (entre espèces).

Les similarités de certains de nos comportements avec ceux d'autres espèces sociales supportent l'idée d'une adaptation similaire.

Exemple : Les coalitions entre « amis » chimpanzés/humains face à un dominant.

Les grandes questions de la psychologie évolutive

La psychologie évolutive peut s'intéresser à des comportements non-sociaux, comme :

- La préférence pour certains aliments (sel, sucre, gras, épices).

Par exemple, revoir la question # 5 à la page 47.

- Les phobies (araignées, serpents, hauteurs, étrangers, noirceur, espaces exigus).

Nos phobies ne visent pas n'importe quelle chose. Les phobies les plus communes sont envers des choses qui étaient dangereuses pour nos ancêtres évolutifs. Plusieurs araignées et serpents sont venimeux; les hauteurs comportent un risque de chute mortelle; les étrangers peuvent nous attaquer; la noirceur nous empêche de voir arriver les dangers; les espaces exigus nous empêchent de s'enfuir. Il est facile de concevoir qu'une peur instinctive de telles choses aurait été adaptative pour nos ancêtres évolutifs. Il est intéressant de constater qu'il n'existe pas de phobies des cigarettes ou des automobiles : ces dangers sont trop récents à l'échelle évolutive.

- L'expression du dégoût face à certaines choses.

Même en très bas âge, les enfants de toutes les cultures expriment le dégoût face aux mêmes choses : excréments, aliments pourris, blessures infectées, mauvaises odeurs corporelles, liquides corporels, petits invertébrés. Ce sont là des signes de maladies ou des sources potentielles de pathogènes, et donc on peut concevoir qu'une tendance innée à éviter de telles choses aurait été adaptative pour nos ancêtres évolutifs.

- La préférence pour certains types de paysages.

Lorsqu'on montre à des personnes des quatre coins du monde des photos de divers paysages et qu'on leur demande de choisir leur préférée, les résultats sont consistants peu importe la provenance des gens : la préférence est pour des paysages ouverts avec végétation au sol et quelques arbres, des plans d'eau visibles, et des animaux présents. C'est intéressant : ce type de paysage correspond aux riches savanes dans lesquelles nos ancêtres Homo ont évolué. De nos jours, bien sûr, nous pouvons vivre dans une grande diversité d'habitats, mais il semble vraisemblable que comme beaucoup d'autres espèces nous avons quand même une préférence innée pour un type d'habitat en particulier : celui de nos ancêtres évolutifs qui y ont bien survécu.

Mais les comportements sociaux, eux, sont beaucoup plus étudiés, comme :

- Le choix du partenaire sexuel.
- Les soins parentaux.
- La sélection de parentèle.
- L'altruisme réciproque.
- L'agression et la guerre.
- La dominance, la hiérarchie, et le statut social.

Un exemple de sujet en psychologie évolutive : le choix du partenaire sexuel

Comme chez tous les mammifères, chez l'humain c'est la femme qui investit le plus d'énergie dans la reproduction sous forme de grosseur de gamètes, grossesse, lactation, et haut niveau de soins parentaux. Comme toutes les autres femelles du règne animal, lors de l'évolution humaine nos mères ancestrales devaient donc rechercher une bonne qualité génétique chez leur(s) partenaire(s) sexuel(s) masculins (page 52).

Contrairement à la plupart des mammifères, une femme aurait beaucoup de difficulté à prendre soin de ses enfants toute seule. La raison est que l'enfant humain est plutôt vulnérable et prend beaucoup de temps à se développer (cela est une conséquence de son gros cerveau, qui oblige une naissance relativement tôt si on veut s'assurer que la tête puisse passer au travers du bassin de la mère, même si cela veut dire que le reste du corps du bébé est loin d'être complètement développé). Un seul parent aurait de la difficulté à assurer la survie de ses jeunes pendant leur longue enfance. Lors de l'évolution humaine les femmes avaient donc avantage à rechercher chez leur(s) partenaire(s) sexuel(s) mâle(s) une bonne capacité et une bonne volonté de fonder une famille stable et de soutenir et protéger cette famille (page 56).

Comme chez tous les mammifères, le mâle humain est facilement capable de féconder des ovules et d'avoir un très grand nombre d'enfants (ce n'est pas lui qui doit les porter!). Lors de l'évolution humaine l'homme pouvait maximiser son succès reproducteur en recherchant chez son/ses partenaire(s) sexuel(s) des signes de bonne fécondité (= capacité d'avoir beaucoup d'enfants).

Comme chez tous les mammifères, le mâle humain ne peut pas être certain de sa paternité. Puisqu'il n'a pas avantage à prendre soin et à soutenir des enfants qui ne portent pas ses gènes à lui, l'homme ancestral avait avantage à rechercher chez son/ses partenaire(s) sexuel(s) des signes de fidélité.

Physiologiquement et comportementalement, l'homme investit moins dans chacun de ses enfants individuels que la femme, mais il investit quand même. Il devrait donc rechercher chez la femme les mêmes qualités générales que la femme recherche chez l'homme, mais avec quelques différences. De par sa physiologie la femme investit déjà beaucoup dans sa progéniture (grossesse, lactation, soins maternels directs) et donc lors de l'évolution humaine il lui aurait difficile de trouver le temps de supporter la famille par l'accumulation de richesse ou l'atteinte d'un haut statut social. Ce type de support était plus facile pour l'homme. On s'attendrait donc à ce que le support apporté par l'homme soit plus externe et indirect (et c'est ce que la femme rechercherait) alors que le support apporté par la femme serait plus direct et familial (et c'est ce que l'homme rechercherait).

En résumé on pourrait donc prédire que les qualités suivantes, et les signes leur étant corrélés, seraient instinctivement recherchés chez un partenaire pour une relation à long terme :

Par la femme (chez l'homme, sans ordre particulier):

| | |
|--------------------------|---|
| Qualité génétique : | Apparence physique Santé Intelligence Habilités (athlétiques, artistiques, etc.) |
| Capacité de support : | Richesse (actuelle ou potentielle) Haut statut social (actuel ou potentiel) Maturité / âge plus avancé Ambition et ardeur au travail Fiabilité et stabilité émotionnelle Compatibilité dans la vie de couple |
| Volonté de support : | Signes d'amour et d'engagement à long terme Signes d'amour des enfants Générosité Tendance à aider et à être attentif |
| Capacité de protection : | Grosseur corporelle Bravoure |

Par l'homme (chez la femme, sans ordre particulier):

| | |
|-----------------------|---|
| Signes de fécondité : | Jeunesse (potentiel d'avoir plus d'enfants à vie) Hanches larges (accouchements plus faciles) Signes de hauts niveaux d'estrogènes Santé |
| Signes de fidélité : | Réserve sexuelle / chasteté Signes d'amour et d'engagement Honnêteté |
| Qualité génétique : | Apparence physique Santé Intelligence Habilités (athlétiques, artistiques, etc.) |
| Support : | Signes d'amour des enfants Tendance à aider et à être attentive Compatibilité dans la vie de couple |

À noter que les signes de qualité génétique peuvent aussi compter comme capacité de support. Quelqu'un peut accumuler de la richesse et du statut grâce à son apparence, son intelligence, ou ses habiletés, et il doit être en bonne santé pour le faire.

