

André Beaumont
Pierre Cassier
Jean-Paul Truchot
Michel Dauça

Biologie et physiologie animales

Cours et questions de révision

2^e édition

DUNOD

DES MÊMES AUTEURS

Biologie animale. Des protozoaires aux métazoaires épithélioneuriens, 2 vol.
A. Beaumont et P. Cassier.

Biologie animale. Les Cordés : anatomie comparée des Vertébrés
8^e édition, A. Beaumont et P. Cassier.

Travaux pratiques de biologie animale. Zoologie. Embryologie. Histologie
3^e édition, A. Beaumont et P. Cassier.

Illustration de couverture : Grenouille verte, *Daniel Magnin*

© Dunod, 1998, 2004, 2^e tirage corrigé 2006,
2022 pour la nouvelle présentation
11, rue Paul Bert 92240 Malakoff
ISBN 978-2-10-084845-4
www.dunod.com

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2^o et 3^o a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

AVANT-PROPOS

Au moment où paraît cette seconde édition de « Biologie et physiologie animales », le Ministère de l'Éducation nationale met progressivement en œuvre une nouvelle organisation de l'enseignement supérieur nécessitée par la construction de l'« Espace européen de l'enseignement supérieur ». L'application nationale de cette organisation aux études supérieures et aux diplômes nationaux (décret du 8 avril 2002) se caractérise essentiellement par une architecture des études fondée principalement sur les trois grades de licence, master et doctorat (schéma LMD). Cette réforme vise avant tout à harmoniser à l'échelle européenne les enseignements et les diplômes. Mais elle a également pour objectif de faciliter le processus d'orientation progressive ou de réorientation des étudiants, de favoriser le traitement pédagogique de la diversité des publics de formation initiale et continue, d'assurer enfin une plus grande souplesse des parcours de formation des étudiants en leur permettant de construire des itinéraires plus personnalisés. Ces buts doivent être atteints par la mise en œuvre du système européen d'unités d'enseignement capitalisables et transférables dans d'autres universités françaises ou européennes ou d'autres formations, dit « système européen de crédits », et par la possibilité d'options en libre choix à côté d'un tronc commun. La réforme LMD se limite à ces objectifs et ne vise pas à fixer ce qu'il convient de faire en termes d'architecture ou de contenus des cursus. De sorte que le présent ouvrage reste particulièrement bien adapté aux programmes de la licence et des concours de recrutement de l'enseignement secondaire : CAPES et agrégation. La biologie et la physiologie animales figurent comme enseignements fondamentaux

dans la mention « Sciences de la vie ». Dans le cadre de cette réglementation nationale, « chaque établissement définit et organise les différents cursus proposés aux étudiants et, pour chacun d'eux, précise les unités d'enseignement constitutives, leur volume horaire et leur contenu ainsi que leur agencement au sein de la formation considérée ». Il résulte de cette liberté accordée aux établissements, une assez grande diversité dans la nature et le contenu des enseignements fondamentaux. Toutefois, en ce qui concerne la biologie et la physiologie animales, trois points forts, assez logiques, se dégagent dans cette diversité ; ils ont été retenus pour la réalisation de cet ouvrage. Ce sont : les grands plans d'organisation des animaux, la reproduction et le développement des Métazoaires et la physiologie cellulaire animale.

Les grands plans d'organisation des animaux nous semblent constituer un préalable obligatoire à tout cursus de biologie animale. Comment, en effet, suivre avec profit des enseignements de physiologie des organismes, de biologie du développement, de biologie des populations, d'écologie, d'éthologie, d'évolution... sans disposer des bases élémentaires de l'organisation et de la classification des groupes majeurs d'animaux évoqués dans ces différentes disciplines ?

La reproduction et le développement des Métazoaires sont envisagés comme une approche à une discipline en pleine révolution technique : la biologie du développement. Nouvel outil dans cette approche expérimentale, la génétique du développement, en permettant d'introduire de nouveaux gènes dans les embryons, d'activer des gènes spécifiques dans certaines cellules ou de supprimer l'expression d'un gène donné dans

d'autres cellules, a apporté des résultats si importants (couronnés par un prix Nobel récent) et ouvert des perspectives inimaginables il y a une dizaine d'années, qu'il était nécessaire de l'aborder sur un nombre limité d'exemples concrets dans un ouvrage de licence.

La physiologie animale cellulaire, enfin, en étudiant les interactions et les communications cellulaires permanentes qui permettent un fonctionnement d'ensemble harmonieux d'un organisme, est le préalable nécessaire à la physiologie des organismes étudiée en master.

L'ouvrage est partagé en 21 chapitres. Chacun d'eux comprend une introduction, un exposé concis des données le concernant, illustré de figures tirées pour la plupart de travaux originaux, mais légèrement modifiées ou simplifiées pour les rendre plus accessibles et plus mémorables aux étudiants, et un résumé des notions-clés. Des encarts hors-texte apportent des commentaires de nature variée : historiques (comment la notion étudiée a évolué au cours du temps en fonction de l'utilisation de techniques nouvelles), techniques (principe et éventuellement détails de certaines méthodes expérimentales utilisées), éthiques (problèmes posés par la transposition éventuelle à l'Homme de nouvelles techniques expérimentales utilisées chez l'animal), pratiques et économiques (applications biomédicales, élevages, maladies...), ou des compléments, non indispensables à la compréhension du texte, mais le précisant utilement. Ces dispositions répondent aux instructions ministérielles qui demandent pour chaque discipline de « combiner les outils théoriques, technologiques et expérimentaux, de mettre en valeur ses applications, de prendre en compte les grands problèmes scientifiques et technologiques qui la sous-tendent, y compris dans leurs aspects les plus modernes et dans leur développement historique, d'acquérir enfin des méthodes ». Des tests d'autoévaluation accompagnent chaque chapitre sous forme de questions de révision, de réflexion, de QCM ou de problèmes expérimentaux. Les réponses à ces tests sont réunies en fin de l'ouvrage. Ces dispositions sont également conformes aux instructions ministérielles recommandant le « développement du travail personnel ».

La première partie (les plans d'organisation) est par nature essentiellement descriptive. Elle ne constitue toutefois pas un cours de zoologie. D'une part n'ont été retenus que les groupes majeurs qu'un étudiant de licence est censé connaître,

d'autre part elle ne fournit pas l'anatomie complète de ces groupes, mais privilégie les éléments structuraux caractéristiques qui les définissent et s'accompagne d'éléments de fonctionnement de ces structures et de caractéristiques essentielles de la biologie du groupe. Elle a été rédigée par Pierre Cassier (et A. Beaumont pour les Chordés).

La deuxième partie, rédigée par André Beaumont, est à la fois descriptive et expérimentale. D'une part elle décrit et compare les différentes étapes de la reproduction et du développement des organismes pluricellulaires depuis les gamètes jusqu'à la mise en place des organes. D'autre part elle tente par l'expérimentation d'en comprendre la mécanique, c'est-à-dire de rechercher les causes de l'enchaînement des étapes successives et leurs interrelations. En d'autres termes, il s'agit de répondre à ces deux questions fondamentales : 1. comment la cellule-œuf peut-elle donner naissance à toute la diversité des types cellulaires de l'organisme adulte (problème de la différenciation cellulaire) ? 2. comment ces cellules spécialisées s'organisent-elles au fur et à mesure de leur différenciation en tissus et organes caractéristiques du plan d'organisation de l'adulte (problèmes de l'organogenèse) ?

La troisième partie, rédigée par Jean-Paul Truchot, est essentiellement expérimentale. Elle apporte les données de base sur les interactions et les communications cellulaires dans un organisme pluricellulaire. Ces interactions consistent en des échanges de matière et d'énergie entre cellules absorbant des substances du milieu extérieur ou les synthétisant, et d'autres cellules les stockant ou les utilisant. Dans les deux cas, ces échanges mettent en jeu des phénomènes de transport membranaire. Mais ces interactions consistent aussi en des échanges d'information à longue distance faisant intervenir deux types de messages : d'une part des messages électriques propagés au travers de réseaux de cellules nerveuses spécialisées, les neurones, vers des organes effecteurs pour générer des réponses appropriées comme la contraction musculaire, d'autre part des messages chimiques (molécules informatives) propagés par la circulation du milieu intérieur vers des cellules cibles capables de les reconnaître et de les déchiffrer par l'intermédiaire de leurs récepteurs. Ces données fondamentales de physiologie animale cellulaire sont appliquées à quelques exemples de physiologie animale des organismes qui seront développés en master.

Nous remercions Michel Dauça pour les conseils qu'il nous a apportés à l'occasion de cette seconde édition, en particulier sur la mise en œuvre du nouveau schéma LMD et sur l'adaptation de l'ouvrage à la nouvelle organisation des études supérieures et des diplômes nationaux.

