

File Run

- Continue w/ 100
- Continue
- New Run**
- Restart
- Display whole plot

Population size:

Fitness of genotype AA:

Fitness of genotype Aa:

Fitness of genotype aa:

Mutation from A to a:

Mutation from a to A:

Migration rate between populations:

Initial frequency of allele A:

Generations to run:

Populations evolving simultaneously:

Random number seed:

Defaults Cancel OK

Taille de la population :

Fitness du génotype AA :

Fitness du génotype Aa :

Fitness du génotype aa :

Mutation de A à a :

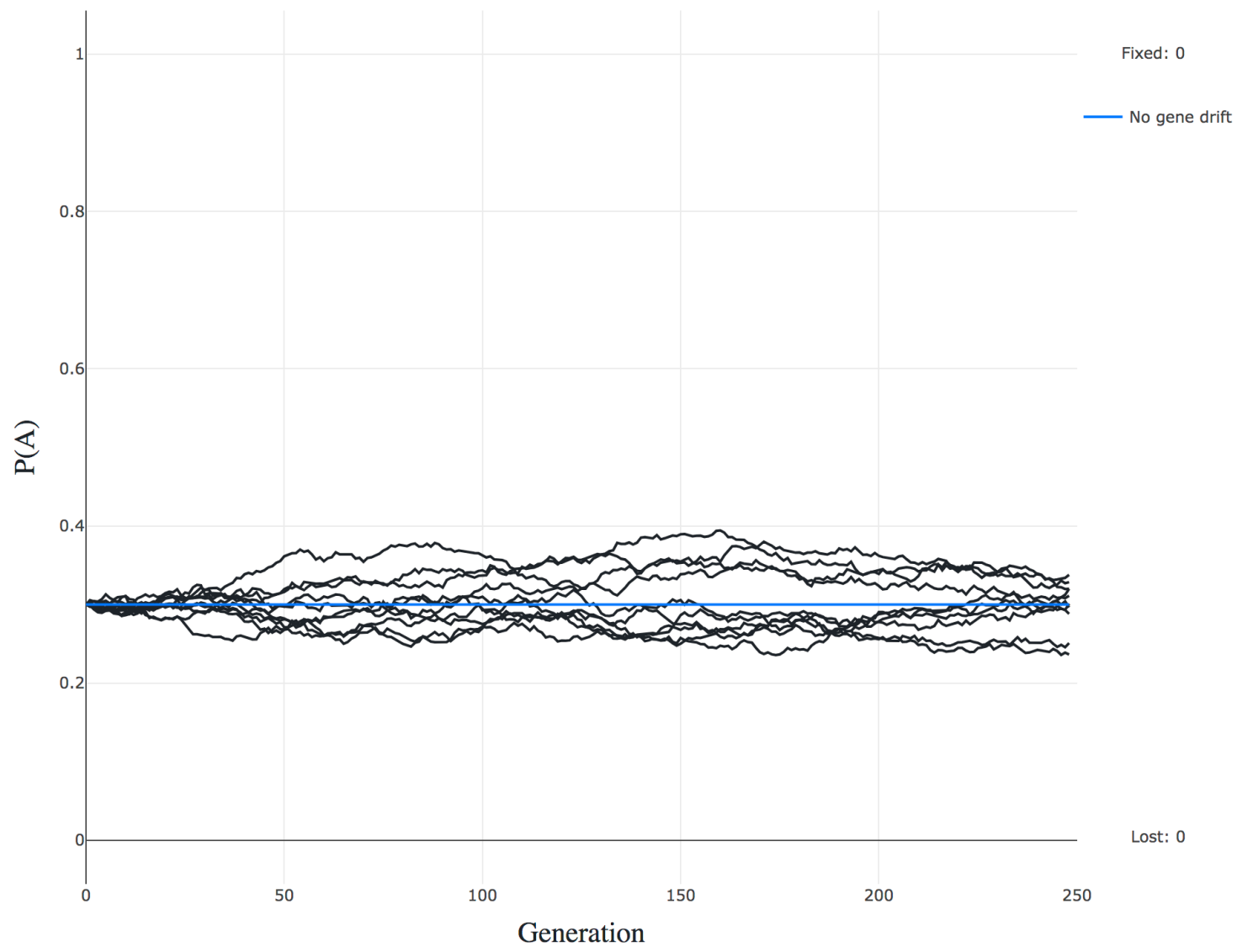
Mutation de a à A :

Taux de migration :

Fréquence initiale de l'allèle A :

Générations :

Populations :



10 populations de 10 000 individus

Configurer la simulation

Taille de la population :

Fitness du génotype AA :

Fitness du génotype Aa :

Fitness du génotype aa :

Mutation de A à a :

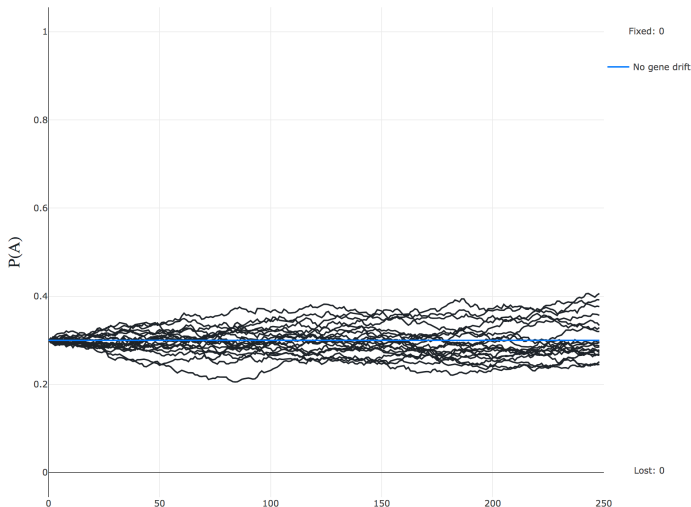
Mutation de a à A :

Taux de migration :

Fréquence initiale de l'allèle A :

Générations :

Populations :



Configurer la simulation

Taille de la population :

Fitness du génotype AA :

Fitness du génotype Aa :

Fitness du génotype aa :

Mutation de A à a :

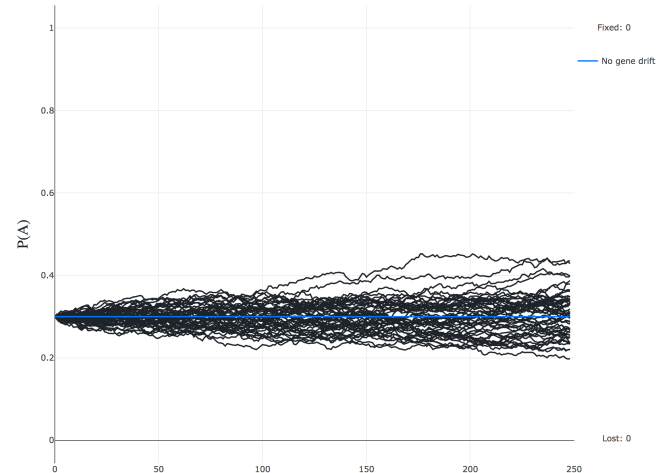
Mutation de a à A :

Taux de migration :

Fréquence initiale de l'allèle A :

Générations :

Populations :



Configurer la simulation

Taille de la population :

Fitness du génotype AA :

Fitness du génotype Aa :

Fitness du génotype aa :

Mutation de A à a :

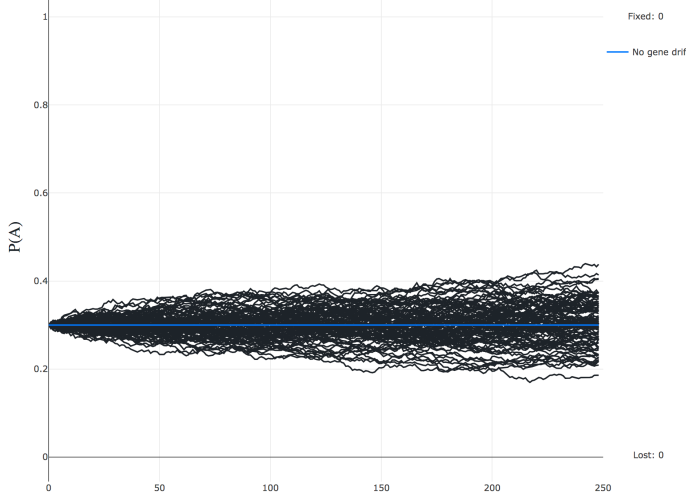
Mutation de a à A :

Taux de migration :

Fréquence initiale de l'allèle A :

Générations :

Populations :



Configurer la simulation

Taille de la population :

Fitness du génotype AA :

Fitness du génotype Aa :

Fitness du génotype aa :

Mutation de A à a :

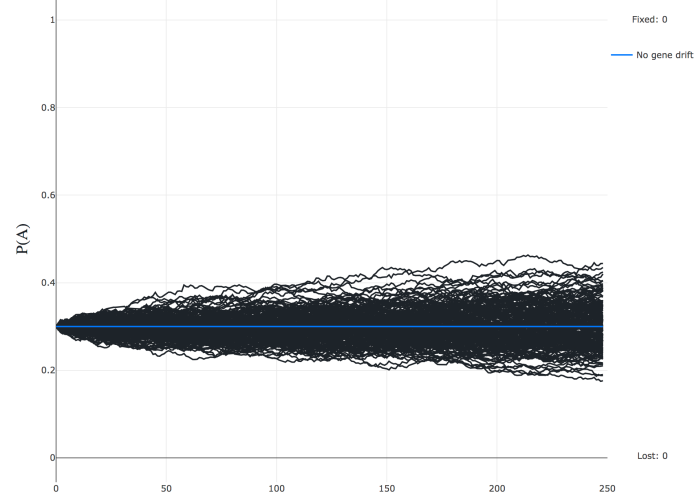
Mutation de a à A :

Taux de migration :

Fréquence initiale de l'allèle A :

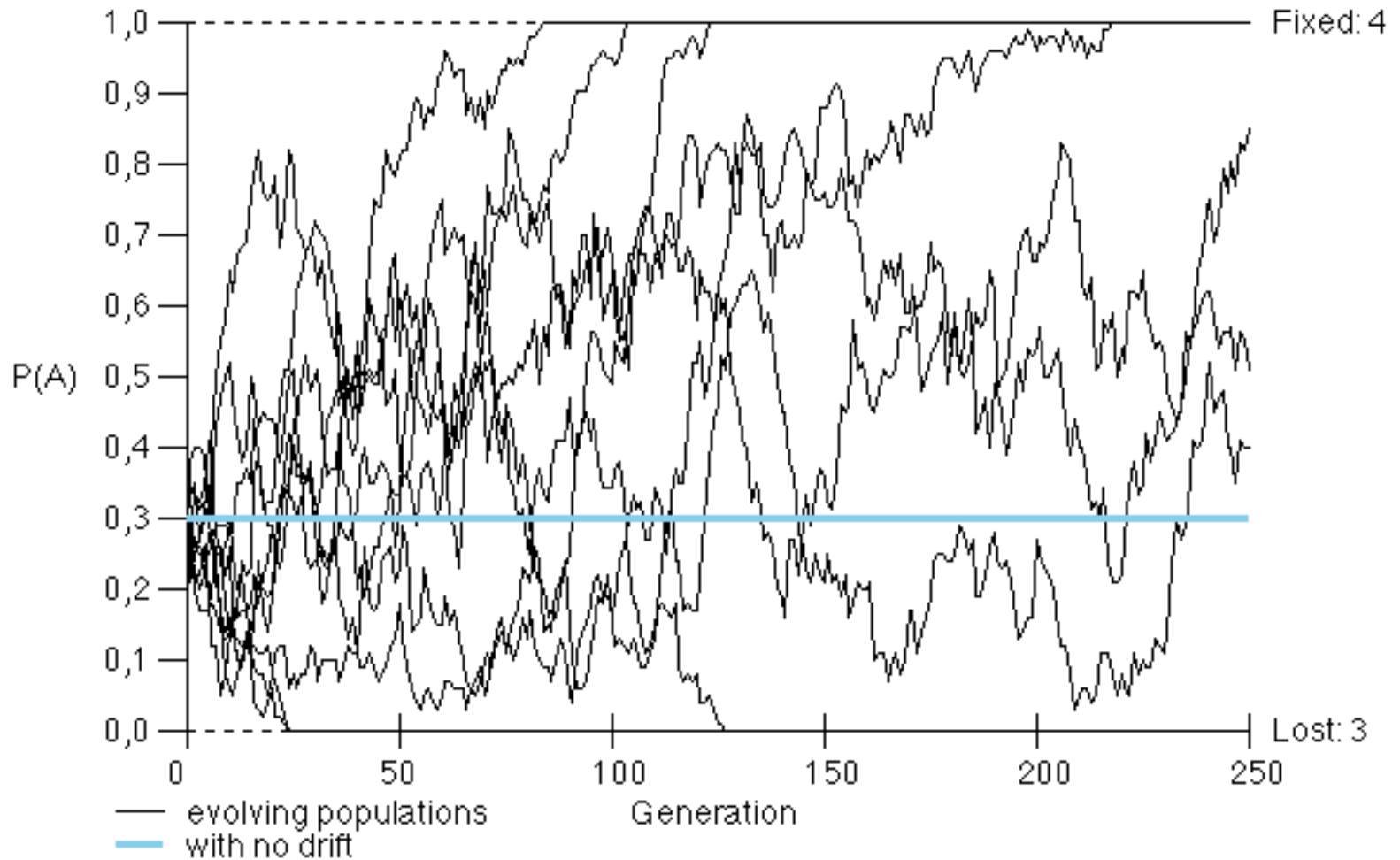
Générations :