Voici des exemples d'observations ou d'études qui supportent l'idée que de tels signes sont recherchés par l'humain lors de son choix du partenaire :

- Dans une étude où on a demandé à 10,047 personnes de 37 cultures de répondre à un questionnaire, les femmes ont accordé deux fois plus d'importance que les hommes à la richesse actuelle ou potentielle comme facteur de choix du partenaire, et ce peu importe le pays, la religion, le système politique, ou le mode d'appariement (monogamie ou polygamie) (*Behavioral and Brain Sciences*, vol. 12, pages 1-49, 1989). Ce résultat se reproduit d'ailleurs dans les analyses des annonces publiées sur les sites de rencontre en ligne et pour les mariages par correspondance (*mail-order spouses*).
- D'autres études par questionnaire ont aussi indiqué que les femmes accordent plus d'importance que les hommes au statut social et à l'ambition et l'ardeur au travail chez leur partenaire (des signes de capacité de support). Intéressant : cette différence disparaît (parce que la préférence des femmes diminue) si la question spécifie un partenaire sexuel occasionnel plutôt qu'un partenaire à long terme (le support n'étant plus important). Aussi intéressant : il n'y a pas de différence entre hommes et femmes au sujet de la stabilité émotionnelle et de la compatibilité.
- Les hommes sont plus enclins que les femmes à prendre des risques, à s'acharner au travail, à se vanter, et à accumuler des collections ou des items de luxe. Ces comportements sont corrélés avec des qualités recherchées par les femmes (bravoure, ambition, statut, richesse).
- Dans les études par questionnaire, les signes d'amour sont considérés le paramètre le plus important dans le choix du partenaire, pour la femme aussi bien que pour l'homme, et ce peu importe le pays ou la culture. Certaines sciences sociales considèrent l'amour comme un phénomène purement culturel et appris, mais l'amour étant un phénomène presque universel (dans une étude de 168 cultures, allant des Zoulous d'Afrique du Sud jusqu'aux Inuits de l'Alaska, on a observé des comportements amoureux – déclarations d'amour, chansons d'amour, histoires d'amour – dans 89% des cultures) il semble plus probable que l'amour soit une disposition innée chez l'humain.
- On a demandé à des femmes américaines d'attribuer un score d'attraction (pour un partenaire à long terme) à un même homme montré sur une photo en train d'interagir avec un enfant, ou avec l'enfant mais sans interaction, ou en train de passer l'aspirateur, ou tout seul. C'est l'homme en interaction avec l'enfant qui l'a facilement emporté (suivi de l'homme neutre avec l'enfant, puis l'homme seul, puis, en dernière place, peut-être de façon surprenante, l'homme avec l'aspirateur!).
- Les annonces publiées par les hommes dans les sites de rencontre reçoivent plus de réponses dans les cas des hommes plus grands, plus vieux, avec plus d'éducation, et avec un meilleur salaire. Et les hommes le savent : ils ont plus tendance que les femmes à mentir et à exagérer leur condition au sujet de ces facteurs. Mais les femmes mentent aussi : au sujet de leur âge, préférant apparaître plus jeune.

- Les registres civils indiquent que dans la grande majorité des mariages l'homme est plus vieux que la femme, chez toutes les cultures. La différence d'âge est d'environ 3 ans en moyenne. Cela est consistant à la fois avec la préférence féminine pour des hommes plus matures et avec la préférence masculine pour des femmes plus jeunes.
- Certains standards de beauté féminine sont consistants à travers le monde entier et ils sont associés à des signes de fécondité : chevelure longue et abondante (jeunesse, santé), grands yeux (jeunesse), peau uniforme avec un bon apport sanguin (jeunesse, santé), lèvres bien remplies et mâchoire/menton plus petit (haut niveau d'estrogènes), hypoderme plus épais (haut niveau d'estrogènes), rapport taille : hanche près de 0.7 (hanches larges et haut niveau d'estrogènes).
- Les femmes qui veulent dénigrer des compétitrices potentielles pour l'attention d'un homme attrayant ont plus tendance à faire des remarques désobligeantes sur l'apparence physique de ces compétitrices ou de faire allusion à leur promiscuité, autrement dit à des critères de choix importants pour les hommes, plutôt que, par exemple, leur bravoure ou leur ardeur au travail.

Autres exemples de sujets en psychologie évolutive:

1) Comportement parental : enfants biologiques versus autres enfants.

Le raisonnement évolutif dit que les parents, plutôt que de donner leurs soins à un groupe communautaire d'enfants, devraient privilégier leurs propres enfants, ceux qui portent leurs gènes à eux.

Dans les kibboutz communautaires en Israël, les femmes étaient supposées prendre soin de tous les jeunes de la communauté de façon partagée. Mais les mères ne pouvaient s'empêcher de privilégier leurs propres enfants et elles ont eu tôt fait de voter pour que leurs propres enfants vivent avec elles plutôt que de se faire élever de façon communautaire comme le voulait la philosophie de base des kibboutz.

Le raisonnement évolutif dit qu'un parent devrait donner plus de soins à ses propres enfants plutôt qu'à un enfant adopté ou à un beau-fils ou une belle-fille (*stepchild*), étant donné qu'il ne partage pas de gènes avec ces derniers.

En Amérique du Nord, les statistiques indiquent qu'un enfant vivant avec un beau-parent et un parent biologique a au moins 40 fois plus de chance d'être abusé ou tué au foyer qu'un enfant vivant avec ses deux parents biologiques. (À noter que cela ne veut pas dire que les cas d'abus ou d'infanticide sont absolument élevés.)

2) Comportement parental : valeur des enfants de différents âges.

Chez les quelques sociétés de chasseurs-cueilleurs encore existantes, le potentiel reproducteur à vie augmente avec l'âge jusqu'au début de l'adolescence (à mesure que l'enfant réussit à éviter la mortalité infantile et s'approche de sa maturité sexuelle) et diminue par la suite (à mesure que l'adolescent ou adulte sexuellement mature approche l'âge de la ménopause ou de la mort). Un raisonnement évolutif dit que les parents devraient accorder de la valeur à leurs enfants selon un même patron selon l'âge de ces enfants.

Une étude canadienne où on a demandé à des parents d'imaginer combien de tristesse ils ressentiraient s'ils perdaient leurs enfants à différents âges a effectivement trouvé le patron attendu, avec une tristesse maximale pour le début de l'adolescence. (*Ethology and Sociobiology* 10 : 297-307, 1989)

3) Statut : différence entre homme et femme.

Comme chez tous les mammifères, le mâle humain subit plus de variation dans son succès reproducteur que la femme. Un homme a plus à perdre s'il n'obtient pas les ressources qui lui permettent d'attirer une ou des partenaires sexuels et d'élever beaucoup d'enfants. La dominance et le statut social permettent d'obtenir des ressources. Les hommes devraient donc rechercher la dominance et le statut social plus que les femmes, et cela devrait aboutir à un meilleur succès reproducteur pour les hommes à haut statut.

Dans toutes les sociétés, les hommes, dès un très jeune âge, expriment une plus grande tendance que les femmes à vouloir gagner, à dominer les autres physiquement, et à être meilleur que les autres dans le plus d'activités possible. Dans les cultures polygames, les hommes à haut statut social ont plus de femmes et plus d'enfants. Dans les cultures monogames, en moyenne les hommes à haut statut social s'adonnent à plus d'affaires extra-conjugales, se marient avec des femmes plus jeunes, et ont plus de femmes en série.

4) Statut : effet de l'altruisme sur le prestige.

Si l'altruisme est important pour la vie en groupe, une façon d'augmenter son statut serait de faire des actes altruistes en public.