Cette seconde édition bénéficie d'une inévitable actualisation de nombreuses données scientifiques concernant les trois parties de l'ouvrage. S'y ajoute, dans le chapitre 17 de la seconde par-

tie, un développement nouveau concernant les cellules souches et leur utilisation en thérapie cellulaire, qu'il nous a paru indispensable de faire figurer étant donné les innovations tant conceptuelles que pratiques que l'étude de ces cellules a apportées et l'espoir qu'elle soulève : « ...le monde des cellules souches apparaîtra comme l'une des plus grandes révolutions de l'époque en biologie et en médecine. » (François Jacob, 2002).

TABLE DES MATIÈRES

Avant-propos

PREMIÈRE PARTIE

Les plans d'organisation

Chapitre 1. Origine et diversité des formes vivantes

- 1.1. Les origines de la vie.
De la molécule à la cellule
- 1.2. Évolution de l'état unicellulaire
à l'état pluricellulaire
- Résumé
- Questions de révision

Chapitre 2. Les Unicellulaires

- 2.1. Caractères généraux
- 2.2. Organites et fonctions de relation
- 2.3. Organites et fonctions de nutrition
- 2.4. La pérennité : reproduction asexuée
et sexuée
- 2.5. Organisation et modes de vie.
La biodiversité
- Résumé
- Questions de révision

Chapitre 3. Les Métazoaires. Généralités

- 3.1. Une progression par étapes
de l'évolution animale
- 3.2. Organisation et évolution des Métazoaires

III *Chapitre 4. L'état diploblastique*

- 4.1. Les Parazoaires. Le type Spongiaire
- 4.2. Les Radiaires. Le type Cnidaire
- Résumé
- Questions de révision

Chapitre 5. L'état triploblastique acéelomate

- 5.1. Le monde des Acéelomates.
Les Plathelminthes : des Métazoaires
triploblastiques sans cavité générale
- 5.2. Les Pseudocéelomates ou la persistance
du blastocœle
- Résumé
- Questions de révision

Chapitre 6. L'état triploblastique. Les Cœlomates Protostomiens

- 6.1. Schizocœlie et métamérie : Les Annélides
- 6.2. Une énigme : les Mollusques
- 6.3. Les altérations de la métamérie :
les Arthropodes
- Résumé
- Questions de révision

Chapitre 7. L'état triploblastique Les Cœlomates Deutérostomiens

- 7.1. Les Épithélioneuriens et la symétrie
pentaradiée. Les Échinodermes
- 7.2. Les Épineuriens et la symétrie
bilatérale : les Chordés
- Résumé
- Questions de révision

DEUXIÈME PARTIE

La reproduction et le développement des Métazoaires

Chapitre 8. Le cycle de développement diplobiontique des Métazoaires

8.1. L'œuf	167
8.2. Les étapes du développement	167
8.3. La méiose	168
8.4. L'haplophase et la diplophase	169
Résumé	173
Questions de révision	174

Chapitre 9. Le déterminisme du sexe

9.1. Le déterminisme génétique du sexe	175
9.2. Le déterminisme du sexe par des facteurs de l'environnement	183
Résumé	185
Questions de révision	186

Chapitre 10. La gamétogenèse

10.1. Les cellules germinales primordiales	187
10.2. Schéma général de la gamétogenèse	188
10.3. La spermatogenèse	189
10.4. L'ovogenèse	193
Résumé	201
Questions de révision	201

Chapitre 11. Les gamètes

11.1. Le gamète mâle ou spermatozoïde	202
11.2. Le gamète femelle ou ovule	208
Résumé	213
Questions de révision	213

Chapitre 12. La fécondation

12.1. Les modalités	214
12.2. Les étapes de la fécondation	216
12.3. Les techniques d'assistance médicale à la procréation (AMP) : la fécondation <i>in vitro</i> (FIV) et le transfert d'embryons chez les Mammifères	227
12.4. Le clonage par transfert de noyau	229
Résumé	233
Questions de révision	233

Chapitre 13. La segmentation

13.1. Les types de segmentation	234
13.2. La segmentation totale radiaire	235
13.3. La segmentation totale spirale	238
13.4. La segmentation partielle discoïdale	239
13.5. La segmentation partielle superficielle	240
Résumé	241
Questions de révision	242

Chapitre 14. La gastrulation

14.1. Les mouvements morphogènes	243
14.2. Le marquage cellulaire/le marquage territorial	244
14.3. La gastrulation de l'œuf oligolécithe d'Oursin	244
14.4. La gastrulation de l'œuf hétérolécithe d'Amphibien. Exemple de l'œuf d'Axolotl (Amphibien Urodèle)	246
14.5. La gastrulation de l'œuf télolécithe des Oiseaux. Exemple de l'œuf de poule	249
14.6. La gastrulation de l'œuf alécithe des Mammifères Euthériens. Exemple de l'œuf humain	252
Résumé	254
Questions de révision	254

Chapitre 15. La détermination

15.1. Les mécanismes de la détermination	255
15.2. La détermination par des facteurs mécaniques	255
15.3. La détermination par héritage cytoplasmique : les déterminants morphogènes	256
15.4. La détermination par des interactions cellulaires progressives	262
Résumé	274
Questions de révision	275

Chapitre 16. Les interactions cellulaires au cours de l'organogenèse

16.1. Les interactions cellulaires de proximité : les inductions secondaires	276
16.2. Les interactions cellulaires à distance : les inductions hormonales. La méta- morphose des Amphibiens Anoures	282
Résumé	291
Questions de révision et exercices	292

Chapitre 17. La différenciation cellulaire	293	19.8. Exemples de transports épithéliaux	365
17.1. La différenciation musculaire : la fibre musculaire striée d'un membre de Tétrapode	294	Résumé	370
17.2. La différenciation neuronale : les motoneurons des cornes antérieures de la moelle épinière	297	Questions de révision et exercices	371
17.3. Cellules souches des Mammifères, thérapie cellulaire et médecine régénératrice	305	QCM	372
Résumé	324	Chapitre 20. Les messages nerveux	374
Questions de révision et exercices	326	20.1. Généralités	374
Chapitre 18. Les annexes embryonnaires	327	20.2. L'activité électrique de l'axone et la génération du potentiel d'action	375
18.1. La segmentation partielle des œufs télolécithes : le sac vitellin	327	20.3. La transmission synaptique	392
18.2. Le développement en milieu aquatique : la cavité amniotique	330	20.4. Les messages sensoriels : transduction et codage	404
18.3. La viviparité : le placenta	332	Résumé	411
Résumé	340	Questions de révision et exercices	412
Questions de révision	340	QCM	414
TROISIÈME PARTIE		Chapitre 21. Les muscles et la contraction musculaire	416
Physiologie cellulaire animale		20.1. Structure de la fibre musculaire striée	416
Chapitre 19. La membrane plasmique et les transports membranaires	347	21.2. Les mécanismes moléculaires de la contraction musculaire	417
19.1. Bref rappel de la structure et de la composition de la membrane plasmique	347	21.3. Le couplage excitation-contraction	421
19.2. Perméabilité passive des membranes biologiques	348	21.4. Aspects mécaniques et énergétiques de la contraction musculaire	424
19.3. Les transports facilités passifs	351	21.5. Les autres types de muscles	427
19.4. Les transports actifs	352	Résumé	429
19.5. Distribution des ions minéraux et potentiel électrique membranaire dans les cellules animales	355	Questions de révision	429
19.6. Homéostasie cellulaire : régulation du pH et du volume cellulaire	359	QCM	430
19.7. Le calcium intracellulaire	364	Chapitre 22. Les messages chimiques	432
		22.1. Généralités	432
		22.2. Récepteurs et transduction des messages chimiques	437
		22.3. Étude d'exemples	451
		Résumé	457
		Questions de révision et exercices	458
		QCM	459
		Réponses aux questions de révision, exercices et QCM	461
		Index général	481
		Index des espèces	491