Populations :

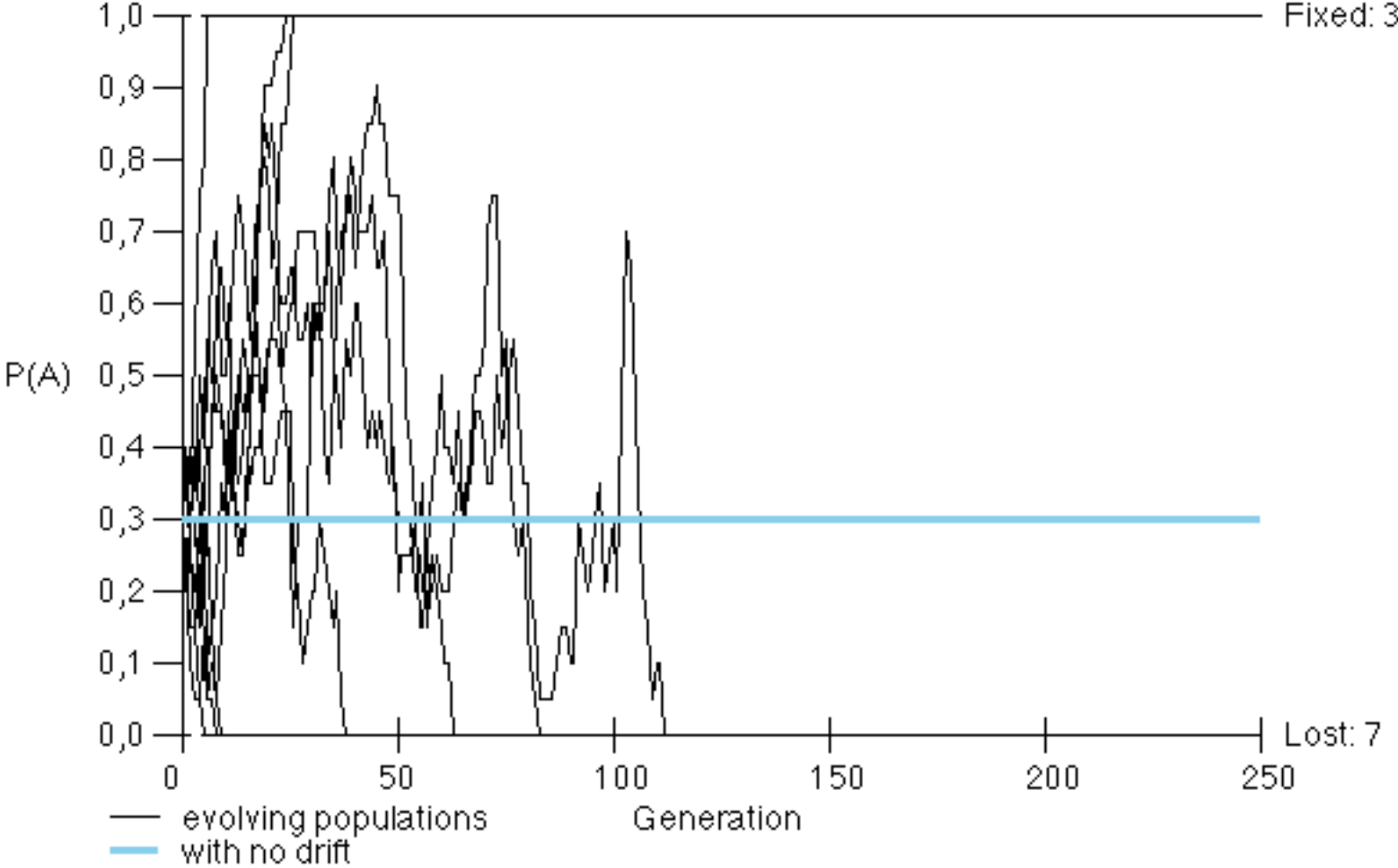


Plus une population sera de taille importante, moins le risque de disparition de certains allèles sera élevé

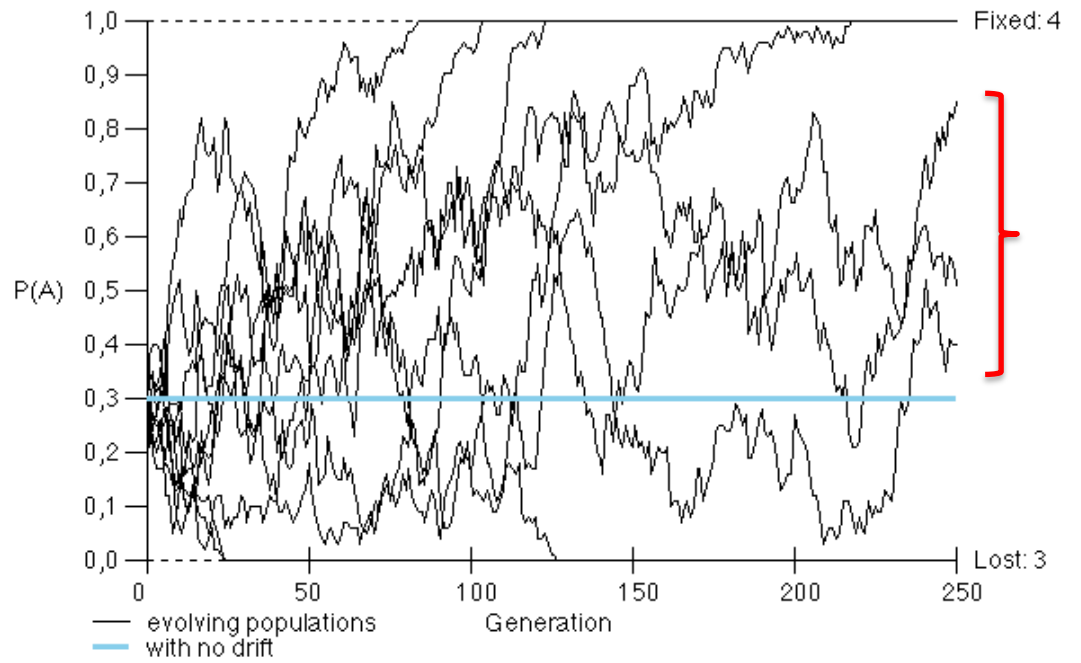
10 populations de 50 individus



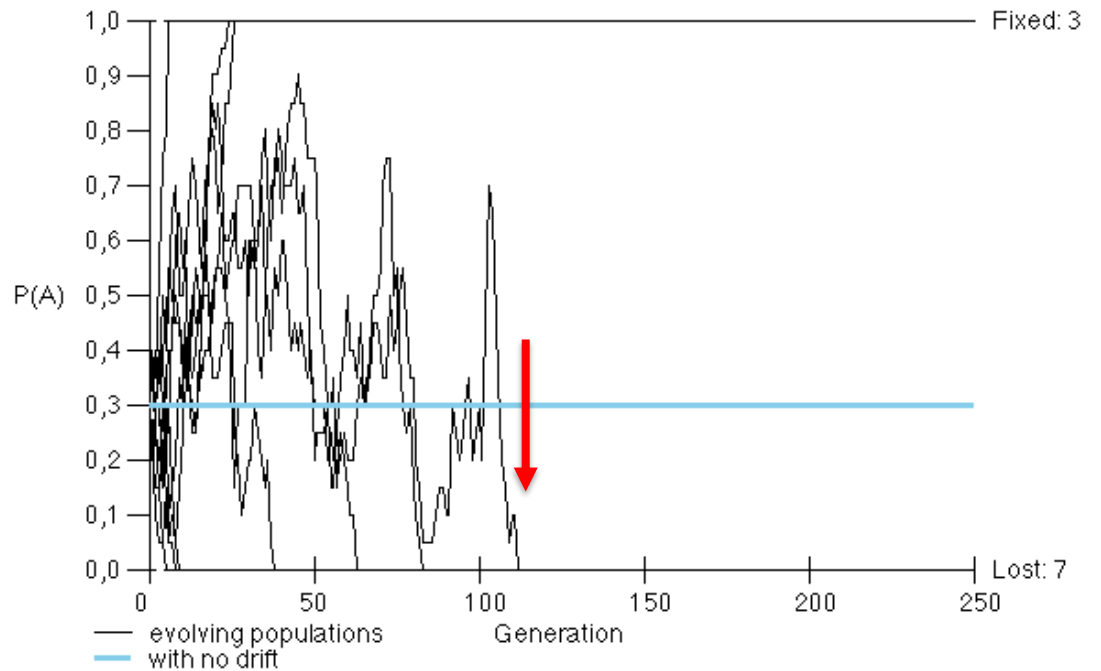
10 populations de 10 individus



10 populations de 50 individus



10 populations de 10 individus



	f(A) = 0,2			f(A) = 0,7		
	Fixation	Perte	Différence	Fixation	Perte	Différence
Simulation 1	157	744	99	633	263	104
Simulation 2	153	749	98	642	246	112
Simulation 3	177	752	71	657	237	106
Simulation 4	156	754	90	633	268	99
Simulation 5	151	768	81	660	254	86
Moyenne	158,8	753,4		645	253,6	
Ecart-type	10,45	8,99		12,90	12,54	

	Fréquence initiale de A : 0,2	Fréquence initiale de A : 0,7
Populations ayant fixé A	158,8	645
Populations ayant perdu A	753,4	253,6

	Fréquence initiale de A : 0,2	Fréquence initiale de A : 0,7
Populations ayant fixé A	158,8	645
Populations ayant perdu A	753,4	253,6

Au bout de 1000 générations, l'allèle A est fixé respectivement presque 160 fois et 645 fois. On constate donc que la probabilité de fixation de l'allèle A est très proche de la valeur fixée arbitrairement au départ.

Ces résultats suggèrent que la probabilité de fixation d'un allèle donné demeure proche de sa fréquence initiale si le nombre de populations considérées est important. La quantité importante de populations masque les variations de chacune d'entre elles et tend à maintenir la fréquence initiale.

Notons toutefois que pour chaque population, pratiquement 10% n'ont ni perdu ni fixé l'allèle A.

Sélectionnez « modèle » puis

Ouvrez « natural selection » et enfin « selection on a diallelic autosomal locus ».