Dans des expériences, les gens donnent un score de respect plus élevé à des personnes qu'ils ont vu en train de contribuer à une charité, plutôt qu'à des personnes qui ont contribué à une charité mais qu'ils n'ont pas vu le faire. Intéressant : dans quelques autres expériences, les gens ont eu plus tendance à contribuer à une charité quand ils étaient dans une pièce où il y avait un *poster* montrant une paire de yeux ou un visage en train de les fixer du regard (par exemple : *Ethology* 118 : 1096-1101, 2012).

Une brève historique de l'étude évolutive du comportement humain (et animal)

L'application de la pensée évolutive à la nature humaine est un terrain dangereux car beaucoup de personnes refusent de reconnaître l'humain comme ayant une nature animale. Les écrits dans ce domaine sont donc souvent la victime de critiques rarement rationnelles mais quand même très fortes. Cependant, le sujet est fascinant à cause de la bonne capacité de la logique évolutive à expliquer un grand nombre d'observations sur la condition humaine. Au fil de temps il y a donc eu non seulement des études scientifiques, mais aussi un certain nombre de livres vulgarisés qui ont été publiés sur le sujet.

Darwin : À cause des objections que sa théorie de l'évolution par sélection naturelle allait sans aucun doute susciter auprès de sa société pour des raisons religieuses, Darwin a longtemps hésité avant de publier son livre *On the Origin of Species* (1859). Mais plus tard dans sa vie, une fois la fureur passée (ou mitigée par le support qu'il a reçu de la communauté intellectuelle), il s'est dégêné et a publié deux autres livres traitant en partie de l'évolution humaine. Il est surprenant de constater combien de bonnes notions que nous avons sur les bases biologiques de notre comportement remontent en fait à Darwin. Ces deux livres furent :

The Descent of Man and Selection in Relation to Sex (1871).
The Expression of the Emotions in Man and Animals (1872).

Éthologie: À partir des années 1930s, l'étude du comportement animal a connu une certaine popularité, incluant une approche évolutive (plus précisément sur la phylogénie et la valeur adaptative des comportements). Les pratiquants de cette nouvelle discipline l'ont baptisé « éthologie » (du grec *ethos*, voulant dire « mœurs »).⁴¹ Un certain nombre de livres ont été publiés pour expliquer le comportement humain à la lumière de l'éthologie, mais ces livres souffraient de spéculations simplistes et d'une mentalité de « comportements pour le bien de l'espèce » :

On Agression (1963), par Konrad Lorenz.
The Territorial Imperative (1966), par Robert Ardrey.
The Naked Ape (1967), par Desmond Morris.
The Social Contract (1970), par Robert Ardrey.
Intimate Behaviour (1971), par Desmond Morris.

⁴¹ En 1973, les éthologistes Konrad Lorenz, Nikolaas Tinbergen, et Karl von Frisch ont reçu le prix Nobel de physiologie/médecine pour leurs contributions fondatrices à l'étude scientifique du comportement animal (ces trois scientifiques étaient méritants, mais la décision de leur conférer ce prix en particulier était surprenante car à première vue l'éthologie n'a pas grand-chose à voir avec la physiologie ou la médecine). Lorenz a publié *King Solomon's Ring* en 1952, et Tinbergen a publié *The Study of Instinct* en 1951, des livres de vulgarisation portant sur le comportement animal mais pas sur le comportement humain.

Sociobiologie: Dans les années 1960-70, l'idée que les comportements évoluent et s'établissent parce qu'ils permettent non pas la survie de l'espèce mais plutôt la réplication des gènes qui les sous-tendent s'est développée grâce aux réflexions et publications scientifiques de William Hamilton, George Williams, Robert Trivers, et John Maynard-Smith. Cette façon de penser (le gène comme unité de sélection) a coïncidé avec un intérêt accru pour les explications adaptatives du comportement social des animaux, une sous-discipline baptisée « sociobiologie ». Les livres suivants ont synthétisé cette façon de penser et les études du domaine, mais seul celui de Wilson a parlé de l'être humain, et cela seulement dans le dernier chapitre d'un livre qui en comprenait 27 au total.⁴²

Adaptation and Natural Selection (1966), par George Williams.
Sociobiology: The New Synthesis (1975), par Edward O. Wilson.
The Selfish Gene (1976), par Richard Dawkins.

Psychologie évolutive:

À partir de années 1980s environ, de plus en plus de psychologues ont commencé à reconnaître les notions de l'adaptation ancestrale, du gène comme unité de sélection, et de la sélection naturelle (incluant la sélection sexuelle) lors de l'évolution de notre espèce, pour bien expliquer plusieurs comportements humains. Cela a donné naissance à la discipline de la psychologie évolutive (parfois aussi appelée « écologie comportementale humaine »). Les livres suivants en présentent les grandes lignes de façon vulgarisée :

Sex, Evolution and Behavior (1978), par M. Daly et M. Wilson.
The Evolution of Human Sexuality (1979), par Donald Symons.
The Third Chimpanzee (1992), par Jared Diamond.
The Moral Animal (1994), par Robert Wright.
Our Inner Ape (2005), par Frans de Waal.

Les deux livres suivants (dont un fut finaliste du Prix Pulitzer, le deuxième) réfutent la notion du cerveau humain comme table rase et affirme la valeur de la psychologie évolutive pour étudier et comprendre le comportement humain :

How the Mind Works (1997), par Steven Pinker;
The Blank Slate (2002), par Steven Pinker.

⁴² Mais à cause de ce seul chapitre Wilson a reçu beaucoup de critiques de la part de personnes qui n'acceptaient pas la notion d'une nature animale pour l'humain, ou qui craignaient (à tort) une justification de comportements immoraux. De telles critiques, même si bien réfutées depuis lors, ont entaché la sociobiologie de telle sorte que ce nom n'est plus beaucoup utilisé. Il s'est maintenant fait remplacer par « écologie comportementale » ou « biologie du comportement » (des disciplines qui, en plus, ne se limitent pas uniquement aux comportements sociaux). Ces mêmes termes ont aussi éclipsé le mot « éthologie » qui n'est plus beaucoup utilisé de nos jours.

Questions à réflexion :

- 1) Pour toutes les hypothèses de la psychologie évolutive, il est possible de trouver des cas individuels qui vont à l'encontre de l'hypothèse. Cela veut-il dire que les hypothèses et idées de la psychologie évolutive sont fausses?
- 2) « Contrairement à ce que dit la psychologie évolutive, les femmes ne choisissent pas leurs maris en calculant le pour et le contre de leur contribution au nombre et à la survie des enfants. Elles le font pour des raisons émotionnelles, parce qu'elles tombent en amour. La psychologie évolutive est donc inutile. » Que répondre à ce point de vue?
- 3) Les femmes préfèrent marier des hommes qui ont un statut social élevé. Comment peut-on savoir que dans le milieu dans lequel vivaient nos ancêtres évolutifs, les hommes avaient différents statuts sociaux et que cette différence était corrélée avec le succès reproducteur? (Indice : étant donné que nos plus proches cousins évolutifs, les chimpanzés, vivent en bandes de chasseurs-cueilleurs, les chances sont bonnes que nos ancêtres évolutifs l'étaient aussi.)
- 4) Les études par questionnaire et les annonces sur les sites de rencontre indiquent clairement que, en moyenne, pour toutes les cultures et régions du monde, les femmes accordent plus d'importance à la condition financière qu'à l'apparence physique dans le choix de leur conjoint, tandis que c'est l'inverse pour les hommes. Expliquez cette situation.
- 5) Il n'existe aucun cas historique de guerre entre deux groupes de femmes (les amazones sont une fantaisie). Toutes les guerres sont entre des groupes d'hommes. Donnez une explication adaptative/évolutive de cet état de fait.
- 6) Dans les sondages, les parents disent qu'ils traitent tous leurs enfants également, mais les enfants, eux, disent souvent qu'ils sont moins bien traités que leurs frères et sœurs. Donnez une explication évolutive (indice : génétique) de ce résultat.
- 7) Lequel des concepts suivants expliquerait le mieux notre tendance naturelle à se faire un meilleur ami? a) hypothèse de Hamilton-Zuk; b) soma jetable; c) emballement évolutif; d) équilibre ponctué; e) reine rouge; f) sélection de parentèle; g) altruisme réciproque; h) exaptation; i) sélection de groupe.
- 8) Lesquelles des observations suivantes supporteraient l'idée qu'un certain comportement humain a une forte base génétique/innée plutôt que culturelle/apprise? a) un comportement similaire est observé chez les animaux, et plus particulièrement chez nos cousins évolutifs primates; b) le comportement s'exprime dès un très jeune âge; c) le comportement semble universel (exprimé partout dans le monde); d) le comportement s'exprime chez l'homme aussi bien que chez la femme; e) le comportement est utile pour la reproduction.