PREMIÈRE PARTIE

LES PLANS D'ORGANISATION

ORIGINE ET DIVERSITÉ DES FORMES VIVANTES

1.1. LES ORIGINES DE LA VIE. DE LA MOLÉCULE À LA CELLULE

1.1.1. Évolution chimique des biomolécules

La Terre s'est formée, il y a vraisemblablement 4 800 millions d'années, par condensation d'un nuage de gaz et de poussières. La chaleur dégagée par la décomposition des poussières radioactives était alors plus élevée qu'elle ne l'est actuellement. L'atmosphère originelle riche en azote, hydrogène, gaz carbonique, oxyde de carbone, méthane, ammoniac et eau, dépourvue d'oxygène, était très réductrice. Selon Oparin (1924) et Haldane (1929), les premiers composés organiques sont issus des constituants minéraux de l'atmosphère, grâce à l'énergie fournie par la lumière solaire et les rayons X, ou UV (pas de couche protectrice d'ozone), les décharges électriques, la chaleur, les ultrasons (tonnerre, séismes, impacts de météorites). Effectivement, Miller et Urey (1953) soumettent à une décharge électrique (60 000 V), à 80 °C, pendant une semaine, un mélange de méthane, d'ammoniac, de vapeur d'eau et d'hydrogène, et obtiennent, avec un rendement élevé, dans le mélange gazeux du gaz carbonique, de l'oxyde de carbone et de l'azote et, dans le milieu condensé après refroidissement, des acides aminés (glycocolle, alanine, acides aspartique et glutamique) et des acides organiques (formique, acétique, propionique, lactique, succinique) qui, dans les organismes vivants, jouent un rôle impor-

tant. La synthèse abiotique des molécules organiques (acides aminés de la série L ; bases azotées, acides organiques, hexoses et pentose), puis la condensation de ces monomères, conduit aux polypeptides, polynucléotides, polysaccharides et aux lipides primitifs, souvent associés en complexes stables. Cette réaction a nécessité la présence, à la surface de certains minéraux (argile ou apatite), d'agents de condensation du type polyphosphate qui, chez nombre de Bactéries actuelles, servent à la mise en réserve de l'énergie (liaisons phosphate). L'ARN* lui-même peut faire office de catalyseur, évoluer et se diversifier tout en dirigeant la synthèse des polypeptides selon un **code génétique** sélectionné arbitrairement. Certains complexes moléculaires auraient même acquis une activité catalytique (hydrolyse, amination, décarboxylation), et la capacité de modifier le milieu ambiant, de résister à ses modifications, de s'autoréplicuer en formant une **matrice moléculaire**. Cette dernière étape est la plus difficile à saisir car, exception faite des acides nucléiques, il existe peu de modèles non biologiques actuels capables d'autoréplication. Les molécules organiques les plus anciennes (– 3 100 millions d'années ont été découvertes en Afrique du Sud, dans des dépôts schisteux, ainsi que des structures de 0,6 µm de long ressemblant aux Bactéries. Cette période d'**évolution chimique** a duré 1 500 millions d'années, soit le tiers de l'histoire de la Terre. Elle précède l'**évolution biologique** (tableau 1.1).

* Divers systèmes chimiques (oligonucléotides, etc.) seraient également capables d'autoréplication.

Exobiologie et origine extraterrestre de la Vie

ENCART 1.1

L'origine extraterrestre des premiers constituants de la matière vivante est une alternative séduisante à l'épineuse question de leur apparition sur Terre, hypothèse étayée par la découverte de composés organiques dans l'espace interstellaire et sur les corps extraterrestres. La matière extraterrestre a certainement constitué un apport non négligeable (1 000 tonnes de carbone par jour à l'époque prébiotique !). La météorite carbonée de Muchinson renferme plus de 70 acides aminés différents dont 8 acides aminés protéiques ! Les météorites contiennent effectivement des traces d'acides aminés, d'acides organiques (malonique, fumarique, succinique), d'esters phosphoniques (précurseurs possibles des acides nucléiques), mais la question de leur contamination terrestre est posée. Récemment, ces composés ont été synthétisés par photochimie, en irradiant un mélange de phosphine et de formaldéhyde, ce qui expliquerait leur présence dans une météorite et le déroulement de cette réaction sur Terre. Ils comportent une liaison P-C plus résistante que la liaison P-O des phosphates ; de plus, leurs sels sont solubles dans l'eau contrairement au phosphate de calcium dont l'insolubilité est un sérieux obstacle à la synthèse d'acides nucléiques dans la soupe primitive prébiotique. L'ARN a certainement été précédé par des systèmes plus robustes contenant un squelette ribose-phosphonate au lieu du squelette ribose-phosphate actuel. Une partie de ces composés a pu avoir une origine extraterrestre. En revanche, l'origine extraterrestre des acides aminés n'est pas étayée par l'analyse des glaces polaires qui conservent les apports des météorites. L'acide α -isoaminobutyrique n'a pu être décelé dans des échantillons de glace âgés de plus de 6 000 ans alors qu'il est signalé dans les analyses de météorites avec les acides aspartique et glutamique, la glycine, l'alamine dans une météorite martienne (Nakhla). Néanmoins, la question de l'existence de la vie sur d'autres planètes (exobiologie) reste posée car les données récentes fournies par la sonde Galileo de la NASA révèlent que les processus d'assemblage biochimique sont monnaie courante dans notre système solaire (Ganyède, Calisto). Parmi les molécules détectées par

spectrographie, trois à base de carbone et de soufre sont universelles, alors qu'un nitrite (C-N) disposant d'une triple liaison pourrait servir à la synthèse de molécules plus complexes.

Vie extraterrestre...

Poser le problème d'une origine extraterrestre ou interstellaire de la Vie et de ses constituants a pour corollaire celui de l'existence de la Vie sur d'autres Planètes du système solaire ou de systèmes extrasolaires. À moins que d'imaginer des modes de vie originaux, existe-t-il des corps célestes présentant au moins les caractéristiques terrestres minimales indispensables à l'expression d'une forme de vie même fruste, de type prébiotique ou bactérien, c'est-à-dire :

- la présence d'eau ce qui suppose une taille suffisante du corps céleste pour retenir une atmosphère ;
- une température comprise entre 0 et une centaine de degrés ;
- l'existence d'oxygène ou de méthane.

Que penser de notre Planète-sœur, **Mars**, bien que son atmosphère et ses océans aient disparu, il y a 3,5 milliards d'années ? Les différentes missions martiennes (Mariner 9, Viking 1 et 2, Mars Pathfinder, Mars Global Surveyor, Sojourner) suggèrent la présence, sous les sédiments, d'importantes quantités de glace, notamment aux pôles, et surtout une érosion importante due à de l'eau liquide et donc à une température supérieure à 0 °C ! Cette dernière observation permet d'imaginer l'existence d'une atmosphère dense, donc d'un effet de serre nécessaire au réchauffement de la planète. Même si les observations en surface de Mars, les analyses de la météorite martienne ALH 84001, sont décevantes quant à l'identification de matériel d'origine biologique, l'espoir subsiste d'en déceler à la faveur de nouvelles missions et de l'étude d'échantillons profonds, recueillis par forage du sous-sol. Que nous réserve la Planète rouge ? Et que penser d'**Europe**, satellite de Jupiter, qui semble avoir maintenu une activité hydrothermale sous-glaciaire ?

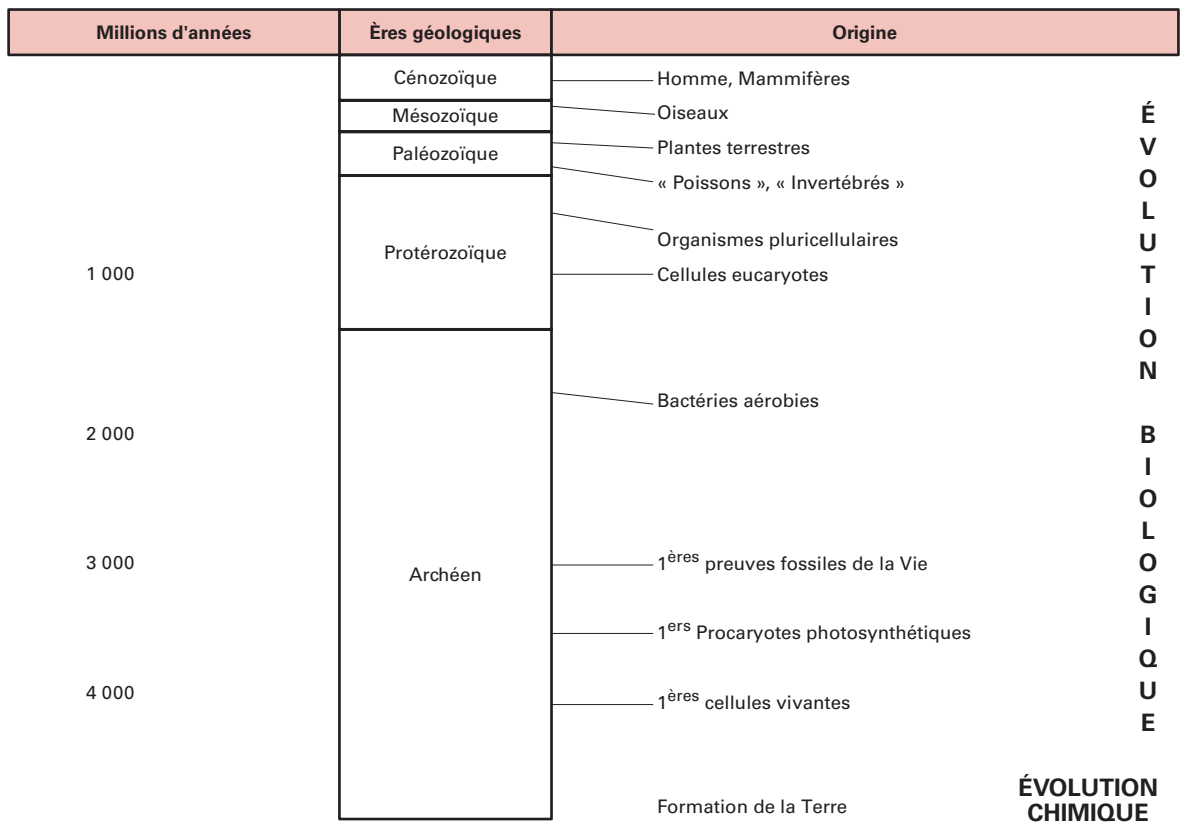


Tableau 1.1. L'évolution chimique et biologique

L'échelle des temps n'est pas respectée.