The screenshot shows a software window titled "Selection on a Diallelic Autosomal Locus: Input". The window has a menu bar with "Model", "Preferences", "Help", and "Quit". Below the menu bar is a toolbar with "View", "File", "Help", "Print", and "Close". The main area is divided into three panels:

- Plot Options:** Contains four radio buttons:
 - p vs t
 - Genotypic frequency vs t
 - Δp vs p
 - \bar{w} vs p
- Fitness/Selection Coeffs:** Contains two tabs: "Fitness" and "Selection". Under "Selection", there are three input fields with spinners:
 - $w_{AA} = 1$
 - $w_{Aa} = 0.95$
 - $w_{aa} = 0.9$
- Initial Conditions:** Contains two radio buttons:
 - One Initial Frequency
 - Six Initial FrequenciesBelow these are two input fields with spinners:
 - Initial Frequency = 0.1
 - Generations = 130

Génotype	a1a1	a1a2	a2a2
Fréquence génotypique selon H-W	p^2	$2pq$	q^2
Valeur adaptative	W_1	W_2	W_3
Fréquence génotypique après sélection	$W_1 p^2$	$2W_2 pq$	$W_3 q^2$

$$F_{(a1)} = p' = \frac{w_1 p^2 + w_2 pq}{w} \quad \text{et} \quad F_{(a2)} = q' = \frac{w_2 pq + w_3 q^2}{w}$$

$$\Delta p = p' - p = \frac{w_1 p^2 + w_2 pq}{w} - p$$

$$\Delta p = \frac{pq}{w} \cdot [(w_1 - w_2)p + (w_2 - w_3)q]$$

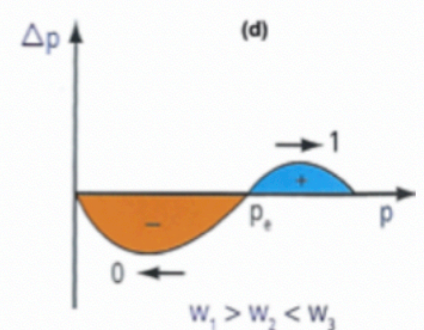
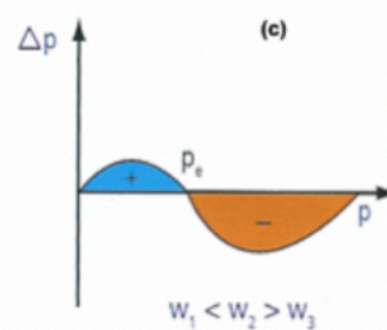
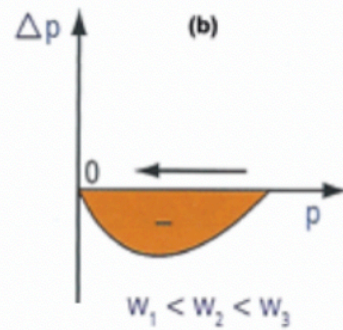
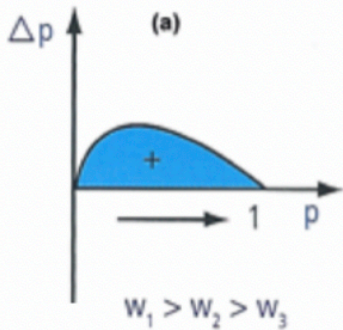
Si $\Delta p = 0$, cela signifie une absence de sélection.

Si $\Delta p > 0$, cela signifie que la fréquence de a1 augmente

Si $\Delta p < 0$, cela signifie que la fréquence de a1 diminue

La formule montre que le signe de Δp dépend des valeurs sélectives du numérateur. Au cours du temps, sous l'effet de la sélection, la structure génotypique de la population tend vers un état limite pour certaines valeurs des fréquences alléliques notées fréquences alléliques limites (p_{lim}). On appelle p_e la valeur d'équilibre de p pour laquelle $\Delta p = 0$. Quatre situations selon l'avantage sélectif des génotypes.

		W1-W2	W2-W3	ΔP	P_{lim}
Cas (a)	$w_1 > w_2 > w_3$	+	+	> 0	1
Cas (b)	$w_1 < w_2 < w_3$	-	-	< 0	0
Cas (c)	$w_1 < w_2 > w_3$	-	+	si $p > p_e$: $\Delta p < 0$ si $p < p_e$: $\Delta p > 0$	p_e p_e
Cas (d)	$w_1 > w_2 < w_3$	+	-	si $p > p_e$: $\Delta p > 0$ si $p < p_e$: $\Delta p < 0$	1 0



$$\Delta p = \frac{pq}{w} \cdot [(w_1 - w_2)p + (w_2 - w_3)q]$$

	A/A	A/a	a/a	p_0	Nombre de générations pour atteindre l'équilibre
Cas 1	$w_1=1$	$w_2=0,8$	$w_3=0,8$	0,1	
Cas 2	$w_1=1$	$w_2=0,5$	$w_3=0,5$	0,1	
Cas3	$w_1=1$	$w_2=1$	$w_3=0,5$	0,1	
Cas 4	$w_1=1$	$w_2=0,5$	$w_3=0,5$	0,0001	

Model Preferences Help Quit

Selection on a Diallelic Autosomal Locus: Input

View File Help Print Close

Plot Options

- p vs t
- Genotypic frequency vs t
- Δp vs p
- \bar{w} vs p

Fitness/Selection Coeffs

Fitness Selection

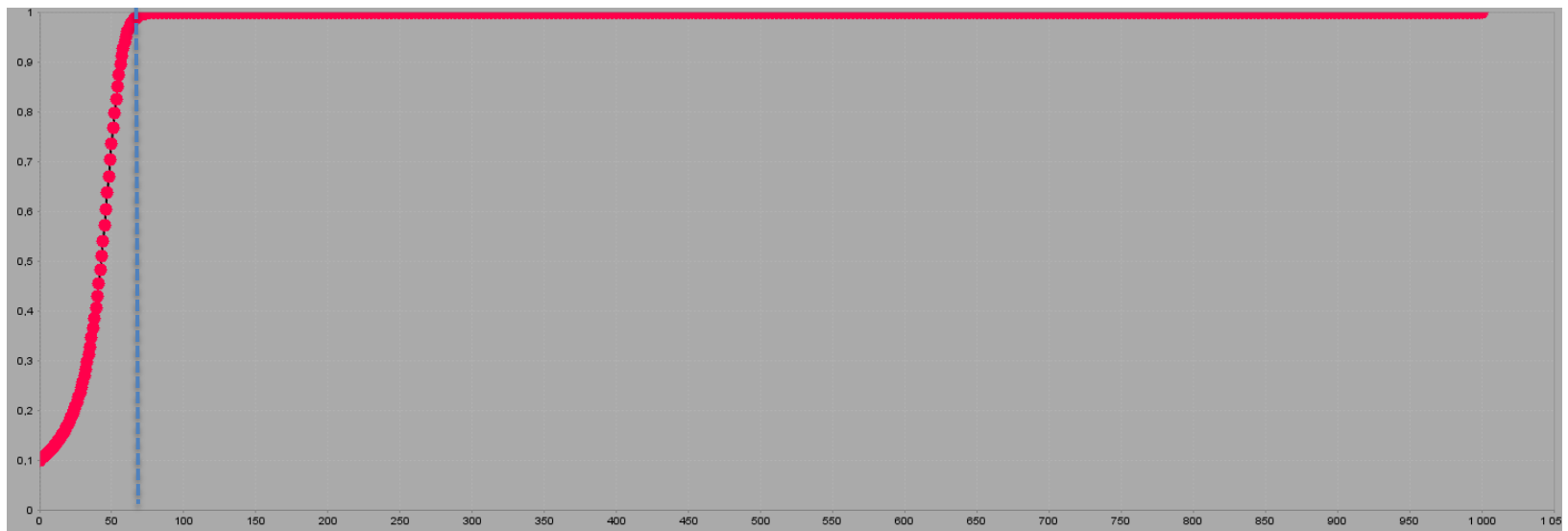
$w_{AA} = 1$

$w_{Aa} = 0.95$

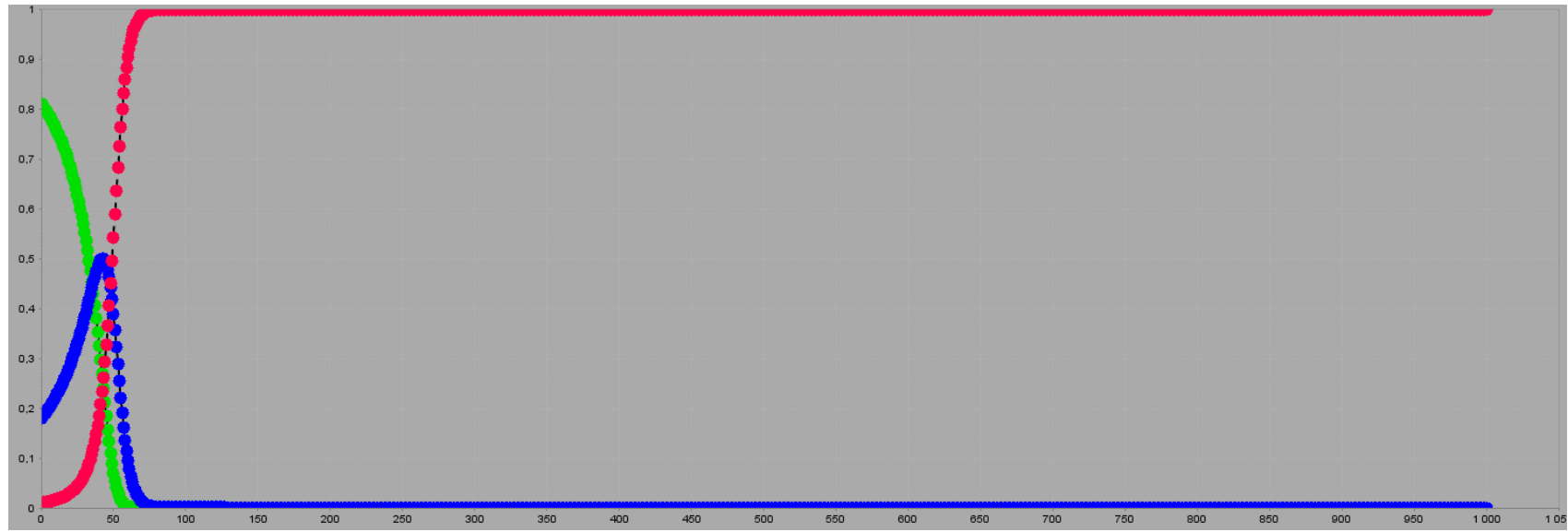
$w_{aa} = 0.9$

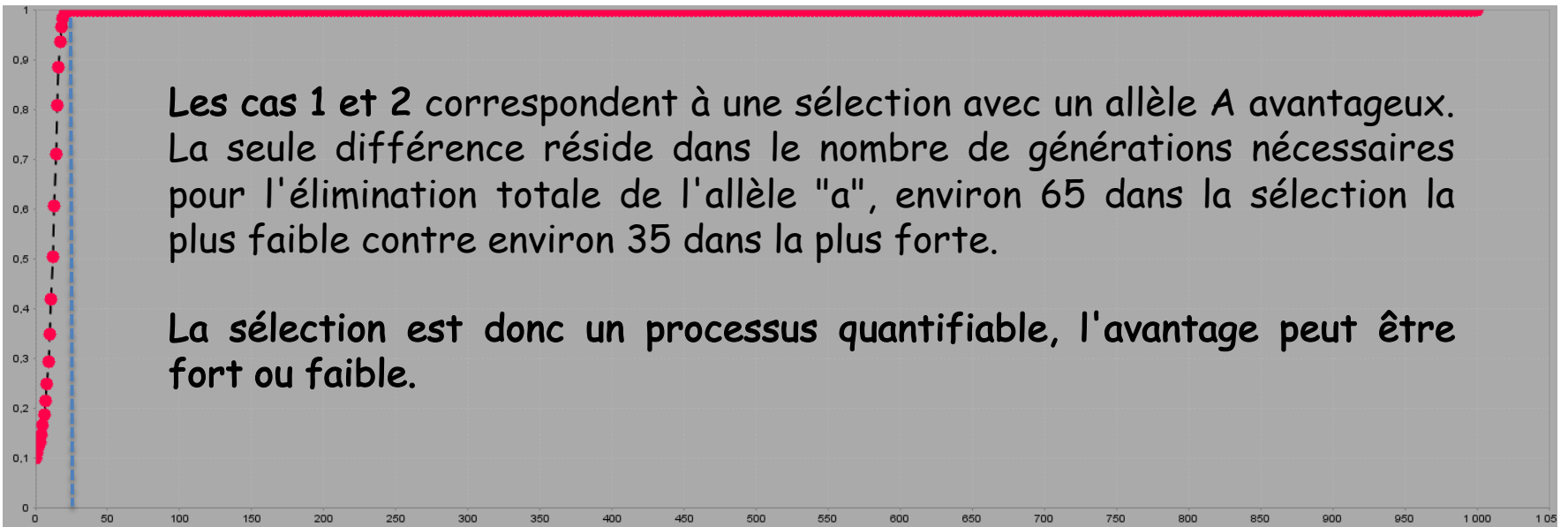
Initial Conditions

- One Initial Frequency
- Initial Frequency = 0.1
- Six Initial Frequencies
- Generations = 130