BIOL 4393 : Évolution

Chapitre 15 : Médecine évolutive

Évolution de la résistance aux antibiotiques par les bactéries :

Les antibiotiques (parfois aussi appelé antibactériens) sont des substances qui rendent la vie dure aux bactéries. Soit qu'ils empêchent la reproduction des bactéries, ou qu'ils les tuent tout simplement en bloquant un de leurs sentiers métaboliques essentiels. Pour être utiles en médecine, les antibiotiques ne doivent pas avoir d'effets nuisibles sur notre propre physiologie. Leur action doit être spécifique aux bactéries. Il existe de telles substances dans la nature: elles sont produites par d'autres bactéries (ce qui semble ironique, mais n'oublions pas qu'en nature, les principaux compétiteurs de bactéries sont d'autres bactéries qui ont des sentiers métaboliques différents) ou par des champignons microscopiques (l'un des premiers antibiotiques découverts par l'humanité, la pénicilline, est produit par un champignon microscopique). Grâce à la biotechnologie et à la chimie organique, il est maintenant possible de synthétiser des antibiotiques en laboratoire en grande quantité.

Étant un facteur environnemental mortel pour les bactéries, les antibiotiques représentent un très fort facteur de sélection. Il y a donc énormément de pression sur les populations de bactéries pour développer la résistance aux antibiotiques. Cette résistance peut être le résultat de mutations qui :

- empêchent l'antibiotique d'entrer dans la bactérie, ou qui l'expulsent immédiatement s'il réussit à entrer;
- forment des enzymes qui peuvent briser la molécule d'antibiotique;
- développent de nouveaux sentiers métaboliques qui remplacent ceux affectés par l'antibiotique.

Parfois la résistance peut n'être que partielle. Les mutations améliorent la situation pour la bactérie, mais pas au point de la rendre complètement résistante. Mais ces mutations représentent quand même un pas évolutif dans la bonne direction, une base sur laquelle de nouvelles mutations pourraient s'ajouter pour finalement mener à une pleine résistance. C'est la raison pour laquelle les médecins insistent pour que les traitements antibiotiques soient toujours menés à terme, sur une pleine durée même si les symptômes de la maladie disparaissent avant. Il faut mener les traitements antibiotiques à terme car les traitements de durées intermédiaires ne font qu'éliminer les souches les plus vulnérables sans toucher aux souches partiellement résistantes. Les durées intermédiaires sont un peu comme une sélection artificielle en faveur des souches partiellement résistantes. Seules les durées de traitement complètes réussissent à tuer toutes les bactéries, incluant celles qui ont fait un premier pas évolutif vers la résistance.

Mais même avec des traitements de pleine durée, la résistance a de fortes chances d'éventuellement se répandre dans les populations de bactéries. Les bactéries peuvent évoluer facilement parce qu'elles se reproduisent vite, à des intervalles très courts, et qu'il y a beaucoup

d'individus par population. Puisque les mutations apparaissent souvent lors de la réplication de l'ADN, il en découle que plus souvent un organisme se reproduit, plus souvent des mutations vont apparaître, et donc plus de chances que des mutations bénéfiques (bénéfiques à la bactérie dans le cas de la résistance) vont apparaître. Ajoutez à cela qu'il y a des millions de bactéries qui se reproduisent dans une population, et donc les chances qu'au moins une mutation menant à la pleine résistance puisse apparaître (toujours par hasard, bien sûr) sont assez grandes.

Et même si la mutation bénéfique n'apparaît pas dans la population elle-même, elle peut quand même s'y répandre parce que les bactéries sont capables d'échanger des gènes avec d'autres sortes de bactéries (transfert horizontal), et donc les bonnes mutations peuvent se répandre dans une population par transfert horizontal à partir d'une autre population de bactéries.

Donc, tôt ou tard, la résistance finit par évoluer chez les bactéries. Par exemple, seulement 4 ans après la découverte de la pénicilline dans les années 1940s, des souches résistantes avaient commencé à apparaître, et aujourd'hui la pénicilline n'est plus un antibiotique très employé car trop de bactéries y sont devenues résistantes.

Que faire face à l'évolution inévitable de la résistance aux antibiotiques?

1. Continuer à découvrir de nouveaux antibiotiques. Mais il semble irraisonnable de penser qu'on pourra le faire éternellement (l'évolution de la résistance, elle, n'arrêtera jamais).
2. Espérer que les mutations qui confèrent la résistance contre l'antibiotique ont certains effets secondaires nuisibles à la bactérie, de telle sorte que si on retire l'antibiotique du milieu, les bactéries résistantes finiront par disparaître à cause de ces effets secondaires nuisibles. Il serait alors possible de cycler l'utilisation d'antibiotiques : passer de l'antibiotique A à l'antibiotique B lorsqu'il y a trop de bactéries résistantes à A, puis de B à C, et ensuite de retour à A parce qu'en absence de A (i.e. quand on utilisait B et ensuite C) les bactéries résistantes à A ont fini par se faire éliminer en faveur de celles résistantes à B ou C. Les recherches se poursuivent pour déterminer si de tels effets secondaires nuisibles existent dans le cas des mutations menant à la résistance.
3. Essayer de minimiser l'utilisation d'antibiotiques, afin de minimiser la pression de sélection qui fait se répandre les mutations conférant la résistance. Il y a énormément d'antibiotiques qui sont utilisés en agriculture non pas parce qu'ils combattent la maladie des animaux, mais plutôt à cause d'un drôle d'effet secondaire : celui de promouvoir le taux de croissance des animaux traités. Il y a aussi beaucoup d'antibiotiques répandus sur les fruits dans les vergers. Pourrait-on se passer de cette utilisation d'antibiotiques? Et qu'en est-il des patients qui exigent que leur docteur leur prescrive un antibiotique même si les chances sont très faibles que leur problème soit de nature bactérienne?

Évolution des virus pathogènes

Les virus ont de l'ADN (ou, dans certains cas, de l'ARN) et ils se reproduisent (même si ça leur prend l'aide de la cellule qu'ils infectent), et donc ils ont tout ce qu'il faut pour évoluer. Et ils ne se gênent pas pour le faire!