1.1.2. Évolution biologique

Les composés organiques en solution ont enrichi l'océan primitif formant une **soupe prébiotique** chaude où sont apparus des protobiontes (microsphères, coacervats) puis des lignées cellulaires, mais une seule aurait survécu et les organismes actuels en dériveraient. Ces **cellules primordiales** étaient certainement des hétérotrophes **anaérobies** utilisant, comme source d'énergie et comme précurseurs biosynthétiques, les composés organiques présents dans la mer. Elles sont comparables aux mycoplasmes, parasites endocellulaires (3 µm environ) dont l'ADN bicaténaire a pris le contrôle de la fonction génétique primaire. À échéance, elles ont conduit à des cellules complètes, dotées d'une membrane phospholipidique (bicouche) et de molécules informationnelles dont les acides nucléiques agencés en gènes isolés

puis en unités d'ordre supérieur comparables au génome de certains Virus (figure 1.1). La prolifération des cellules primordiales épuisa progressivement les ressources océaniques. Seules survécurent, il y a environ 3 000 millions d'années, les cellules capables de fixer l'azote, d'utiliser le gaz carbonique comme source de carbone et la lumière solaire comme source d'énergie. Ces cellules photosynthétiques, certainement incapables de libérer de l'oxygène, utilisaient peut-être, comme donneur d'hydrogène, le sulfure d'hydrogène et non l'eau, comme les Sulfobactéries actuelles. La chimiosynthèse est d'ailleurs une étape importante vers l'autotrophie ; les Bactéries chimiosynthétiques vivent près des sources hydrothermales des crêtes médio-océaniques et tirent leur énergie de l'assimilation du CO₂, et de l'oxydation du SH₂. Le plancher océanique serait le « berceau » du développement de la vie, hypothèse confirmée par la découverte d'Archéobactéries (Archaea distinctes des Eubactéries) capables

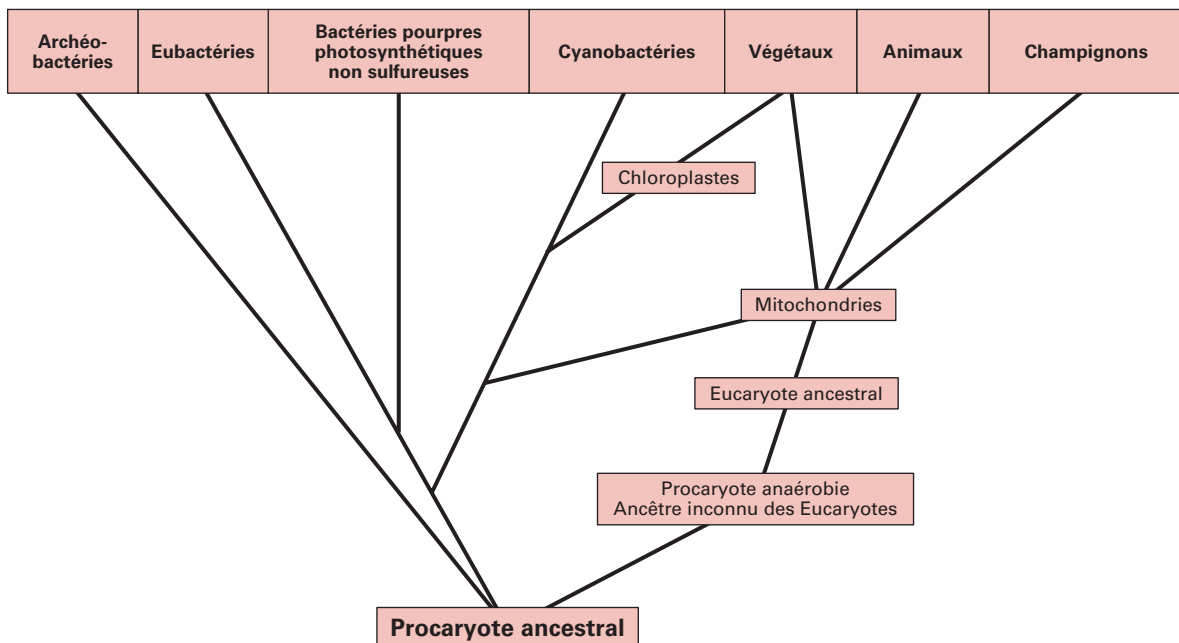


Figure 1.1. Origine symbiotique présumée des Eucaryotes

de vivre dans des conditions extrêmes (Bactéries halophiles de la mer Morte ; Bactéries thermosulfurophiles des sources sulfureuses : Yellowstone, solfatares, souffleurs noirs ; Bactéries méthanogènes). Les Archéobactéries seraient de véritables fossiles vivants, témoins des conditions subies par les premières formes de vie sur Terre.

1.1.3. Des cellules primordiales aux cellules eucaryotes. La théorie symbiotique

Les premières cellules photosynthétiques produisant de l'oxygène sont probablement des **Procaryotes** (ex. : Cyanobactéries ; *encart 1.2*) qui proliféraient il y a environ 3 500 millions d'années. L'extrême malléabilité du génome bactérien et la brièveté du cycle cellulaire devaient permettre à ces organismes la réalisation d'une très grande diversité de métabolismes utilisant les substrats minéraux et organiques disponibles, avec des réponses adaptatives rapides aux variations des conditions du milieu. L'enrichissement de l'atmosphère en oxygène, apparu il y a 2 000 millions d'années, bien que très lent (1 % il y a 600 à 1 000 millions d'années ; 10 % il y a 400 millions d'années) permettra la différenciation des hétérotrophes **aérobies**. La respiration aérobie et la phosphorylation oxydative

complètent le répertoire des systèmes métaboliques donneurs d'énergie.

L'émergence des cellules **eucaryotes** (– 1,5 milliard d'années), puis des cellules **diploïdes** (– 700 millions d'années) constituent des événements fondamentaux de l'évolution biologique car, sans elles, les organismes pluricellulaires n'auraient pas pu se développer, se différencier et, par variation, s'adapter aux modifications du milieu environnant. Dans ces cellules où le génome est circonscrit dans un compartiment nucléaire, la membrane plasmique par ses invaginations permet la phagocytose (nutrition directe), et une compartimentation du cytoplasme par des systèmes membranaires (appareil de Golgi, réticulum endoplasmique). Des gènes codent pour des **protéines cytosquelettiques** impliquées soit dans la division des cellules avec répartition équitable de l'ADN (mitoses, fuseau achromatique), soit dans l'édification de systèmes de locomotion (contractions de type actine-myosine ; cils et flagelles). Les formes les plus primitives seraient des Protistes libres ou parasites, avec des ribosomes 70S, mais dépourvus de mitochondries, de plastides, de peroxisomes donc comparables aux Microsporidies actuelles¹.

¹ La perte des mitochondries pourrait être un caractère secondaire comme semble en attester la découverte de gènes codant pour des protéines mitochondriales.

Le Précambrien et les premières traces de vie : les Stromatolithes

ENCART 1.2

Il y a 3,5 milliards d'années*, au Précambrien, des micro-organismes auraient vécu le long des rivages de vastes lagunes côtières comparables à celles qui existent actuellement le long des côtes méditerranéennes ou australiennes. Ainsi, des affleurements parfaitement conservés, non métamorphisés, d'Australie occidentale (région de North Pole) contiendraient les traces des toutes premières formes de vie. Ces traces sont associées à des empilements lamellaires, arqués ou arrondis, les **Stromatolithes** qui résulteraient de l'accumulation de particules minérales piégées par des colonies encroûtantes de Cyanobactéries. Les microsphères de carbone (1 à 12 µm

de diamètre) extraites, après dissolution des constituants minéraux, évoquent effectivement des Bactéries actuelles ou des Cyanobactéries. Un doute subsiste car les sédiments ont pu être contaminés ultérieurement par des micro-organismes. Des Stromatolithes similaires, plus récents, ont été observés au Zimbabwe (– 2 800 à – 2 700 millions d'années), au Canada et en Ontario (– 2 600 millions d'années). De plus, pour certains auteurs, la formation et la croissance des Stromatolithes, seraient un phénomène abiotique combinant précipitation chimique, sédimentation et réagencement diffus de particules en suspension.