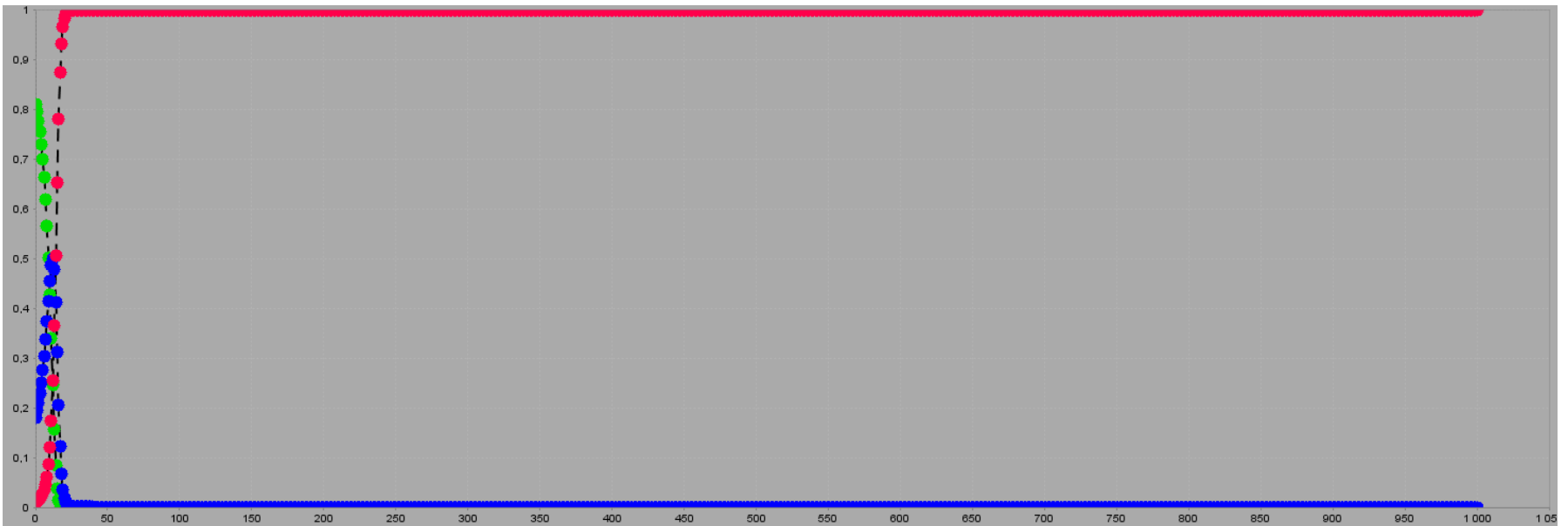


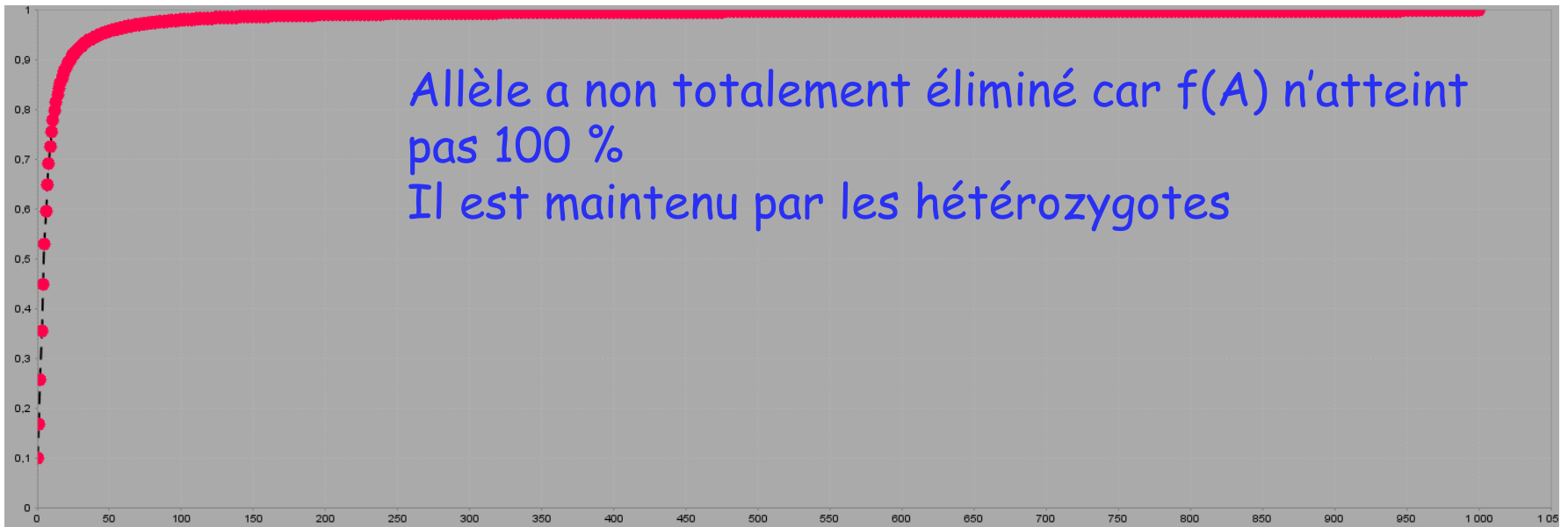
cas 1	$w_1=1$	$w_2=0,8$	$w_3=0,8$	0,1
-------	---------	-----------	-----------	-----



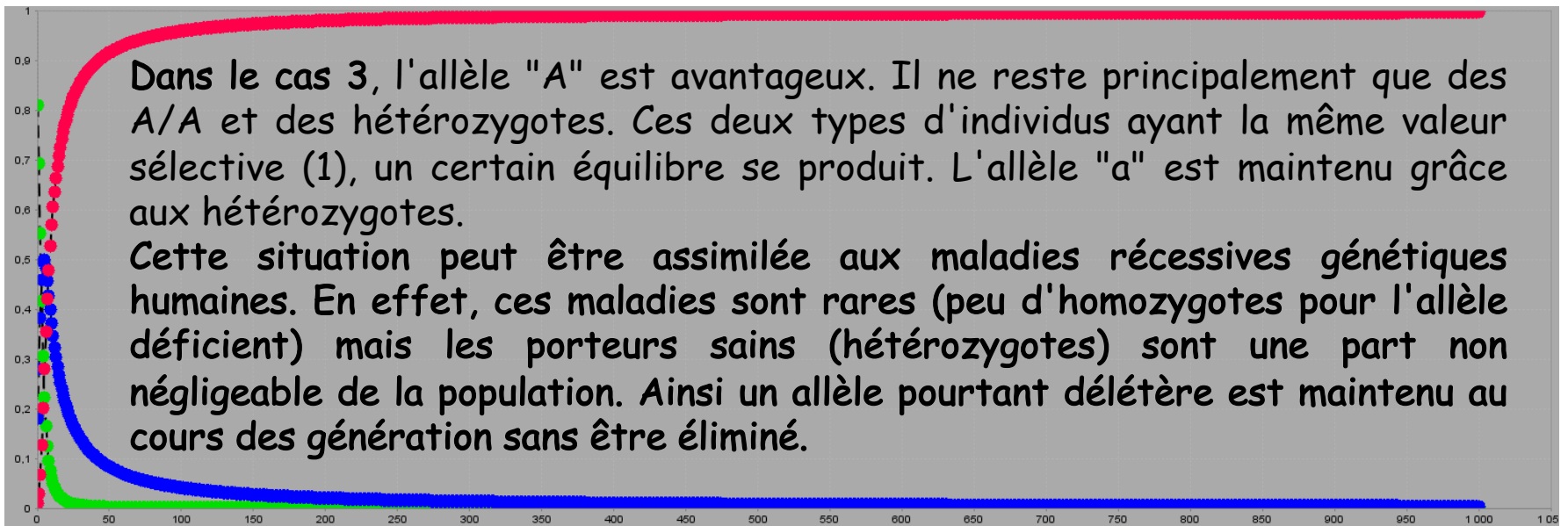


cas 2	$w_1=1$	$w_2=0,5$	$w_3=0,5$	0,1
-------	---------	-----------	-----------	-----



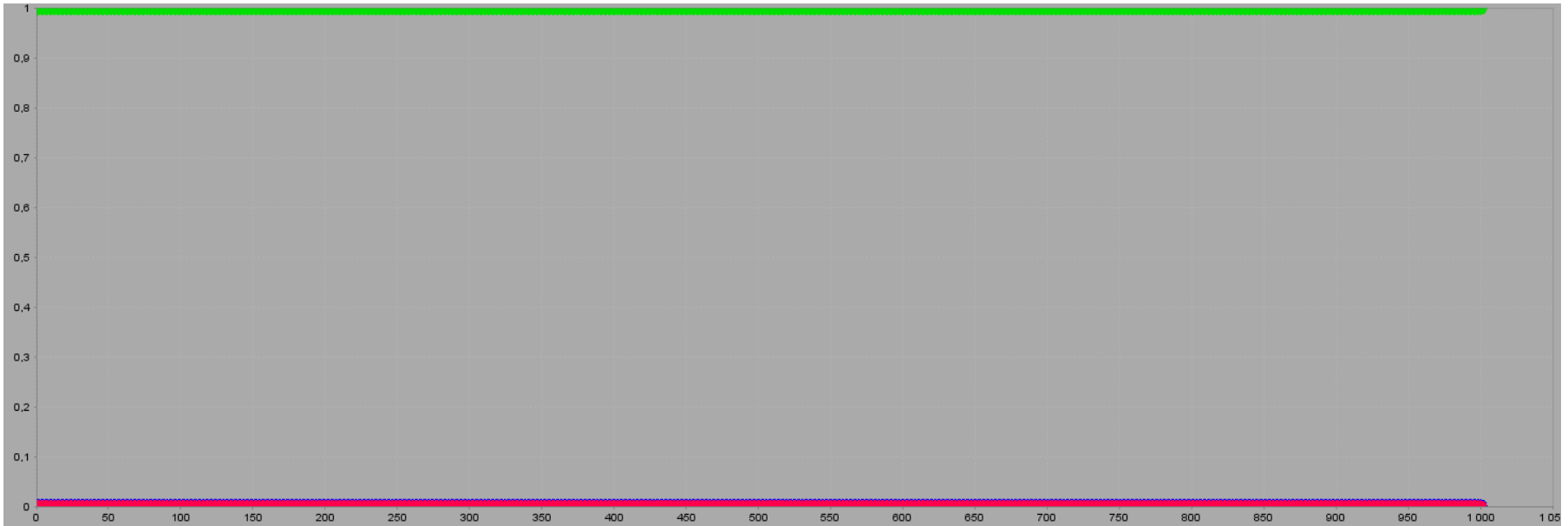


cas3	$w_1=1$	$w_2=1$	$w_3=0,5$	0,1
------	---------	---------	-----------	-----



Dans le cas 4, la fréquence initiale de l'allèle avantageux est très faible (ce qui est le cas quand il apparaît par mutation) sa fréquence ne change pas au cours des générations. Elle est en fait trop faible pour permettre l'apparition des homozygotes (p^2).
L'apparition d'un allèle avantageux par mutation ne suffit pas pour qu'il puisse se fixer dans une population. Il doit s'accumuler par mutation ou bénéficier de la dérive génétique.

cas 4	$w_1=1$	$w_2=0,5$	$w_3=0,5$	0,0001
-------	---------	-----------	-----------	--------





Biston betularia, phalène ou géomètre du bouleau, est un papillon de nuit caractérisé par des ailes claires ponctuées de taches sombres. Cette couleur lui permet de passer quasi inaperçu au regard humain lorsqu'il est posé en journée sur le tronc des bouleaux.