Virus VIH (= *HIV*) (responsable du SIDA) :

Le VIH est un rétrovirus. Son matériel génétique est sous forme d'ARN, mais dans la cellule infectée (un lymphocyte T) cet ARN est transcrit en ADN. L'enzyme qui effectue cette transcription (« *reverse transcriptase* ») fait souvent des erreurs et donc le taux de mutation est assez élevé chez VIH. Donc le virus peut évoluer plus facilement.

Cela veut dire que le virus peut gagner le combat à long terme contre notre système immunitaire. Le système immunitaire d'une personne affectée commence à tuer les virus VIH, ce qui crée une très forte pression de sélection sur ce dernier. Si des formes légèrement différentes du virus apparaissent par mutation, elles sont alors très favorisées par la sélection naturelle. À mesure que le système immunitaire reconnaît une forme et commence à l'éliminer, de nouvelles formes apparaissent (par le hasard de ces mutations si fréquentes) et elles se multiplient en attendant que le système immunitaire finisse par « apprendre » à les reconnaître. Un tel combat peut se poursuivre pendant des années.

Les chercheurs aimeraient pouvoir identifier des sections du génome de VIH qui ont moins tendance à générer des mutations que d'autres, et essayer de trouver des médicaments qui cibleraient cette section (ou ses produits) en particulier. L'idée est que l'évolution étant plus lente dans ces sections de génome, la population entière du virus dans une personne aurait le temps de se faire éliminer avant que le hasard puisse générer un mutant résistant.

Tout comme dans le cas des bactéries, les chercheurs explorent aussi la possibilité de cycler les médicaments. Un médicament A pourrait être efficace contre les premiers VIH qui ont infecté la personne mais éventuellement une forme résistante à A apparaîtrait. À ce moment il faudrait passer au médicament B. Quand une forme résistante à B apparaîtrait, cette forme, maintenant très favorisée, pourrait remplacer tous les anciens résistants à A. Ces anciens résistants à A étant maintenant disparus, on pourrait revenir au médicament A pour traiter la personne.

Les virus de la grippe :

Les virus responsables de la grippe sont eux-aussi des virus à ARN. Leur taux de mutation n'est pas aussi élevé que VIH, mais il est quand même assez fort. En pratique, le virus n'évolue pas assez vite pour échapper au système immunitaire pendant les quelques jours qu'il passe dans notre corps (on est malade pendant le temps que ça prend pour que notre système immunitaire réussisse à reconnaître le virus, mais une fois cela accompli, le virus est condamné à être éliminé, et quand cela sera fait on reviendra en santé). Cependant, au niveau de toute la population humaine (ou des populations de canards qui sont la source originale de ces virus – en Asie, où il y a beaucoup de canards domestiques, le virus peut sauter de l'oiseau à l'humain, ou de l'oiseau au cochon et ensuite du cochon à l'humain), le virus évolue assez vite pour que de nouvelles formes apparaissent à tous les 2-3 ans. C'est pourquoi la grippe revient régulièrement, même si on est déjà immunisé contre toutes les formes qu'on a attrapées dans le passé.

BIOL 4393 : Évolution

Chapitre 16 : Littérature en évolution

Incohérente, imprévoyante, gaspilleuse, tumultueuse, insoucieuse de l'échec comme de la réussite, oeuvrant désordonnément dans tous les styles et dans toutes les directions, prodiguant les nouveautés en pagaïe, lançant les espèces les unes contre les autres, façonnant à la fois l'harmonieux et le baroque, lésinant sur le nécessaire et raffinant sur le superflu, créant indifféremment ce qui doit succomber demain et ce qui doit traverser les âges, ce qui va dégénérer et ce qui va persévérer dans le progrès ... ainsi nous apparaît la vie évolutive, et qui, tout à la fois, nous stupéfie par la puissance de ses talents et nous déconcerte par l'emploi qu'elle en fait. – *Jean Rostand, Ce que je crois*

Pour ce qui touche plus spécialement à l'homme, comment douterions-nous qu'il dérivât d'un animal - et d'un animal, qui, plus ou moins, ressemblerait aux singes actuels, d'un animal que nous n'hésiterions pas à ranger parmi les singes - quand nous voyons, à partir d'une époque qui n'est pas tellement lointaine, apparaître dans des couches terrestres des vestiges de bêtes qui n'étaient pas tout à fait des bêtes, des vestiges d'hommes qui n'étaient pas tout à fait des hommes? – *Jean Rostand, Ce que je crois*

Mais il est d'autres esprits qui voient les choses tout différemment. Ceux-là, malgré tout leur bon vouloir, ne parviennent pas à discerner dans la nature aucun souci de l'homme; ils pensent que la vie a poussé comme elle a pu, sans soins, sans protection, sans mystérieuse connivence avec le reste des choses; ils pensent que, ni préparé ni attendu, l'homme pour se maintenir a dû lutter durement contre un milieu hostile; ils pensent que rien n'avait prévu, que rien n'avait voulu le lourd et anfractueux cerveau de l'*Homo sapiens* et que, si les petits mammifères du tertiaire n'avaient pas eu de goût pour les œufs des grands sauriens, le règne animal n'aurait pas connu le même roi; (...) ils pensent que l'homme n'est que celui qu'il est, qu'il n'incarne d'autre pensée que la sienne, qu'il ne vaut que pour lui, à proportion de ce qu'il se croit et se fait, qu'il n'a d'autre droit que ceux qu'il s'arroe, d'autre devoir que ceux qu'il s'impose, d'autre mission que celle qu'il s'assigne. – *Jean Rostand, Pensées d'un biologiste*

La biologie dénie à l'homme tout attribut essentiel qui n'appartienne aussi au reste des vivants. Bon gré mal gré, il les traîne tous après lui comme une immense armée de pauvres, avec qui il est tenu de partager tout ce qu'il s'arroe. – *Jean Rostand, Pensées d'un biologiste*

Pour un naturaliste, tout, dans le monde vivant, se mêle, se confond, s'entre-pénètre. Nulle part, il ne parvient à voir d'hiatus, de rupture. N'oublions pas que l'homme n'est rien de moins qu'un étranger dans la nature, qu'il ne fait que prolonger en l'amplifiant ce qui vient de beaucoup plus bas. N'oublions pas que ce que l'homme ajoute à l'animal est, en somme, peu de chose à côté de ce qu'est déjà l'animal, que le mystère propre à l'humain est modique auprès du mystère massif de l'animalité... N'oublions pas que, s'agissant de tous les êtres aussi bien que de l'homme, se posent les grands problèmes qui nous embarrassent : origine, évolution, adaptation, conscience. Ces embarras, il serait illogique et déloyal de les vouloir exploiter au profit de l'homme seul, pour le doter d'un privilège que rien ne justifie. – *Jean Rostand, Ce que je crois*

Pour la théorie moderne l'évolution n'est nullement une propriété des êtres vivants puisqu'elle a sa racine dans les imperfections mêmes du mécanisme conservateur. – *Jacques Monod, Le hasard et la nécessité, (au sujet des mutations)*

Il nous est difficile d'admettre tout ce qu'implique cette nouvelle et bouleversante vision du monde. Si l'humanité n'est apparue qu'hier, en tant que petit rameau d'une branche au sein d'un arbre florissant, alors la vie ne peut en aucune façon avoir eu comme sens de préparer notre venue. Nous ne sommes peut-être qu'un rajout imprévu, une sorte d'accident cosmique, une babiole sur l'arbre de Noël de l'évolution – *Stephen Jay Gould, La vie est belle*