* Si l'origine biologique des inclusions carbonées observées dans des cristaux d'apatite provenant des sédiments d'Akilia (Groenland Ouest) est confirmée, la vie serait apparue sur Terre il y a 3,85 milliards d'années, soit 300 millions d'années plus tôt qu'on l'imaginait ! Ces inclusions sont 100 fois plus riches en C₁₂ qu'en C₁₃, caractéristique biologique évidente.

Les cellules eucaryotes dériveraient par **symbiose** (figure 1.1) de cellules procaryotes anaérobies de grande taille qui, incapables de couvrir leurs besoins énergétiques par la seule fermentation, auraient ingéré de petits procaryotes aérobies ou photosynthétiques, précurseurs respectifs des mitochondries et des chloroplastes.

Cette symbiose explique pourquoi le génome de la cellule eucaryote comporte des gènes typiques d'Archéobactéries et d'Eubactéries. Mais certains Unicellulaires (*Toxoplasma gondii*, *Plasmodium falciparum*) contiennent de l'ADN provenant de chloroplastes d'Algues vertes, dans des inclusions limitées par 4 membranes. L'intérêt biologique de cette endosymbiose secondaire avec perte des gènes de la photosynthèse reste à préciser.

Les enzymes qui catalysent les réactions métaboliques fondamentales, tout en continuant à remplir les mêmes fonctions, ont subi des modifications progressives (mutations ou remaniements de gènes) en même temps que les organismes ont évolué vers des formes différentes (figure 1.2). L'étude comparée de la séquence de leurs acides aminés constitutifs fournit une indication précise des rapports évolutifs entre espèces. Une autre source d'information réside dans l'agencement des nucléotides de l'ARN ou

de l'ADN ; les méthodes modernes permettent de saisir un certain nombre de séquences hautement conservées, de les comparer et de révéler les relations existant entre des organismes qui ont divergé il y a très longtemps. Les séquences évoluant rapidement permettent de comparer des espèces apparentées¹.

La complexité des Eucaryotes est parfaitement illustrée chez les **Unicellulaires** qui montrent une diversité extrême de formes, de tailles, de comportements, d'organites à fonctions variées (perception, locomotion, contraction, soutien, défense, nutrition) ; cette diversité témoignerait de l'origine polyphylétique des Protistes réunissant un grand nombre de lignées paraphylétiques et parfois de parenté très lointaine.

L'apogée de l'évolution eucaryote est réalisée chez les organismes **pluricellulaires** apparus il y a – 800 millions d'années. Les cellules qui dérivent d'un ascendant unique (œuf) sont différenciées pour une efficacité accrue, les gènes pouvant être exprimés ou réprimés selon les lignées cellulaires.

1 L'analyse des gènes caractéristiques de l'état pluricellulaire (molécules d'adhésion type glectine ; récepteurs d'adhésion type intégrines, tyrosine-kinase), éléments impliqués dans la transcription (ex. : protéines G), indique que tous les animaux, unicellulaires et pluricellulaires, y compris les Spongiaires, ont un ancêtre commun.

1. Homme	0																
2. Singe	1	0															
3. Porc, vache, mouton	10	9	0														
4. Cheval	12	11	3	0													
5. Chien	11	10	3	6	0												
6. Lapin	9	8	4	6	5	0											
7. Kangourou	10	11	6	7	7	6	0										
8. Poulet, dinde	13	12	9	11	10	8	12	0									
9. Canard	11	10	8	10	8	6	10	3	0								
10. Crotale	14	15	20	22	21	18	21	19	17	0							
11. Tortue	15	14	9	11	9	9	11	8	7	22	0						
12. Thon	21	21	17	19	18	17	18	17	17	26	18	0					
13. Papillon	31	30	27	29	25	26	28	28	27	31	28	32	0				
14. Neurospora	48	47	46	46	46	49	47	46	47	49	48	47	42	0			
15. Candida	51	51	50	51	49	50	51	51	51	51	53	48	47	42	0		
16. Levure	45	45	45	46	45	45	46	46	46	47	49	47	47	41	27	0	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	

Figure 1.2. Différences quantitatives entre les séquences des acides aminés du cytochrome C de 16 espèces animales et végétales

D'après Dayoff M.O. et Eck R.V., 1968. Les chiffres de la ligne inférieure se rapportent aux espèces citées, à gauche.

La lignée germinale consacre l'immortalité potentielle des organismes par la reproduction sexuée, leur continuité, sans exclure une variabilité adaptative. Le passage de l'état unicellulaire à l'état pluricellulaire peut résulter soit de l'**association coloniale** de cellules isolées ou en voie d'isolement à la faveur de la division (*Gonium*, *Volvox*), soit de **divisions incomplètes**, soit de la **cellularisation** de masses syncytiales, soit enfin de l'**agrégation secondaire** de cellules en un pseudoplasmode (ex. : *Dictyostelium discoideum*). Les cellules associées, complémentaires, forment des ensembles cohérents grâce à des liaisons (plasmodesmes), à l'engrenage de digitations cellulaires, à des adhérences cellulaires (jonctions) et à la présence de **matrices extracellulaires**. La différenciation cellulaire, la coordination et l'optimisation des activités mettent en jeu divers messagers chimiques et un système de reconnaissance ou de défense immunitaire qui témoigne de l'existence d'une mémoire cellulaire ; la complexité de ces fonctions évolue avec celle des organismes.

Il a fallu plus de 1 000 millions d'années pour que se développent, après l'apparition de l'oxygène atmosphérique, les Vertébrés aérobies et les plantes vasculaires. L'apparition de l'Homme,

Homo sapiens, ne remonte qu'à 2 millions d'années ce qui, en comparaison avec l'histoire de la Terre, correspond aux 30 dernières secondes d'une journée de 24 heures.

1.2. ÉVOLUTION DE L'ÉTAT UNICELLULAIRE À L'ÉTAT PLURICELLULAIRE

1.2.1. Les Unicellulaires

La première manifestation tangible de l'évolution correspond à l'apparition d'eucaryotes **unicellulaires** qui présentent une variété infinie de formes (ensemble polyphylétique) et colonisent tous les milieux aquatiques (formes libres), voire le milieu biologique (parasites). La coexistence, au sein des Flagellés, d'espèces autotrophes apparentées aux formes végétales et d'espèces animales, hétérotrophes, montre qu'il est difficile de séparer à leur niveau, règne animal et règne végétal.

1.2.2. De l'état unicellulaire à l'état pluricellulaire

Le passage à l'état **pluricellulaire** (figure 1.3) est une étape fondamentale de l'évolution car la diversité des structures et des fonctions, la pluralité des éléments constitutifs, rendaient alors possible un nombre quasi illimité de combinaisons. Issues d'une même cellule-œuf, les cellules des **Métazoaires** constituent des feuillet qui se distinguent par leur origine (détermination), leur localisation (ectoderme, endoderme, mésoderme), leurs fonctions (différenciation), leur devenir (cellules labiles et cellules pérennes). Cette dernière qualité oppose

les **cellules somatiques** aux **cellules germinales** potentiellement immortelles, souvent déterminées de manière précoce. L'apogée de la différenciation cellulaire concerne d'une part le système immunitaire qui, chez les Vertébrés, est capable de produire une infinité d'anticorps et d'assurer l'intégrité de l'organisme et, d'autre part, le système nerveux qui peut s'adapter (plasticité) aux contraintes de l'environnement.

Le corps globuleux ou cylindrique des Métazoaires, délimité par un tégument issu de l'**ectoderme**, contient une cavité absorbante bordée de choanocytes (Spongiaires) ou délimitée par les cellules de l'**endoderme** ; le tube digestif primitif ou **archentéron** communique à l'extérieur par un orifice unique, le **blastopore**. Ce dernier est à l'origine de la bouche des **Protostomiens** alors que celle des **Deutérostomiens** est une néoformation. Entre les feuillet externe et interne, l'espace correspond au blastocœle originel (Diploblastiques) ou est occupé par un feuillet intermédiaire, le **mésoderme** (Triploblastiques) compact (Acoelomates) ou creusé de cavités cœlomiques (Coelomates) formées par schizocœlie ou par entérocoœlie. L'apparition du **cœlome** (figure 1.4) est un événement primordial au plan mécanique. En qualité de squelette hydrostatique, il assure une plus grande efficacité des muscles pariétaux, ce que la métamérisation (compartimentation) améliore encore car elle permet des déformations locales ou la progression d'ondes de déformation. L'apparition du mésoderme est également un événement essentiel au plan cellulaire. Ses cellules sont à l'origine de cellules spécialisées, de tissus et d'organes qui prennent en charge des fonctions majeures dans des organismes de grande taille (muscles, tissus de soutien, organes excréteurs, circulatoires), et assurent ainsi le transport des gaz respiratoires, des nutriments, des messages endocrines et des molécules de défense (immunité). L'homéostasie s'instaure progressivement grâce aux informations neurosensorielles et à la vigilance du système nerveux d'origine ectodermique.