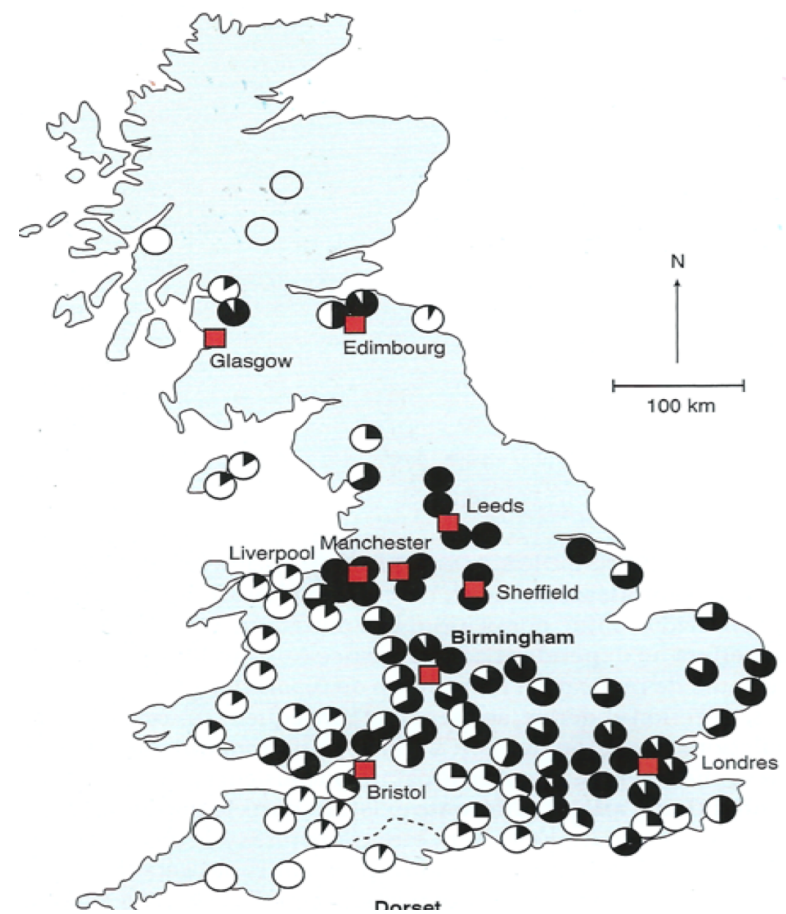
En 1848 a été décrit le premier individu de couleur sombre, apparu dans la région de Manchester.

Cette forme est due à une mutation conduisant à une expression généralisée de mélanine sur les écailles constituant les ailes. L'allèle responsable de la forme sombre est dominant sur l'allèle sauvage

Les camemberts indiquent la proportion de chaque forme dans les différentes localités étudiées :

Noir, le morphe *carbonaria*
Blanc, le morphe *typica*.

Carrés rouges: principales villes industrielles. Le comté du Dorset est indiqué en pointillé.



		Birmingham 1953	Birmingham 1955	Dorset 1955
Individus marqués relâchés	<i>Morphe carbonaria</i>	447	154	406
	<i>Morphe typica</i>	137	64	393
Individus marqués recapturés	<i>Morphe carbonaria</i>	123	82	19
	<i>Morphe typica</i>	18	16	54

Tableau 1 : Résultats d'expériences de capture-recapture réalisées avec les formes *typica* et *carbonaria* de *B. betularia* (d'après Kettelwell 1955)

1. Calculez le taux de recapture de chacun des morphes dans les deux milieux et discutez les résultats obtenus
2. Calculez le taux de survie
3. Calculez la valeur sélective relative ω et déterminez la valeur du coefficient de sélection s . Commentez votre résultat.

		Birmingham 1953	Birmingham 1955	Dorset 1955
Individus marqués relâchés	<i>Morphe carbonaria</i>	447	154	406
	<i>Morphe typica</i>	137	64	393
Individus marqués recapturés	<i>Morphe carbonaria</i>	123	82	19
	<i>Morphe typica</i>	18	16	54

Tableau 1 : Résultats d'expériences de capture-recapture réalisées avec les formes *typica* et *carbonaria* de *B. betularia* (d'après Kettelwell 1955)

1. Calculez le taux de recapture de chacun des morphes dans les deux milieux et discutez les résultats obtenus
2. Calculez le taux de survie
3. Calculez la valeur sélective relative ω et déterminez la valeur du coefficient de sélection s . Commentez votre résultat.

Partie I

1. Calcul du taux de recapture

		Birmingham 1953	Birmingham 1955	Dorset 1955
Taux de recapture	<i>Morphe carbonaria</i>	$123/447 = 0,29$	$82/154 = 0,53$	$19/406 = 0,057$
	<i>Morphe typica</i>	$18/127 = 0,13$	$16/64 = 0,25$	$54/393 = 0,14$

X2

X2

X2,5

Partie I

1. Calcul du taux de recapture

		Birmingham 1953	Birmingham 1955	Dorset 1955
Taux de recapture	<i>Morphe carbonaria</i>	123/447 = 0,29	82/154 = 0,53	19/406 = 0,057
	<i>Morphe typica</i>	18/127 = 0,13	16/64 = 0,25	54/393 = 0,14

Nombre de papillons relâchés différents selon les cas n'a pas d'importance puisque qu'on raisonne sur les proportions recapturés : on intègre ainsi les différences de survie entre les morphes.

Morphe carbonaria avantage à Birmingham ($\times 2$ de recapture/typica)

Morphe typica avantage à dans le Dorset ($\times 2,5$ de recapture/carbonaria)

Causes de l'avantage mesuré ?

Hypo 1 : Recapture différentielle due à la méthode de capture (attraction différente pour les pièges)

Hyp 2 : longévité plus grande d'un des morphes

Hyp 3 : dispersion plus grande d'un des morphes

Hyp 4 : prédation différentielle sur l'une des deux formes (faible laps de temps entre capture et recapture milite en ce sens)

		Survie des <u>typica</u>	Survie des <u>carbonaria</u>
Milieu pollué	Birmingham 1953	0,13	0,29
	Birmingham 1955	0,25	0,53
	Moyenne	0,19	0,41
Milieu non pollué	Dorset	0,14	0,05

On assimile ici la fitness au taux de survie. La fitness relative $\omega = W/W_{max}$ et $\omega = 1 - s$. Un fort coefficient de sélection correspond à une fitness relative faible et réciproquement.

Génotype Phénotype	CC (<u>carbonaria</u>)	Cc (<u>carbonaria</u>)	cc (<u>typica</u>)
Fitness relative en milieu pollué	1		$1 - s = 0,19/0,41 = 0,46$ d'où $s = 0,54$
Fitness relative en milieu non pollué	$1 - s = 0,05/0,14 = 0,33$ d'où $s = 0,67$		1

$\omega = 0,46$ pour les typica en milieu pollué i.e la valeur sélective des typica vaut moins de la moitié de celle des carbonaria dans ce milieu.

$\omega = 0,33$ pour les carbonaria en milieu non pollué i.e la valeur sélective des carbonaria vaut 1/3 celle des typica dans ce milieu.

Fitness relative du morphe typica en milieu pollué > celle du morphe carbonaria en milieu non pollué.

$S = 0,54$ pour les typica en 1/2 pollué.

$S = 0,67$ pour les carbonaria en 1/2 non pollué

Un fort coefficient de sélection correspond à une valeur sélective faible
 Un faible coefficient de sélection correspond à une valeur sélective élevée

	Fréquence locale de <i>carbonaria</i>	<i>Typica</i> relâchés	<i>Carbonaria</i> relâchés	<i>Typica</i> victimes de prédation	<i>Carbonaria</i> victimes de prédation
2001	0,12	-	-	-	-
2002	0,1	706	101	162	31
2003	0,06	731	82	204	24
2004	0,07	751	53	128	17
2005	0,04	763	58	166	18
2006	0,02	774	34	145	6
2007	0,01	797	14	158	4

Tableau 2 : Résultats d'expériences de capture-recapture réalisées en milieu on pollué par M. Majerus

4. Calculez le taux de survie moyen de ces deux morphes sur l'ensemble de la période d'étude (année 2001 exclue).
5. Comme précédemment, déterminez le coefficient de sélection.
6. Comparez avec votre calcul de la question 3 et discutez vos résultats.

Taux de survie = 1 - taux de prédation

	<i>Survie des typica</i>	<i>Survie des carbonaria</i>
2001	-	-
2002	$(706-162) / 706 = 0,77$	$(101-31) / 101 = 0,69$
2003	$(731-204) / 731 = 0,72$	$(82-24) / 82 = 0,71$
2004	$(751-128) / 751 = 0,83$	$(53-17) / 53 = 0,68$
2005	$(763-166) / 763 = 0,78$	$(58-18) / 58 = 0,69$
2006	$(774-145) / 774 = 0,81$	$(34-6) / 34 = 0,82$
2007	$(797-158) / 797 = 0,8$	$(14-4) / 14 = 0,71$

Partie II

1. Calcul des taux de survie

taux de survie = $1 - \text{taux de prédation}$

La forme avec la meilleure survie prend la valeur sélective de 1 et la forme désavantagée prend la valeur $(1 - s)$

	<i>Survie des <u>typica</u></i>	<i>Survie des <u>carbonaria</u></i>
2001	-	-
2002	$(706-162)/706 = 0,77$	$(101-31)/101 = 0,69$
2003	$(731-204)/731 = 0,72$	$(82-24)/82 = 0,71$
2004	$(751-128)/751 = 0,83$	$(53-17)/53 = 0,68$
2005	$(763-166)/763 = 0,78$	$(58-18)/58 = 0,69$
2006	$(774-145)/774 = 0,81$	$(34-6)/34 = 0,82$
2007	$(797-158)/797 = 0,8$	$(14-4)/14 = 0,71$
Moyenne	0,79	0,72

Génotype (Phénotype)	CC (<u>carbonaria</u>)	Cc (<u>carbonaria</u>)	cc (<u>typica</u>)
Fitness relative	$1 - s = 0,72/0,79 = 0,91$ d'où s = 0,09 soit 9%		1

$s = 0,09$ soit 9% valeur moindre que celle calculée précédemment. La valeur sélective du morphe carbonaria en milieu non pollué est presque 3 fois plus grande que celle calculée précédemment ($w = 0,91 > 0,33$)

Explication : l'expérience de Kettlewell a surestimé les taux de prédation : lâcher les phalènes le jour tend à diminuer leur faculté à se camoufler. En conditions naturelles, les phalènes se cachent aussi sous les branches.

Quels sont les mécanismes principaux à l'origine de la diversification des cichlidés dans les grands lacs Africains ?

Pundamilia pundamilia : les mâles ont un dos bleuté,
P. nyererei : les mâles ont un dos dans les tons rouges.

Les femelles des deux espèces sont cryptiques (marron-jaune).

Le dispositif expérimental utilisé a été conçu pour permettre d'évaluer la préférence des femelles pour les couleurs des différents mâles.