Don't you believe in flying saucers, they ask me? Don't you believe in telepathy? — in ancient astronauts? — in the Bermuda triangle? — in life after death? No, I reply. No, no, no, no, and again no. One person recently, goaded into desperation by the litany of unrelieved negation, burst out "Don't you believe in *anything*?" "Yes", I said. "I believe in evidence. I believe in observation, measurement, and reasoning, confirmed by independent observers. I'll believe anything, no matter how wild and ridiculous, if there is evidence for it. The wilder and more ridiculous something is, however, the firmer and more solid the evidence will have to be." – *Isaac Asimov, The roving mind*

The antagonism between science and religion, about which we hear so much, appears to me to be purely factitious – fabricated, on the one hand, by short-sighted religious people who confound a certain branch of science, theology, with religion; and, on the other, by equally short-sighted scientific people who forget that science takes for its province only that which is susceptible of clear intellectual comprehension; and that, outside the boundaries of that province, they must be content with imagination, with hope, and with ignorance. – *Thomas Huxley, The interpreters of Genesis and the interpreters of Nature (1885)*

Let us understand, once and for all, that the ethical progress of society depends, not on imitating the cosmic process, still less in running away from it, but in combating it. – *Thomas Huxley (1883)*

The argument of this book is that we, and all other animals, are machines created by our genes. (...) We are survival machines – robot vehicles blindly programmed to preserve the selfish molecules known as genes. This is a truth which still fills me with astonishment. – *Richard Dawkins, The selfish gene*

The genes are the master programmers, and they are programming for their lives. (...) They are in you and me; they created us, body and mind; and their preservation is the ultimate rationale for our existence. They have come a long way, those replicators. Now they go by the name of genes, and we are their survival machines. (...) Let us understand what our own selfish genes are up to, because we may then at least have a chance to upset their designs, something that no other species has ever aspired to do. – *Richard Dawkins, The selfish gene*

At the same time as I support Darwinism as a scientist, I am a passionate anti-Darwinian when it comes to politics and how we should conduct our human affairs. (...) There is no inconsistency in favouring Darwinism as an academic scientist while opposing it as a human being; any more than there is inconsistency in explaining cancer as an academic doctor while fighting it as a practicing one. – *Richard Dawkins, A Devil's Chaplain*

If there is only one Creator who made the tiger and the lamb, the cheetah and the gazelle, what is He playing at? Is He a sadist who enjoys spectator blood sports? ... Is He manoeuvring to maximise David Attenborough's ratings? – *Richard Dawkins, River out of Eden*

Another force driving progressive evolution is the so-called "arms-race." Prey animals evolve faster running speeds because predators do. Consequently predators have to evolve even faster running speeds, and so on, in an escalating spiral. Such arms races probably account for the spectacularly advanced engineering of eyes, ears, brains, bat "radar" and all the other high-tech weaponry that animals display. – *Richard Dawkins, The evolutionary future of Man*

There is no general reason to expect evolution to be progressive – even in the weak, value-neutral sense. There will be times when increased size of some organ is favoured and other times when decreased size is favoured. Most of the time, average-sized individuals will be favoured in the population and both extremes will be penalised. During these times the population exhibits evolutionary stasis (i.e., no change) with respect to the factor being measured. If we had a complete fossil record and looked for trends in some particular dimension, such as leg length, we would expect to see periods of no change alternating with fitful continuations or reversals in direction – like a weathervane in changeable, gusty weather. – *Richard Dawkins, The evolutionary future of Man*

Never say, and never take seriously anyone who says, "I cannot believe that so-and-so could have evolved by gradual selection". I have dubbed this kind of fallacy "the Argument from Personal Incredulity". Time and again, it has proven the prelude to an intellectual banana-skin experience. – *Richard Dawkins, River out of Eden*

There is grandeur in this view of life, with its several powers, having been originally breathed into a few forms or into one; and that, whilst this planet has gone cycling on according to the fixed law of gravity, from so simple a beginning endless forms most beautiful and most wonderful have been, and are being, evolved. – *Charles Darwin, On the origin of species*

You have loaded yourself with an unnecessary difficulty in adopting *Natura non facit saltum* so unreservedly. – *T. H. Huxley, dans une lettre à Charles Darwin, l'exhortant à considérer la possibilité que l'évolution puisse procéder par bonds plutôt que seulement graduellement.*

Let me try to make crystal clear what is established beyond reasonable doubt, and what needs further study, about evolution. Evolution as a process that has always gone on in the history of the earth can be doubted only by those who are ignorant of the evidence or are resistant to evidence, owing to emotional blocks or to plain bigotry. By contrast, the mechanisms that bring evolution about certainly need study and clarification. There are no alternatives to evolution as history that can withstand critical examination. Yet we are constantly learning new and important facts about evolutionary mechanisms. – *Theodosius Dobzhansky, American Biology Teacher, vol. 35 (March 1973)*

Does the evolutionary doctrine clash with religious faith? It does not. It is a blunder to mistake the Holy Scriptures for elementary textbooks of astronomy, geology, biology, and anthropology. Only if symbols are construed to mean what they are not intended to mean can there arise imaginary,

insoluble conflicts. ...the blunder leads to blasphemy: the Creator is accused of systematic deceitfulness. – *Theodosius Dobzhansky, American Biology Teacher vol. 35 (March 1973).*

Nothing in biology makes sense except in the light of evolution – *Theodosius Dobzhansky, titre de l'article d'où viennent les deux citations précédentes*

The alternative to thinking in evolutionary terms is not to think at all – *Peter Medawar.*

Do some people really think that the worldwide scientific community is engaged in a massive conspiracy to hoodwink the rest of us? ... The theory of evolution, far from undermining faith, deepens it. This was quickly seen by Frederick Temple, later Archbishop of Canterbury, who said that God doesn't just make the world, he does something even more wonderful, he makes the world make itself ... The second reason I feel sad about this attempt to see the Book of Genesis as a rival to scientific truth is that it stops people taking the Bible seriously. The Bible is a collection of books made up of very different kinds of literature, poetry, history, ethics, law, myth, theology, wise sayings and so on ... The Bible brings us precious, essential truths about who we are and what we might become. But biblical literalism hinders people from seeing and responding to these truths ... biblical literalism brings not only the Bible but Christianity itself into disrepute. – *Reverend Richard Harris, Bishop of Oxford, BBC Radio "Thought for the day", www.oxford.anglican.org.*

Does a scientific explanation for the world diminish its spiritual beauty? I think not. Science and spirituality are complementary, not conflicting; additive, not detractive. Anything that generates a sense of awe may be a source of spirituality. Science does this in spades. – *Michael Shermer, Why Darwin matters*

Christians believe in a God who is omniscient, omnipotent, and eternal. The glory of the creation commands reverence regardless of when creation took place. And compared to omniscience and omnipotence, what difference does it make *how* God created life – via spoken word or via natural forces? The grandeur of life's complexity elicits awe regardless of what creative processes were employed. Christians should embrace modern science for what it has done to reveal the magnificence of the divinity in a depth and detail unmatched by ancient texts. – *Michael Shermer, Why Darwin matters*

Evolution provides a scientific foundation for the core values shared by most Christians and conservatives [[truth, social harmony]], and by accepting – and embracing – the theory of evolution, Christians and conservatives strengthen their religion, their politics, and science itself. The conflict between science and religion is senseless. It is based on fears and misunderstandings rather than on facts and moral wisdom. Indeed, for the benefit of our society, the battle currently being played out in curriculum committees and public courtrooms over evolution and creationism must end now, or else, as the book of Proverbs (11 :29) warned : « He that troubleth his own house shall inherit the wind : and the fool shall be servant to the wise of heart. » – *Michael Shermer, Why Darwin matters*