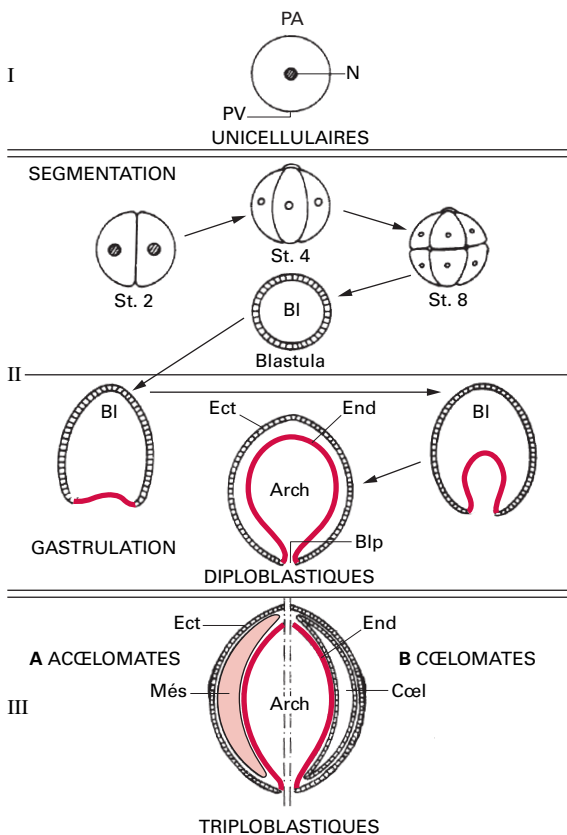


Figure 1.3. Ontogenèse et phylogenèse.

I : État unicellulaire. **II** : État diploblastique.

III : État triploblastique : Acoelomates (**A**) et Coelomates (**B**)

Arch : archentéron ; BI : blastocœle ; Blp : blastopore ; Cœl : cœlome ; Ect : ectoderme ; End : endoderme ; Més : mésoderme ; N : noyau ; PA : pôle animal ; PV : pôle végétatif ; St. 2, 4, 8 : stades 2, 4, 8.

1.2.3. L'ontogenèse et la phylogenèse

L'origine des Métazoaires ne peut pas être établie sur la seule base des données paléontologiques. Les associations animales primitives de la fin du Précambrien témoignent déjà d'une grande

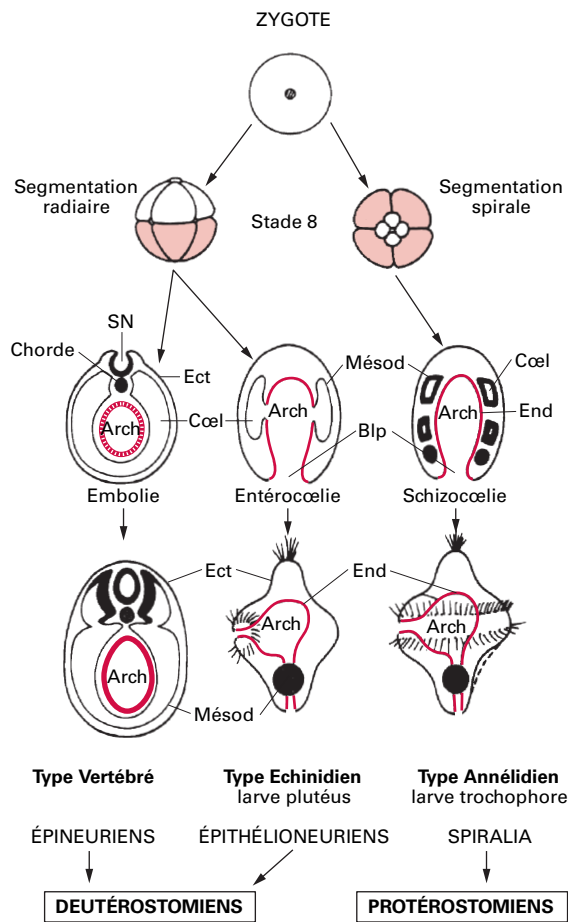


Figure 1.4. Ontogenèse et phylogénèse des Métazoaires Triploblastiques Coelomates

Arch : archentéron ; Bp : blastopore ; Coel : coelome ; Ect : ectoderme ; End : endoderme ; Mésod : mésoderme ; SN : système nerveux.

diversité. La **faune d'Édiacara** (encart 1.3) comportait au moins 8 phylums de Coelomates au corps mou, dépourvus de squelettes minéralisés (figure 1.5). La diversification des Métazoaires a donc eu lieu il y a 1 000 à 700 millions d'années (encarts 1.4 et 1.5). Les **filiations** entre les divers plans d'organisation ou phylums ne peuvent donc reposer que sur l'analyse comparée des données embryologiques, anatomiques, biochimiques et sur l'emploi des méthodes de biologie moléculaire. Les plans d'organisation peuvent ainsi être agencés dans un ordre continu (transformisme) dont la complexité croissante, attestée par l'ordre chronologique des découvertes paléontologiques, évoque les étapes du développement embryonnaire, ce qu'exprime Haeckel (1866) de manière

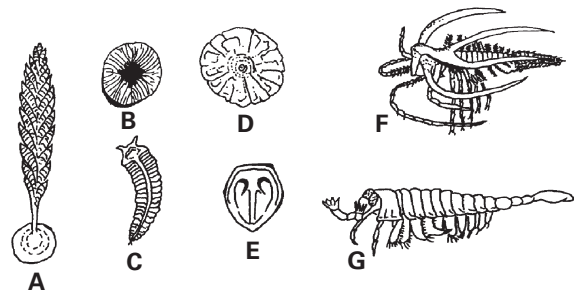


Figure 1.5. Les animaux primitifs

La faune d'Édiacara : *Charnia* (A), *Dickinsonia* (B), *Spriggina* (C), *Cyclomedusa* (D), *Parvancorina* (E). La faune de Burgess : *Marella* (F), *Yohoia* (G).

lapidaire : *l'ontogenèse récapitule la phylogénèse*. Ce « dogme » a perdu une partie de sa prévalence, car les homologies entre stades embryonnaires et plans d'organisation concernent plus les larves (atavisme) que les adultes adaptés aux contraintes de biotopes variés. Mais quelle que soit la méthode choisie, la règle reste toujours la même, la recherche des homologies vraies et le rejet des analogies imprimées par les contraintes fonctionnelles ou écophysologiques.

Dans le cadre de l'analyse **cladistique**, les auteurs s'efforcent de distinguer les caractères primitifs ou plésiomorphes et les caractères dérivés, acquis ou apomorphes, des différents taxons de manière à distinguer les groupes monophylétiques et les groupes paraphylétiques (cf. encart 7.4 p. 160). Actuellement, environ 30 phylums ou clades d'importance variable sont connus dont près de 20 uniquement à l'état fossile. En dépit de l'irrégularité des processus de fossilisation, du caractère aléatoire des découvertes paléontologiques, il a été possible de reconstituer les grandes phases de l'évolution animale.

Dès la fin du Précambrien débute la diversification des faunes, ce qui semble correspondre à l'apparition des structures squelettiques et à la conquête des divers biotopes du milieu aquatique. Après une phase de stabilisation au milieu du Cambrien (encart 1.3), la diversification reprend à la fin de cette période grâce au développement des formations algales, des récifs d'Éponges et de Coraux. Elle atteint son apogée au cours de l'Ordovicien où le nombre des familles a triplé. La diversité se maintient jusqu'au Permien où la crise permo-triasique (encart 1.5) réduit la diversité au niveau où elle était à l'Ordovicien. Cette réduction est temporaire ; la diversification se mani-

La faune d'Édiacara. Le Précambrien et la première faune diversifiée de Métazoaires

ENCART 1.3

Entre l'apparition des premiers Eucaryotes (– 1 500 à – 1 400 millions d'années) et les premières faunes diversifiées, aucun fossile représentatif de Métazoaire n'a été décelé, exception faite de formes « médusoïdes » qui correspondraient aux traces d'organismes fouisseurs. Ainsi, même si la faune d'Édiacara (– 640 à – 580 millions d'années) ne correspond pas aux Métazoaires les plus anciens, elle témoigne du haut degré de leur différenciation dans des conditions de vie encore difficiles (teneur en oxygène : 7 %). Le site d'Édiacara, au sud de l'Australie, a fourni les fossiles d'une faune diversifiée (1 400 espèces, 21 genres) occupant tous les biotopes et les niches écologiques du monde océanique, exception faite des prédateurs macrophages. Depuis cette découverte essentielle, ces mêmes espèces, des formes apparentées ou originales ont été exhumées dans d'autres gisements du Monde entier, sauf en Antarctique. Parmi les caractéristiques essentielles, il faut noter d'une part l'absence de structures minéralisées et d'autre part l'existence précoce de plusieurs phylums encore représentés aux temps modernes : Cnidaïres, Annélides, Échiurides, Arthropodes, Pogonophores. L'apparition des structures squelettiques, de la biominéralisation, des prédateurs macrophages, caractérise le début du Cambrien.