Seules les femelles peuvent passer

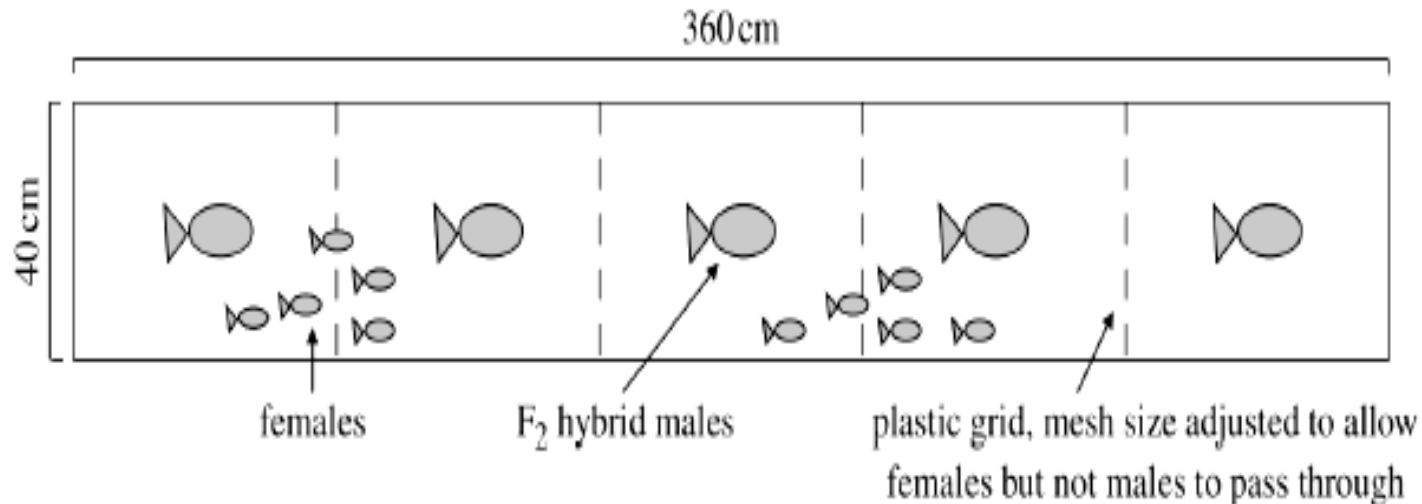


Figure 1: Dispositif expérimental utilisé par Stelkens et al. (2008).

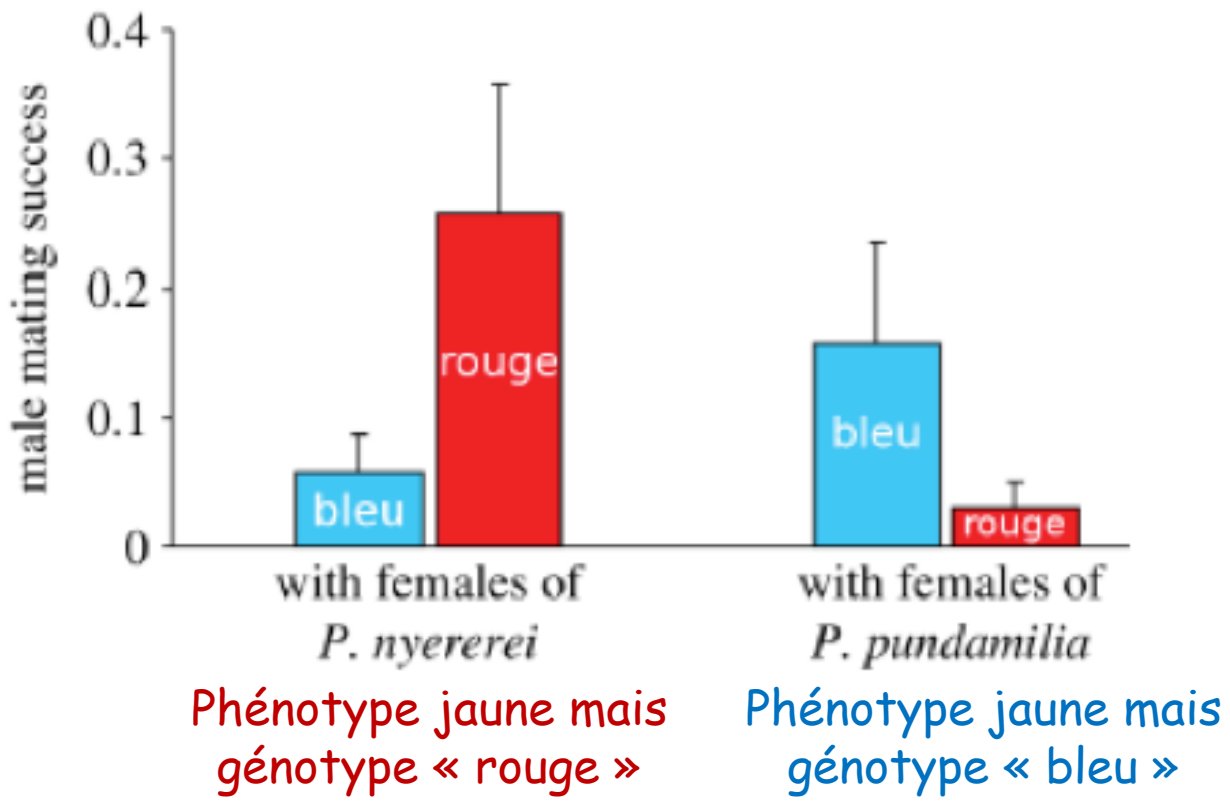
1. *Pourquoi utiliser des mâles hybrides F2 ?*

On utilise des hybrides car on s'attend à ce que chez les hybrides entre les 2 sous-espèces les gènes déterminant la couleur nuptiale (tous les gènes en fait mais ce sont ceux-là qui nous intéressent ici) ségrégent (se séparent ou se distribuent) indépendamment des autres avec d'éventuelles différences entre les 2 sous-espèces.

On s'assure que le choix femelle étudié est relatif à la couleur nuptiale et non à une autre différence que l'on n'aurait pas détectée.

On choisit des F2 et non des F1 car chez ces dernières il y a 100 % d'intermédiaires jaunes. On retrouve les couleurs parentales uniquement chez les F2. C'est analogue à une ségrégation mendélienne.

Figure 2: Succès reproducteur de mâles hybrides F2 rouges (barres rouges) et bleus (barres bleues) avec des femelles *P. pundamilia* ou *P. nyererei*. Les différences entre barres rouges et bleues sont statistiquement significatives. Source : Stelkens et al. (2008).

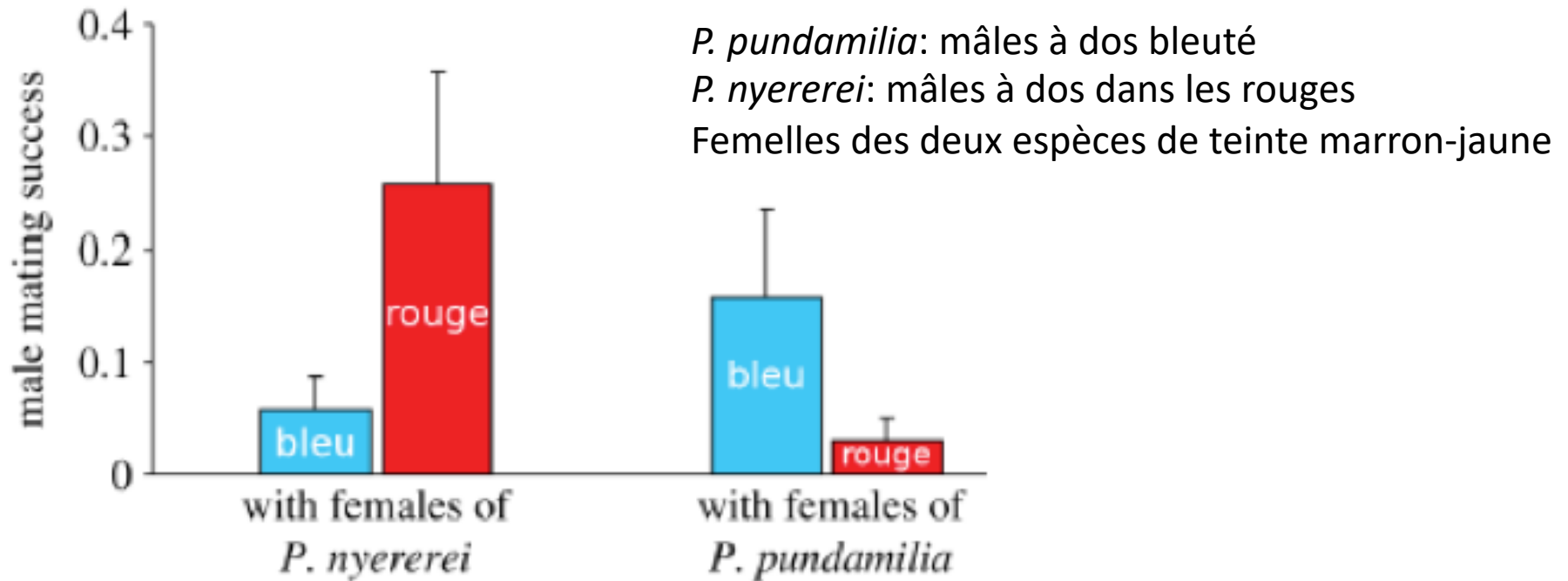


P. pundamilia : mâles à dos bleuté

P. nyererei : mâles à dos dans les rouges

Femelles des deux espèces de teinte marron-jaune

Figure 2: Succès reproducteur de mâles hybrides F2 rouges (barres rouges) et bleus (barres bleues) avec des femelles *P. pundamilia* ou *P. nyererei*. Les différences entre barres rouges et bleues sont statistiquement significatives. Source : Stelkens et al. (2008).



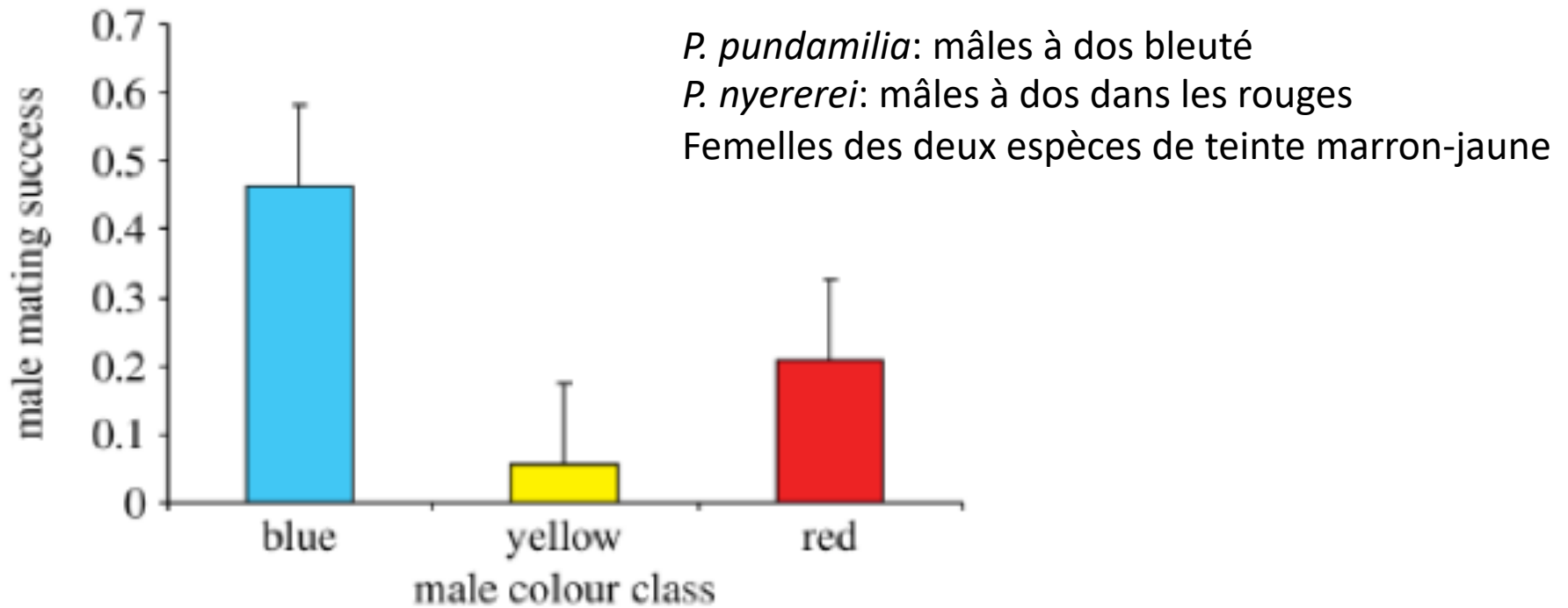
La sélection sexuelle est ici une pression de sélection exercée par un sexe sur l'autre sexe selon son phénotype. Les graphes expriment la fitness mâle (survie x fécondité)

En présence des femelles de l'espèce rouge (*P. nyererei*) : W mâle rouge $>$ W mâle bleu

En présence des femelles de l'espèce bleue (*P. pundamilia*) : W mâle rouge $<$ W mâle bleu

Il existe une pression de sélection sur la couleur des mâles exercée par la femelle car c'est le seul facteur qui change entre les expériences.