Let us reconsider the motto of the Christian AMDG Foundation – *Ad Majorem Dei Gloriam* – « To the greater glory of God. » These are stirring words, even emblazoned on the stationery of Pope John Paul II, the same Pope who granted one billion catholics permission to accept evolution as a reality of nature that poses no threat to religion. If you are a theist, what could possibly proclaim

the greater glory of God's creation more than science, the instrument that has illuminated more than any other tool of human knowledge the grandeur in this evolutionary view of life? There are questions that remain to be answered, to be sure, and controversies still to be resolved, but they are questions and controversies open to all of us – theists and atheists, conservatives and liberals – because science knows no religious or political boundaries. Science, more than any other tradition, follows the motto erected at the Panama Canal : *Aperire Terram Gentibus*, « To Open the World to All People. » – *Michael Shermer, Why Darwin matters*

Darwin matters because evolution matters. Evolution matters because science matters. Science matters because it is the preeminent story of our age, an epic saga about who we are, where we came from, and where we are going. – *Michael Shermer, Why Darwin matters*

Si vous n'avez que peu de temps et seulement une dizaine de livres à lire sur l'évolution (ces livres sont disponibles pour prêt libre au C-115 du Rémi-Rossignol) :

- 1) Shermer, Michael. 2006. Why Darwin matters. Henry Holt and Co., New York.
- 2) Coyne, Jerry A. 2009. Why evolution is true. Viking, New York.
- 3) Dawkins, Richard. 1976. The selfish gene. Oxford University Press, Oxford.
- 4) Lane, Nick. 2009. Life ascending: The ten great inventions of evolution. W.W. Norton and Co., New York.
- 5) Ridley, Matt. 1993. The Red Queen: Sex and evolution of human nature. Viking, New York.
- 6) Prothero, Donald R. 2007. Evolution: What the fossils say and why it matters. Columbia University Press, New York.
- 7) Dawkins, Richard. 2004. The ancestor's tale: A pilgrimage to the dawn of life. Weidenfeld & Nicolson, London.
- 8) Diamond, Jared. 1992. The third chimpanzee: the evolution and future of the human animal. HarperCollins Publishers, New York.
- 9) MacDougall, Doug. 2008. Nature's clocks: How scientists measure the age of almost everything. University of California Press, Berkeley.
- 10) Scott, Eugenie C. 2009. Evolution vs. Creationism: an introduction. University of California Press, Berkeley.

Si vous êtes prêts à aller plus loin dans vos lectures (ces livres sont disponibles pour prêt libre au C-115 du Rémi-Rossignol):

- 1) Thomas, F., Lefèvre, T., et Raymond, M. 2009. Biologie évolutive. Éditions de Boeck Université, Bruxelles. Un ouvrage de référence disponible à la Bibliothèque Champlain (QH 366.2 B525).
- 2) Ridley, M. 1997. Évolution biologique. Éditions de Boeck Université, Bruxelles. Un autre ouvrage de référence disponible à la Bibliothèque Champlain (QH 366.2 R52414). C'est la traduction d'un livre publié en anglais sous le titre Evolution, en 1996, par Blackwell Science.
- 3) Barrette, C. 2000. Le miroir du monde : Évolution par sélection naturelle et mystère de la nature humaine. Éditions Multimondes, Sainte-Foy (QC). Un ouvrage de vulgarisation, en français, pour bien comprendre ce qu'est la sélection naturelle et ce qu'elle n'est pas. Aussi disponible en ligne au travers de la Bibliothèque Champlain.
- 4) Milner, R. 2009. Darwin's Universe: Evolution from A to Z. University of California Press, Berkeley. Un format encyclopédique sur tous les aspects de la théorie de l'évolution et de son histoire.
- 5) Buss, D.M. 2015. Evolutionary psychology: The new science of the mind (5th edition). Routledge, London. Un ouvrage de référence sur les bases biologiques du comportement humain.
- 6) Dunbar, R. 2016. Human evolution: Our brains and behavior. Oxford University Press, New York. Un ouvrage de vulgarisation sur l'évolution humaine. Pour d'autres titres similaires par Dunbar, vous pouvez considérer The human story: A new history of mankind's evolution, et How many friends does one person needs?
- 7) Francis, R.C. 2015. Domesticated: Evolution in a man-made world. W.W. Norton and Co., New York. Un ouvrage de vulgarisation sur la domestication.
- 8) Weiner, J. 1994. The beak of the finch. Vintage Books, New York. Un ouvrage de vulgarisation (gagnant du Prix Pulitzer) sur les travaux des biologistes Peter et Rosemary Grant aux Iles Galapagos, dévoilant un cas de sélection naturelle en action.
- 9) Zimmer, C., 1998. At the water's edge: Fish with fingers, whales with legs, and how life came ashore but then went back to sea. Touchstone, New York. Un ouvrage de vulgarisation sur la macro-évolution des vertébrés.
- 10) Silvertown, J. 2017. Dinner with Darwin: Food, drink, and evolution. Chicago University Press, Chicago. Un ouvrage de vulgarisation sur l'évolution de notre régime alimentaire.

INDEX

- Acclimatation 37
 Adaptation 37-49
 Afrique 6, 67, 77, 85, 87, 91, 92, 93, 95, 114-121, 133
 Agriculture 125
 Altruisme réciproque 67-69, 72, 124, 129, 130
 Ambre 20, 27
 Amphibiens 27, 44, 65, 88, 114
 Analogie 84, 93
 Anisogamie 51
 Anneau d'espèces 88, 91
 Anti-évolutionnisme 9-19, 22, 25, 32, 34, 41, 47, 95, 106, 128
 Araignées 27, 30, 54, 55, 80, 130
 Arbres momifiés 28
 Arbres phylogénétiques 5, 22, 82-87, 88, 94, 95, 108
 Archaeoptéryx 27
 Atavismes 32
 Australopithèques 116-117

 Bactéries 5, 6, 16-17, 20, 27, 28, 31, 50, 85, 101, 108, 139-140
 Baleines 27, 31, 32, 33
 Biogéographie 6, 90-95
 Bipédie 117, 118, 122
 Bouchon copulatoire (*mating lock*) 54
 Bovins 60, 68, 110, 125

 Cambrien 10, 112
 Carbone-14 25, 29
 Cerfs 42, 47, 97
 Champignons (et levures) 7, 20, 85, 111, 119, 139
 Chauve-souris 33, 68, 73, 91
 Cheval 22, 32, 68, 125
 Chiens (et autres canidés) 4, 39, 54, 65, 106, 125, 126
 Chimpanzés 6, 7, 35, 73, 85, 87, 115, 117-118, 121-123, 127, 129, 138
 Cladogramme 83
 Coefficient de sélection (« s ») 104, 111
 Coévolution 38, 85
 Compétition spermatique 45, 53-54
 Complexe majeur d'histocompatibilité 58
 Consanguinité 102, 104

 Convergence évolutive 84, 93
 Coprolithe 30
 Copulation hors-couple (*extra-pair copulation*) 54
 Créationnisme 7, 8, 9-19, 21, 33
 Croissant fertile 125
 Cromagnons 121
 Cycles évolutifs 73-81