Les Cnidaïres prédominent dans la faune d'Édiacara (67 % des espèces décrites) avec des formes médusoïdes (*Cyclomedusa*), des Siphonophores proches des Vélèles (*Ovatoscutum*) ou des Porpites (*Eoporpita*), des espèces apparentées aux Pennatulides (*Pteridinium*, *Charnia*, *Charniodiscus*), aux Scyphozoaires (*Ernietta*), ou aux Conulariés (*Conomedusites*). Les Annélides (ex. : *Dickinsonia*, *Sabellidites*) représentent 25 % de la faune. Les rares Arthropodes (3 % de la faune) peuvent être assimilés aux ancêtres des Trilobites et des Chélicérates (*Praecambridium*, *Vendia*) ou sont de

position incertaine (*Parvancorina*). *Tribrachidium*, à la structure triradiée, reste une énigme.

La reconstitution récente de *Kimberella* est susceptible de modifier les conceptions actuelles. Il semble en effet que cet animal soit un métazoaire bilatéral, métamérisé, plus complexe qu'un Plathelminthe, proche des Mollusques dont il possède le pied bordé de branchies bipectinées et la coquille. Les lignées triploblastiques se seraient donc bien diversifiées avant le Cambrien et les phylums majeurs de Métazoaires seraient pré-Édiacara.

Cette hypothèse est confortée par la découverte récente, au Sud de la Chine (Province du Yunnan, faune de Chengjiang), dans des sédiments du Cambrien inférieur, de fossiles de type Chordé (ex. : *Yunnanozoon*, *Mylokunmingia*, *Haikouichthys*). Ces fossiles longs de quelques centimètres, au corps mou, dépourvus de squelette minéralisé, âgés de – 530 millions d'années sont particulièrement bien conservés. Ainsi, chez *Haikouella lanceolata*, fossile pisiforme, il reste possible d'observer les traces du cœur, d'une aorte ventrale et dorsale, d'une artère branchiale antérieure, de filaments branchiaux, d'un axe neural avec un cerveau relativement développé, d'une tête avec certainement des yeux latéraux, une bouche ventrale et de courts tentacules. Cette découverte, dans un riche gisement en cours d'exploitation, pose évidemment le problème de la transition précoce des Invertébrés aux Vertébrés. Si nous tenons là les plus anciens des Vertébrés connus, notre groupe zoologique s'en trouve vieilli de 70 millions d'années.

Des animaux de grande taille (2 mètres environ), âgés de 580 millions d'années, ont été découverts à Terre-Neuve dans des cendres volcaniques. Leur appartenance phylétique reste à préciser, mais ils figurent déjà parmi les plus anciens animaux connus.

festes à nouveau au milieu du Trias, pour atteindre à la fin du Crétacé un niveau quatre fois supérieur au niveau de base du Cambrien. Cette phase de

radiation, associée à la prolifération du plancton, à l'apparition des Angiospermes, est également caractérisée par la conquête du milieu terrestre

par les Vertébrés (Amphibiens, Reptiles) et les Invertébrés (Planaires terrestres, Onychophores, Pulmonés, Chélicérates, Insectes). La diversification intracladique est alors spectaculaire chez les Céphalopodes (Ammonites, Bélemnites), les Brachiopodes, les Échinodermes (Crinoïdes, Échini- des), les Bivalves. L'extinction d'anciens taxons est largement compensée par l'apparition de nouveaux mais, à la fin du Crétacé, une nouvelle crise entraînera la disparition des grands Reptiles et de groupes majeurs d'Invertébrés (Ammonites, Bélemnites).

En conclusion, les subdivisions phylétiques qui respectent l'ordre évolutif n'excluent pas la varia-

bilité intracladique liée à l'évolution adaptative et aux phénomènes de convergence. Ces variations novatrices sont à l'origine des subdivisions intra- cladiques traditionnelles (classes, ordres, familles, genres, espèces) et même de subdivisions à l'inté- rieur de ces ensembles (sous-espèces, super- et sous-familles, super-classe). Néanmoins, l'étude des animaux et de leurs plans d'organisation n'est pas uniquement orientée vers la recherche des relations phylétiques. Elle prend en compte les divers aspects de la biologie (croissance, différen- ciation, reproduction, nutrition) ; elle est, de ce fait, une approche pluridisciplinaire.

La faune de Burgess

ENCART 1.4

À l'ouest du Canada (Colombie Britannique), les schistes de Burgess, offrent un riche échantillon- nage d'une communauté animale du Cambrien moyen (- 530 millions d'années). Certains des animaux sont les ancêtres de formes actuelles ; d'autres sont uniques en leur genre et insolites. Ces Invertébrés marins, découverts en 1909 par C. D. Walcott, ont été ensevelis dans des limons fins, anoxiques, propices à une fossilisation rapide et fidèle. Parmi les 120 espèces décrites, certaines appartiennent aux Spongiaires (18 ; *Pirania*, *Eiffe- lia*, *Choia*, *Vauxia*, *Chancelloria*), d'autres aux Cnidaires (4), aux Échinodermes (5), aux Mollus- ques (3), aux Arthropodes (30 : *Marella*), aux Tri- lobites (14), aux Onychophores (1), aux Priapulides (7), aux Annélides (6 : *Burgesso-*

chaeta), aux Chordés (5) et aux Lophophores (8) ; les autres sont les représentants de phylums pro- pres au Cambrien moyen. Les Arthropodes repré- sentent près de 40 % du total, les Invertébrés autres que les Priapulides, les Annélides et les Spongiaires 30 %. Les Mollusques sont faible- ment représentés. Plus de 40 % des animaux se déplaçaient au fond de la mer et plus de 30 % vivaient dans la vase. Néanmoins, la notoriété de la faune de Burgess risque d'être battue en brèche grâce à la découverte récente, en Angleterre, de fossiles siluriens (Polychètes : 27 % ; Arthro- podes : 29 % ; Trilobites : 8 % ; Gastéropodes, Graptolites, Radiolaires) dont les organes, non minéralisés, sont exceptionnellement bien conser- vés dans des sédiments d'origine volcanique.

Les grandes catastrophes

ENCART 1.5

L'histoire du monde vivant est entrecoupée de catastrophes d'amplitudes variables, accompa- gnées de l'extinction de nombreuses espèces animales et végétales, suivies de l'apparition de nouvelles formes et de phases de différen- ciation rapide. Ainsi, la **crise permo-triasique** (- 250 millions d'années) a eu des conséquen-

ces spectaculaires puisqu'elle a déterminé la dis- parition de 90 % des espèces marines, 67 % des familles d'Amphibiens et 78 % de celles des Reptiles, 30 % des espèces d'Insectes. Les végétaux furent également affectés ainsi qu'en atteste la disparition du pollen des Gymnosper- mes au profit des spores fongiques. L'extinc-

ENCART 1.5 (SUITE)

tion massive des espèces animales semble avoir des causes multiples.

1. Un abaissement rapide du niveau de la mer entraînant l'élimination de la quasi-totalité des formes littorales (Coraux, Brachiopodes, Crinoïdes, Trilobites, Foraminifères benthiques), et une réduction de la sédimentation. Cette régression est suivie d'un retour rapide des eaux marines ce qui détruit les communautés côtières, inonde de vastes surfaces où s'établissent des systèmes lagunaires. L'enfouissement et l'oxydation d'une quantité importante de matière organique ont certainement provoqué une chute de la teneur en oxygène et certaines strates océaniques pouvaient, de plus, être anoxiques donc létales. Le dégazement de grandes quantités de gaz toxiques (CO_2 et SH_2) aurait eu les mêmes conséquences sur les formes superficielles et terrestres.

2. Une activité volcanique intense, étalée sur plus d'un million d'années, dans des provinces correspondant actuellement à la Sibérie et à la Chine. En Sibérie, les coulées volcaniques ou « trapps » mesurent de 400 à 3 700 m d'épaisseur ce qui correspond au moins à 1,5 million de km^3 de lave. À court terme, les nuées volcaniques interceptant le rayonnement solaire ont déterminé, outre des pluies acides, une destruction de la couche d'ozone donc un accroissement de l'irradiation UV. À long terme, l'accumulation de gaz carbonique a, en revanche, par une sorte d'effet de serre, provoqué un réchauffement climatique généralisé. La crise permo-triasique fut l'occasion d'un renouveau pour les espèces animales qui en 5 millions d'années sont remplacées par les formes mobiles, actives, prédatrices jusqu'alors minoritaires (Poissons, Céphalopodes, Gastéropodes, Crabes) et les océans prennent progressivement un aspect moderne. De nouvelles lignées apparaissent. Sur terre, les Insectes planeurs (type libellule) sont remplacés par des Insectes ptérygotes, holométaboles qui ont envahi les continents.