Figure 3: Succès reproducteur de mâles hybrides F2 avec des femelles hybrides F2. Les mâles jaunes sont intermédiaires entre les mâles bleus et rouges. Les différences entre chaque paire de barres sont statistiquement significatives. Source : Stelkens et al. (2008).



La sélection sexuelle favorise la spéciation si la sélection est diversifiante i.e si elle favorise les phénotypes extrêmes et défavorise les phénotypes intermédiaires. Si un mâle ou une femelle se trompe, i.e s'apparie avec un mâle ou une femelle de l'autre sous-espèce, alors ses descendants sont intermédiaires (jaunes).

De tels mâles ne seront pas choisis ou seront moins choisis aussi bien par les femelles parentales (Figure 2) que par les femelles hybrides (figure 3). Ainsi, à terme, il n'y aura plus de mélange, chaque « couleur » se reproduisant entre elles.

4. Pourquoi les éléments précédents ne suffisent-ils pas à expliquer le maintien de la diversité des cichlidés ?

Les poissons sont **sympatriques** et ils ne diffèrent que par un caractère à priori écologique neutre (couleur). On peut donc considérer qu'ils présentent la même niche écologique.

La coexistence est une situation instable et la compétition tend à éloigner de la situation de coexistence.

A terme, il y aura exclusion compétitive, l'une des espèces finira par exclure l'autre mais en absence de données, on ne peut pas déterminer laquelle.

Figure 4: L'opsine est un pigment de la rétine. Le groupe allélique P (respectivement H) correspond à des allèles améliorant la perception dans le bleu (respectivement rouge). Le groupe allélique M3 correspond à un intermédiaire entre P et H. Source : Stelkens et al. (2008).

LWS opsin allele-group frequency (%) and male nuptial colouration in species of *Pundamilia*

Species	Population	Male nuptial colour type	P	M3	H	Others	n†
<i>P. "Luanso"</i>	Luanso island	Predominantly blue	100	0	0	0	54
<i>P. "Marumbi"</i>	Marumbi island	Predominantly blue	92	0	8	0	24
<i>P. pundamilia</i>	Makobe island	Blue	94	0	0	6	32
<i>P. pundamilia</i>	Igombe island	Blue	83	17	0	0	6
<i>P. pundamilia</i> -like*	Kissenda island	Blue	96	0	4	0	70
<i>P. pundamilia</i> -like*	Python island	Blue	90	1	4	5	82
<i>P. azurea</i> ^{1,6}	Ruti island	Blue	100	0	0	0	6
<i>P. nyererei</i> -like*	Kissenda island	Red dorsum	25	0	75	0	52
<i>P. nyererei</i> -like*	Python island	Red dorsum	4	0	96	0	98
<i>P. nyererei</i>	Makobe island	Red dorsum	0	4	96	0	112
<i>P. igneopinnis</i>	Igombe island	Red dorsum	0	0	100	0	6
<i>P. "red head"</i> ^{1,6}	Zue island	Red chest	0	0	100	0	6
Total							548

* Hybridizing populations (neither *P. pundamilia* nor *P. nyererei*, but the hybridizing blue (*P. pundamilia*-like) and red (*P. nyererei*-like) populations shown in Fig. 2 (this study)).

† n represents n haplotypes sequenced.

Figure 4: L'opsine est un pigment de la rétine. Le groupe allélique P (respectivement H) correspond à des allèles améliorant la perception dans le bleu (respectivement rouge). Le groupe allélique M3 correspond à un intermédiaire entre P et H. Source : Stelkens et al. (2008).

LWS opsin allele-group frequency (%) and male nuptial colouration in species of *Pundamilia*

Species	Population	Male nuptial colour type	P	M3	H	Others	n†
<i>P. "Luanso"</i>	Luanso island	Predominantly blue	100	0	0	0	54
<i>P. "Marumbi"</i>	Marumbi island	Predominantly blue	92	0	8	0	24
<i>P. pundamilia</i>	Makobe island	Blue	94	0	0	6	32
<i>P. pundamilia</i>	Igombe island	Blue	83	17	0	0	6
<i>P. pundamilia</i> -like*	Kissenda island	Blue	96	0	4	0	70
<i>P. pundamilia</i> -like*	Python island	Blue	90	1	4	5	82
<i>P. azurea</i> ¹⁶	Ruti island	Blue	100	0	0	0	6
<hr style="border-top: 1px dashed black;"/>							
<i>P. nyererei</i> -like*	Kissenda island	Red dorsum	25	0	75	0	52
<i>P. nyererei</i> -like*	Python island	Red dorsum	4	0	96	0	98
<i>P. nyererei</i>	Makobe island	Red dorsum	0	4	96	0	112
<i>P. igneopinnis</i>	Igombe island	Red dorsum	0	0	100	0	6
<i>P. "red head"</i> ¹⁶	Zue island	Red chest	0	0	100	0	6
Total							548

* Hybridizing populations (neither *P. pundamilia* nor *P. nyererei*, but the hybridizing blue (*P. pundamilia*-like) and red (*P. nyererei*-like) populations shown in Fig. 2 (this study)).

† n represents n haplotypes sequenced.

Figure 5: Distribution des mâles de couleur nuptiale bleue (B) et rouge (R) selon la profondeur en deux localités du lac Victoria. Source : Stelkens et al. (2008).

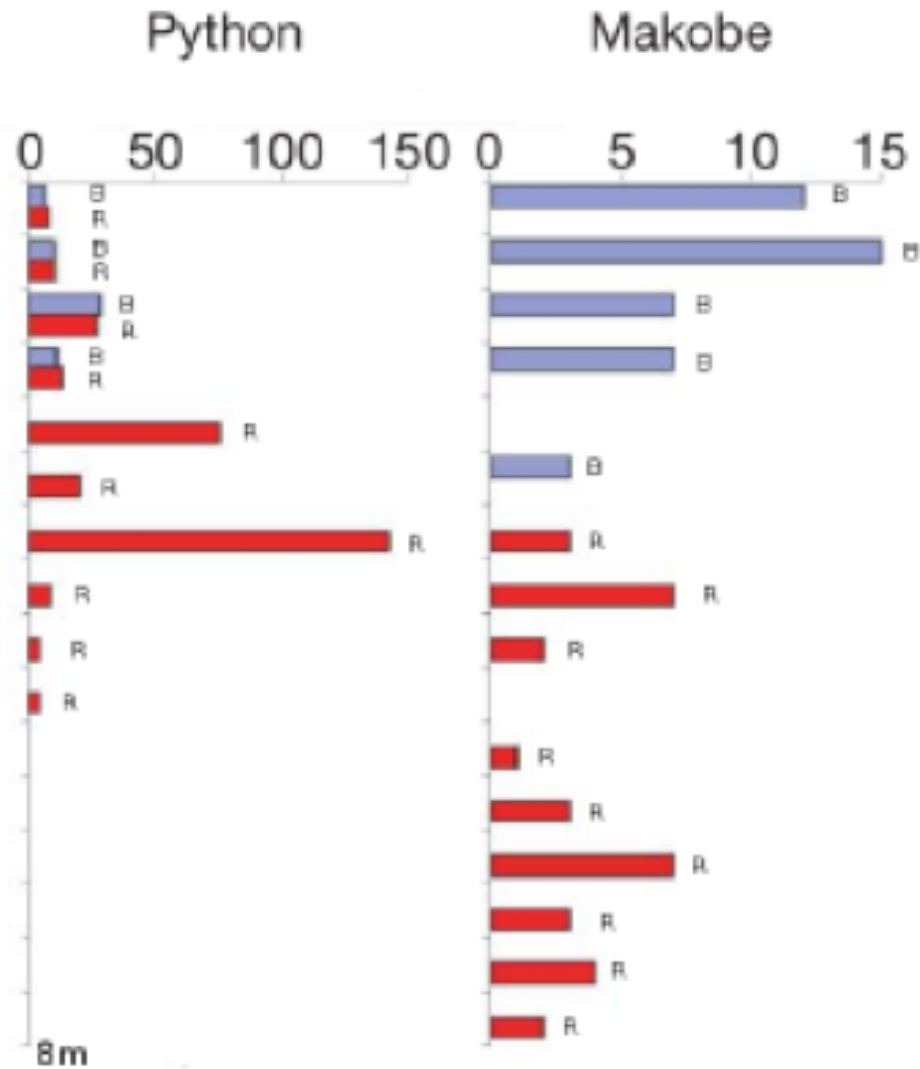
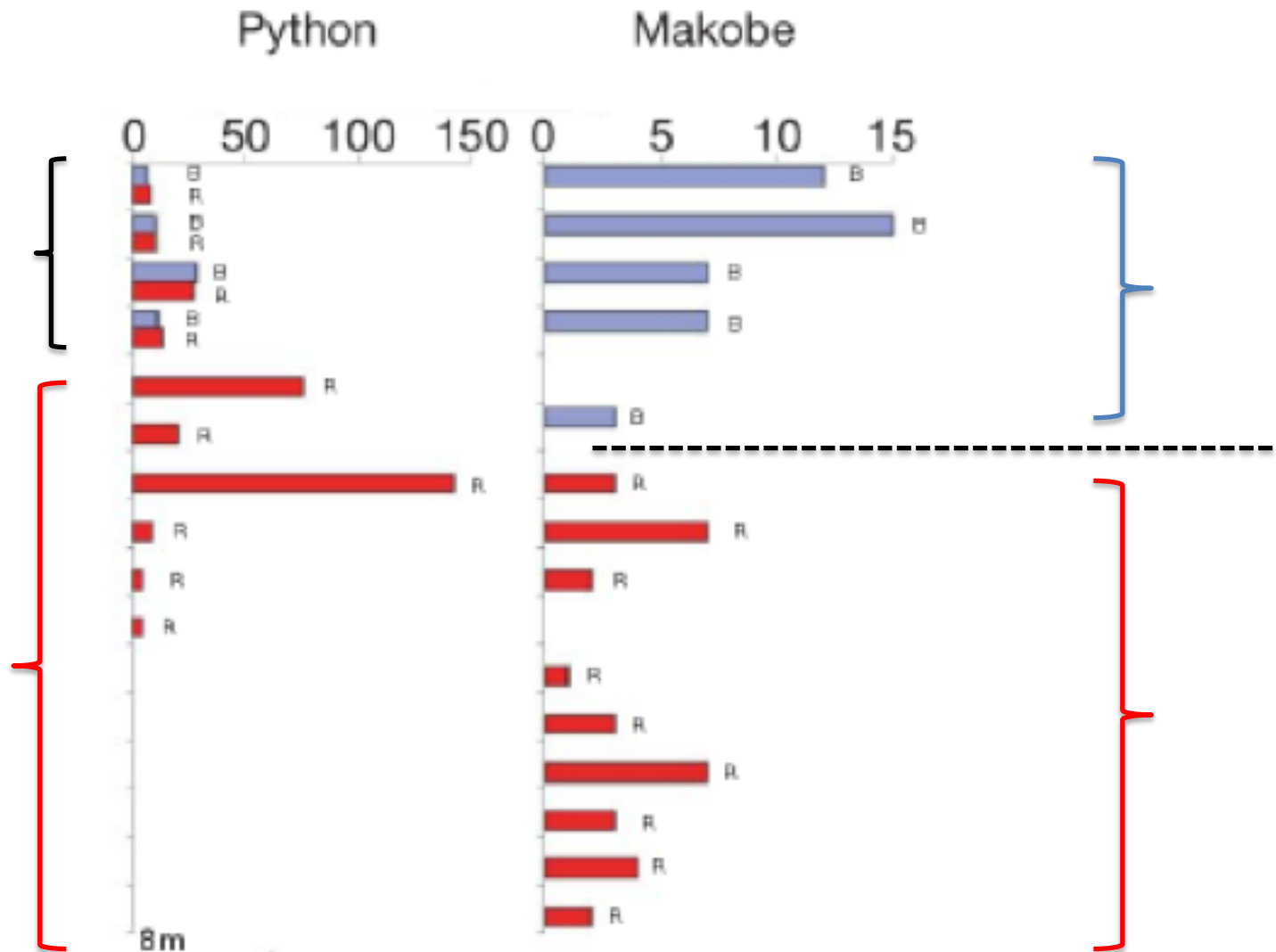


Figure 5: Distribution des mâles de couleur nuptiale bleue (B) et rouge (R) selon la profondeur en deux localités du lac Victoria. Source : Stelkens et al. (2008).