 Darwin, Charles 4, 6, 13, 16, 17, 22, 28, 52, 64, 74, 90, 91, 96, 103, 116, 120, 136, 144
 Datation 13, 23-26, 29
 Dawkins, Richard 69, 137, 143, 144, 146
 Déplacement de caractères 95
 Dérive des continents 6, 28, 95, 114
 Dérive génétique 4, 5, 16, 42, 96-100
 Dessein intelligent 16
 Diamond, Jared 115, 125, 137, 146
 Dilemme du prisonnier 68
 Dimorphisme sexuel 53
 Diversité génétique 97, 98, 102, 106
 Domestication 4, 13, 39, 62, 103, 106, 110, 125, 126, 147
 Dons nuptiaux 56

 Édiacariens 28
 Effet Bruce 55
 Effet de la fondatrice 98
 Emballément évolutif 57
 Embryologie 6, 8, 10, 15, 31, 33-36, 39-41, 84, 115
 Équilibre mutation-sélection 106
 Équilibre ponctué 14, 92, 93, 94
 Ères géologiques 26, 29, 112, 113
 Espèces-sœurs 88, 95
 Eusocialité 66, 80
 Évolution moléculaire neutre 100
 Évolution régressive 23, 110
 Exaptation 17, 41
 Extinctions 20, 38, 70, 112, 113

 Feu (maîtrise du) 119, 120, 123
 Fixation 97, 101
 Force de la sélection naturelle 107
 Fossiles 5, 6, 16, 20-30, 114
 Fossile vivant 30
 Fratricide 70

Free radical hypothesis 74
 Gardiennage (*mate guarding*) 54
 Gènes pléiotropiques 39, 75
 Génétique des populations 103-104
 Génétique quantitative 105-106
 Girafes 33, 34, 39, 42, 43
 Gondwana 95, 114
Good genes hypothesis 56
 Gould, Stephen Jay 14, 38, 39, 40, 143
 Goulet (= goulot) d'étranglement 97
 Gradualisme 92, 93

 Haeckel, Ernst 22, 35
 Haldane, J.B.S. 21
 Hamilton, William 57, 64, 66, 69, 137
 Hamilton-Zuk 57, 129
 Haplodiploïdie 66
 Hasard 4, 10, 11, 19, 34, 38, 41, 96-100, 107
 Héritabilité 105-106
 Hermaphrodisme 60, 61
 Holotype 26
 Homo erectus 118
 Homo habilis 118
 Homo neandertalensis 120, 121
 Homo sapiens 112, 121
 Homologie 6, 13, 33, 93, 95
 Homoplasie 84
 Horizon 26
 Horloges moléculaires 99-101, 121
 Humains 6, 12, 31, 32, 34, 35, 41, 47, 48, 58, 61, 63, 67-68, 71, 77, 85, 86, 87, 98, 109, 110, 111, 115-126, 127-138, 139-141

 Îles 6, 8, 49, 89, 90, 91, 92, 94, 95, 98
 Imperfections 33-34, 38
 Infanticide 11, 12, 55, 59, 62, 134
 Insectes 30, 32, 50, 54, 55, 56, 63, 66, 70, 72, 74, 75, 80, 85, 92, 114
 Intelligence 67, 124
 Invertébrés marins 22, 25, 27, 45, 91
 Isotopes 23-25, 28, 29, 114
 Itéroparité 78

- Jacob, François 33
- Kimura, Motoo 100
- Lack, David 78
- Ligne de Wallace 95
- Loi de Hardy-Weinberg 103, 104
- Macro-évolution 5, 7
- Mâles furtifs (*sneakers*) 53
- Marsupiaux 31, 53, 76, 93, 94, 122
- Mayr, Ernst 4, 88, 98
- Médecine évolutive 109, 139-141
- Ménopause 77
- Micro-évolution 5
- Minéralisation 21
- Modernité comportementale 124
- Monod, Jacques 107, 143
- Monophylétique (groupe) 83
- Mont Burgess 27
- Morale 11-12
- Mutations 5, 8, 38, 42, 51, 75, 99-101, 107, 139-141
- Mutations synonymes 100, 109
- Mutualisme 70
- Néo-darwinisme 4
- Népotisme 65
- Nerf vague 34
- Oiseaux 27, 29, 31, 41, 44, 45, 47, 48, 49, 54, 56, 57, 59, 60, 63, 65, 71, 72, 73, 76, 79, 81, 83, 88, 92, 95, 106, 141
- Ontogénie 5, 82
- Ordre phylogénétique 5
- Ordre statigraphique 13, 22
- Paléochronologie 21
- Paléontologie 26
- Pangea 114
- Paraphylétique (groupe) 83
- Parasites 3, 23, 51-52, 57, 61, 78, 89, 96, 110, 129
- Paysage adaptatif 42, 99
- Phylogénie 5, 82, 85, 88, 136
- Plantes 33, 40, 48, 60, 62, 94, 95, 98, 110, 114, 126
- Plasticité 46, 48, 49, 60
- Pléiotropie antagoniste 75
- Poison sperm* 55
- Poissons 20, 22, 28, 48, 51, 53, 55, 57, 59, 60, 62, 65, 73, 76, 79, 80, 81, 91, 92, 93, 94, 102
- Popper, Karl 9
- Pouce du panda 34, 38
- Précambrien 21, 28, 112
- Primates 7, 12, 32, 35, 55, 67, 68, 115, 122, 124
- Pseudogènes 6, 13, 35, 100, 108-110, 115, 126
- Psychologie évolutive 127-138
- Radiation adaptative 92, 93, 94
- Récapitulation ancestrale 35
- Registre fossile 6, 16, 17, 21, 22, 27, 82, 84, 92, 101
- Reine rouge 14, 51, 61, 62, 63
- Religion 9-11
- Reproduction asexuée 50-51
- Reproduction sexuée 50-51
- Reptiles 20, 21, 27, 28, 30, 31, 36, 38, 47, 49, 54, 60, 61, 74, 81, 83
- Résistance aux pesticides/antibiotiques 84, 104, 139-141
- Rongeurs 47, 54, 58, 65, 81, 109, 110, 122
- Science 9-16, 46, 49
- Sélection artificielle 4, 13, 39, 47, 74, 103, 106, 108, 110, 139
- Sélection assortie 110
- Sélection dépendante de la fréquence 107
- Sélection directionnelle 90
- Sélection diversifiante 90
- Sélection de groupe 69-70
- Sélection naturelle 3, 4, 8, 33, 38, 42, 52, 64, 96, 107
- Sélection de parentèle 64-66
- Sélection sexuelle (inter et intra) 3, 4, 52-58, 131-134
- Sélection stabilisante 90, 108
- Sélection utilitaire 52
- Sémelparité 78
- Sex ratio 59-60, 75
- Sexy son hypothesis* 57
- Soins parentaux 55, 134, 135
- Solipsisme 9
- Soma jetable 75-76
- Sous-espèce 88
- Spéciation 88-90
- Stratégie évolutivement stable 69
- Stromatolithes 27
- Succès reproducteur global 65
- Survie du plus fort 7
- Synapomorphie 83
- Synthèse moderne de l'évolution 4
- Théories 14-15
- Thrifty genotype hypothesis* 41
- Tiktaalik 27, 114
- Taupes 33, 40 (rats-taupes 66-67)
- Tinbergen, Niko 44, 136
- Trait dérivé 83
- Trait primitif 83
- Trilobites 27
- Unité de sélection 69
- Valeur adaptative 37
- Vestiges évolutifs 6, 13, 31-36, 39, 40, 78, 108
- Vicariance 91
- Vieillesse 74-76
- Virus 85, 140-141
- Volcanisme (roches, cendres, éruptions) 20-24, 28, 91, 112
- Waal, Frans de 12, 137
- Wallace, Alfred Russell 4, 95
- Williams, George 7, 69, 137