L'une des crises les plus spectaculaires s'est produite lors de la **transition Crétacé-Tertiaire (C/T)**, il y a 65 millions d'années et a entraîné la disparition de près de la moitié des espèces

animales dont les Dinosaures, les Ptérosaures, les Ichthyosaures, certaines familles de Tortues marines, de Crocodiliens, de Lézards, de Foraminifères, de Mollusques (Ammonites, Bélemnites, Rudistes) et de Végétaux. Si aucun animal de plus de 25 kg n'a survécu, la plupart des familles d'animaux marins et terrestres survécurent même si elles perdirent de nombreux genres et espèces. Les raisons de cette extinction massive sont à rechercher dans des altérations des chaînes alimentaires, des bouleversements du climat (refroidissement puis effet de serre), des incendies gigantesques, des séismes, des phénomènes volcaniques, des raz de marée, des ondes de choc... ayant très certainement pour origine l'impact d'un corps extraterrestre. Cette hypothèse est fondée sur la découverte dans de très nombreux sites, à la limite C/T, d'une mince assise sédimentaire (quelques centimètres d'épaisseur) très riche en iridium. Or, cet élément sidérophile, qui n'existe qu'à l'état de traces dans la croûte terrestre, est abondant dans les météorites. Les quantités d'iridium mesurées permettent de penser que 500 à 1 000 milliards de tonnes de matière extraterrestre se seraient brusquement déposées à la surface de la Terre ce qui correspondrait à l'impact d'un objet de 12 km de diamètre dont la destruction aurait libéré une énergie évaluée à 100 millions de mégatonnes de TNT soit 10 000 fois l'arsenal nucléaire de l'Humanité. La chute de ce météorite est certainement à l'origine du cratère de Chicxulub au Yucatan (180 x 300 km de diamètre), découvert en 1991-1992, où se trouvent associés iridium, cristaux de quartz choqués, brèches d'impact, roches fondues et verre, sphérules d'argile riches en cristaux de spinelle nickelifère, etc. Si l'hypothèse cosmique est d'actualité, a de solides défenseurs et fait la une de nombreuses publications, d'autres hypothèses ont été avancées : changement du niveau de la mer, refroidissement généralisé, éruptions volcaniques (les trapps du Deccan), etc. L'extinction massive de la fin du Mésozoïque, qui pourrait avoir eu lieu bien après l'impact météoritique, a permis la différenciation et la prolifération des représentants de nos faunes modernes.

RÉSUMÉ

Les cellules vivantes sont apparues, par agrégation moléculaire, il y a 3,5 milliards d'années. Le développement des propriétés autocatalytiques commença vraisemblablement avec l'évolution des protéines, puis des différentes familles d'ARN capables de catalyser leur propre réplication et de diriger la synthèse des polypeptides. Finalement, la double hélice d'ADN, molécule stable, encore libre dans le cytoplasme, remplaça l'ARN pour stocker des quantités croissantes d'informations génétiques. Il existe actuellement deux types de cellules vivantes. Les **Procaryotes** (Bactéries et formes voisines) sont polyvalents : toutes les voies métaboliques peuvent y être trouvées y

compris les trois processus générateurs d'énergie : glycolyse, respiration, photosynthèse. Dans les cellules **Eucaryotes**, l'ADN est enfermé dans un noyau limité par une membrane. Le cytoplasme contient de nombreux organites dont des mitochondries et, dans les cellules végétales, des chloroplastes, endosymbiotes de cellules procaryotes primitives.

La première étape de l'évolution correspond à l'apparition d'eucaryotes **unicellulaires** variés, totipotents, qu'il est difficile de répartir entre les sous-ensembles animal et végétal. Ultérieurement, l'apparition et l'évolution des organismes **pluricellulaires** furent subordonnées à la capacité des cellules eucaryotes

d'exprimer leur information héréditaire selon des modes différents et de fonctionner de manière concertée comme un organisme unique. Les feuilletts épithéliaux séparent l'espace interne de l'animal du monde extérieur et engendrent des types cellulaires spécialisés, performants, aux fonctions complémentaires. L'apparition du mésoderme (Triploblastiques) puis du coelome (Coelomates) est un événement essentiel, au plan mécanique (squelette hydrostatique), et au plan cellulaire (différenciation et diversification). Deux systèmes cellulaires marquent l'apogée quant à la complexité des Métazoaires : le système immunitaire et le système nerveux.

QUESTIONS DE RÉVISION

1. Quels sont les fondements et la durée de l'évolution chimique, prébiotique ?
2. Quelles sont les propriétés et le rôle de l'ARN « ancestral ». L'ADN est-il plus avantageux que l'ARN pour le stockage de l'information génétique ?
3. Quelle est l'origine des constituants de la soupe prébiotique ?
4. Comparez les cellules « primordiales » aux Procaryotes et aux Eucaryotes.
5. Peut-on imaginer que le passage cellule procaryote / cellule eucaryote résulte d'une symbiose ? Pourquoi ?
6. Quelles sont les caractéristiques de la faune d'Ediacara. Comparez à la faune de Burgess. Citez un représentant caractéristique de chacune de ces deux faunes.
7. Au plan trophique, peut-on facilement distinguer Règne animal et Règne végétal ?

Chapitre 2

LES UNICELLULAIRES

La première étape de l'évolution correspond à l'apparition, aux premiers temps du Précambrien, des **Unicellulaires**. Leur diversité suscite nombre d'interrogations y compris leur caractère **eucaryote**. En effet, les attributs du noyau, structure bien définie chez les Métazoaires, peuvent être répartis entre des entités complémentaires, comme le micronucléus et le macronucléus des Ciliés.

L'état **unicellulaire** est souvent transitoire. Certains organismes forment, en période végétative, des colonies ou des syncytiums multinucléés qui, par division multiple, se scinderont en autant de territoires ou énérgides que de noyaux.

La **motilité**, réalisée à l'aide d'organites variés (pseudopodes, cils, flagelles, myonèmes), affecte tout l'organisme, ou ne concerne que les formes de dissémination (Acinétiens) ou encore, pour les espèces fixées, se limite à des réactions d'orientation ou tropismes.

L'**hétérotrophie** n'est pas l'apanage des formes animales. Parmi les Flagellés coexistent des formes autotrophes (photosynthèse, chimiosynthèse), apparentées au monde végétal, et des formes hétérotrophes à affinités animales. De plus, à l'obscurité, certaines Euglènes recourent à l'hétérotrophie de manière transitoire ; si les conditions se prolongent, les chloroplastes perdent leurs capacités fonctionnelles puis disparaissent et l'Euglène engendre une souche définitivement hétérotrophe. Ces faits qui montrent l'impossibilité de séparer, au niveau des Flagellés, Règne animal et Règne végétal, sur la base du critère trophique, confèrent à ce groupe une place privilégiée à la base de l'ensemble des Unicellulaires.

Au plan de la **reproduction sexuée**, les Unicellulaires manifestent une diversité de modalités (conjugaison, isogamie, anisogamie, oogamie) et de cycles (haplobiontiques, diplobiontiques, haplodiplobiontiques) sans équivalent chez les Métazoaires, tous oogames, diplobiontiques et pourvus de spermatozoïdes généralement flagellés. Cette diversité peut, en revanche, être observée chez les Végétaux. Les Microsporidies méritent une mention particulière : elles réalisent, pendant la majeure partie de leur cycle biologique, une structure pluricellulaire associant éléments somatiques et germinaux. Elles produisent également des spores multicellulaires et méritent donc d'être placées à part, entre les Unicellulaires et les Métazoaires. En conclusion, les organismes unicellulaires forment, avec les Algues et les Champignons unicellulaires, un ensemble polyphylétique, les Protistes, comparable à celui des Métazoaires (animaux), des Embryophytes (plantes) et des Monères (Bactéries et Cyanophycées). Parmi les Unicellulaires, les Protozoaires (étymologiquement animaux primitifs ; ensemble polyphylétique) sont, par définition, hétérotrophes et mobiles à un stade au moins de leur développement.

2.1. CARACTÈRES GÉNÉRAUX

La taille des Unicellulaires, bien que très variable, est généralement microscopique (quelques dizaines de μm). Certaines *Leishmania*, parasites endocellulaires, ont moins de 1 μm de diamètre alors que les Flagellés symbiotes de la panse des