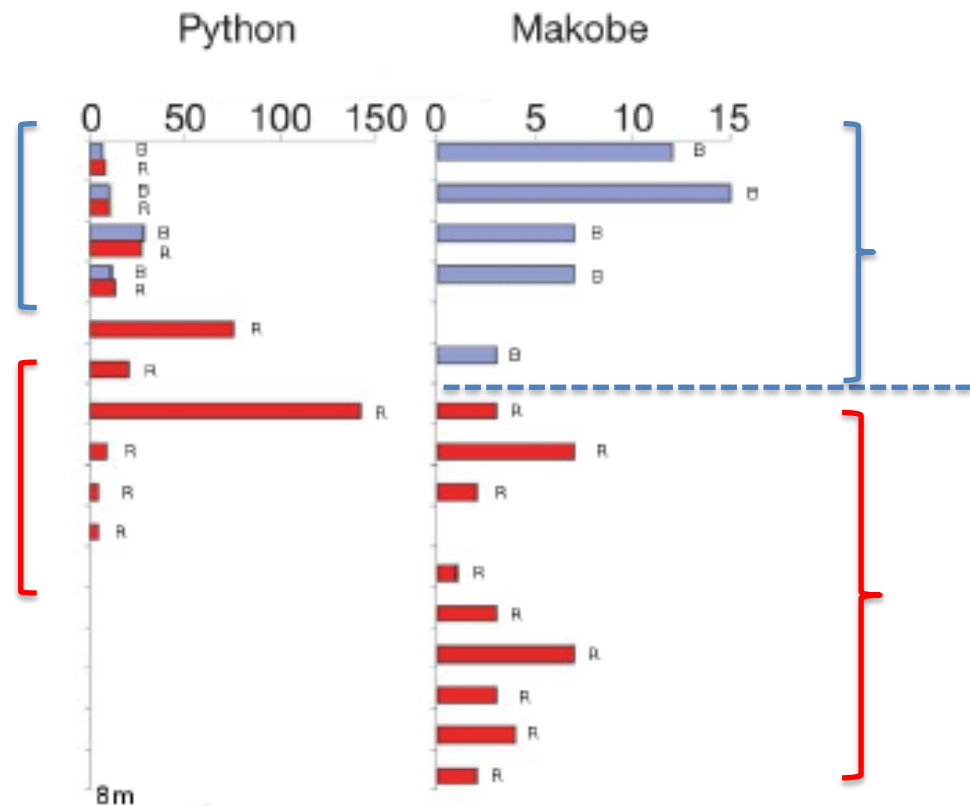
LWS opsin allele-group frequency (%) and male nuptial colouration in species of *Pundamilia*

Species	Population	Male nuptial colour type	P	M3	H	Others	n†
<i>P. "Luanso"</i>	Luanso island	Predominantly blue	100	0	0	0	54
<i>P. "Marumbi"</i>	Marumbi island	Predominantly blue	92	0	8	0	24
<i>P. pundamilia</i>	Makobe island	Blue	94	0	0	6	32
<i>P. pundamilia</i>	Igombe island	Blue	83	17	0	0	6
<i>P. pundamilia</i> -like*	Kissenda island	Blue	96	0	4	0	70
<i>P. pundamilia</i> -like*	Python island	Blue	90	1	4	5	82
<i>P. azurea</i> ¹⁶	Ruti island	Blue	100	0	0	0	6
<i>P. nyererei</i> -like*	Kissenda island	Red dorsum	25	0	75	0	52
<i>P. nyererei</i> -like*	Python island	Red dorsum	4	0	96	0	98
<i>P. nyererei</i>	Makobe island	Red dorsum	0	4	96	0	112
<i>P. igneopinnis</i>	Igombe island	Red dorsum	0	0	100	0	6
<i>P. "red head"</i> ¹⁶	Zue island	Red chest	0	0	100	0	6
Total							548

* Hybridizing populations (neither *P. pundamilia* nor *P. nyererei*, but the hybridizing blue (*P. pundamilia*-like) and red (*P. nyererei*-like) populations shown in Fig. 2 (this study)).

† n represents n haplotypes sequenced.

5. A l'aide des Figures 4 et 5, démontrer le caractère adaptatif de la divergence entre *P. pundamilia* ou *P. nyererei*.



Pour tester l'hypothèse d'un caractère adaptatif, il faut montrer que la divergence est aussi associée à une différenciation écologique imposée par la sélection naturelle.

Surface	Bleu plus visible	Poisson bleu	Perçoit bien le bleu
Profondeur	Rouge plus visible	Poisson rouge	Perçoit bien le rouge
	Texte	Fig 5	Fig 4
	Source des données		

Pourquoi les femelles préfèrent-elles le rouge ou le bleu ?

Pourquoi les femelles préfèrent-elles le rouge ou le bleu ?

La surface et le fond présentent un régime lumineux différent. La pression de sélection que ces milieux exercent sur les pigments rétiniens n'est donc pas la même. Cette situation induit une sélection sexuelle : le choix des femelles pour un partenaire bleu ou rouge est lié au fait qu'elle voit le mâle ou pas.

Cette pression de sélection est divergente sur les pigments rétiniens et conduit à une adaptation à la surface ou la profondeur. La figure 4 montre que la sélection est adaptative car les hybrides sont contre-sélectionnés (peu ou pas de M3)

Il n'y a plus d'exclusion compétitive car les poissons vivent dans deux niches écologiques différentes (surface et profondeur). C'est donc une forme d'allopatrie.

S'il y a une eutrophisation du lac Victoria (c'est le cas actuellement), il y a « collapse » car le régime lumineux change et s'homogénéise sur toute la tranche d'eau. La sélection visuelle sur le choix des partenaires est donc modifiée et la fitness liée au type de pigment diminue donc.

V. LE MODÈLE DE HARDY-WEINBERG

V.1 : AUTOGAMIE ET ALLOGAMIE (Modifié d'après Leys et al. (2014) *Ecology and evolution* 4(10), 1828-1852)

V.2 : STRUCTURE GÉNÉTIQUE CHEZ LES CARABES DE LITIÈRE (*Modifié d'après Brouat et al. Molecular Ecology 2003*).

La loi de HARDY-WEINBERG

Le tableau ci-dessous donne la répartition des fréquences génotypiques en fonction des fréquences géniques :

♂ \ ♀	$p (A_1)$	$q (A_2)$
$p (A_1)$	$p^2 (A_1 / A_1)$	$pq (A_1 / A_2)$
$q (A_2)$	$pq (A_1 / A_2)$	$q^2 (A_2 / A_2)$

génotypes	A_1/A_1	A_1/A_2	A_2/A_2
fréquences	p^2	$2 pq$	q^2

Nous constatons que, dans cette génération d'enfants, les fréquences respectives des gènes A_1 et A_2 valent :

gène A_1	$p^2 + \frac{1}{2} (2 pq) = p^2 + pq = p (p + q) = p$
gène A_2	$q^2 + \frac{1}{2} (2 pq) = q^2 + pq = q (p + q) = q$

Il en sera de même pour les générations successives. Lorsque, selon la loi de HARDY-WEINBERG, les fréquences géniques sont stables de génération en génération, la population est dite en équilibre de HARDY-WEINBERG.

3 conditions théoriques

- **Panmixie:** pas de choix de partenaire et gamètes s'associant au hasard (pangamie)
- **Population de taille infinie:** fréquence d'un événement égal à sa probabilité
- **Fréquence génique constante :**
 - Pas de mutation
 - Pas de sélection
 - Pas de migration

On peut prédire les fréquences génotypiques à partir des fréquences alléliques

V.1 : AUTOGAMIE ET ALLOGAMIE (Modifié d'après Leys et al. (2014) Ecology and evolution 4(10), 1828-1852)

Deux espèces de betterave sauvage *Beta macrocarpa* et *Beta vulgaris maritima* sont décrites sur le littoral européen. Différentes populations ont été analysées pour les deux espèces. Les résultats obtenus sont présentés dans la **figure 1** ci-dessous.

On cherche ici à savoir si ces deux espèces pratiquent plutôt **l'autogamie** où **l'allogamie** sachant que **seul *Beta vulgaris maritima* présente un mécanisme d'auto incompatibilité**. Une étude a été menée sur plusieurs loci.

On utilise ici le **taux moyen hétérozygotie observé (H_o)**, qui est la moyenne des fréquences des hétérozygotes observés à chacun des loci étudiés : **$H_o = 1/N * \sum H_{o_i}$**

N : nombre total de loci étudiés qu'il soit monomorphe où polymorphe

H_{o_i} : hétérozygotie observée au locus I

A partir du modèle de Hardy Weinberg (HW), il est possible de calculer un **taux moyen d'hétérozygotie attendu H_e**

On peut caractériser la déviation du taux moyen de hétérozygote si par **l'indice de fixation F** ou **F_{is}** :

$$F = \frac{\overline{H_e} - \overline{H_o}}{\overline{H_e}}$$



Figure 1.

Betterave de mer sauvage (*Beta vulgaris subsp. maritima*), à l'état sauvage ancêtre de toutes les betteraves cultivées. La betterave de mer est un taxon côtier typique poussant dans la frange supralittorale, généralement sur des plages de sable ou cailloux ou associés à des substrats rocheux.

Valeurs de F	F = 1	1 > F > 0	F = 0	F < 0
Interprétations (différentes situations sont parfois envisageables)	En cas d'absence hétérozygotes observés consanguinité prononcée Ho très petit	<ul style="list-style-type: none"> ▪ Consanguinité ▪ Sélection ▪ Population constituée de sous population relativement isolée génétiquement 	La population est à l'équilibre de HW, elle est panmictique Ho = He	<ul style="list-style-type: none"> ▪ Hétérogamie pour plusieurs caractères ▪ Sélection

	<i>Beta macrocarpa</i>	<i>Beta vulgaris maritima</i>
Ho	0,05	0,645
He	0,219	0,679

$$F = \frac{\overline{H_e} - \overline{H_o}}{\overline{H_e}}$$

	<i>Beta macrocarpa</i>	<i>Beta vulgaris maritima</i>
$F = (H_e - H_o)/H_e$	$(0,219 - 0,05) / 0,219 = 0,77$	$(0,679 - 0,645) / 0,679 = 0,05$
	1 > F > 0 : Consanguinité Sélection	F proche de 0 : La population est à l'équilibre de HW, elle est panmictique

Chez *Beta vulgaris*, on observe un H_o proche de 0 et très éloigné de H_e . Chez *Beta macrocarpa* H_o est proche de H_e et très éloigné de 0.

$F = 0,77$ pour *Beta macrocarpa* → espèce majoritairement autogame qui pratique l'autopollinisation.

Beta vulgaris maritima présente un mécanisme d'auto incompatibilité imposant l'allogamie. Le taux moyen d'hétérogamie observé H_o est légèrement inférieur au taux attendu H_e avec $F = 0,05$.

Cette valeur de F montre que la population étudiée est presque à l'équilibre de Hardy Weinberg si on considère les loci étudiés ici. L'allogamie en supprimant les possibilités d'auto-fécondation limite la consanguinité mais les conséquences de l'hétérogamie liées aux mécanismes d'auto compatibilité ne concerne que les gènes impliqués (locus S).

IV. LA LOI DE HARDY-WEINBERG : *Structure génétique des populations de deux espèces de carabes de litière (Modifié d'après Brouat et al. Molecular Ecology 2003).*

Carabus nemoralis et *Carabus punctatoaureus* sont deux espèces de carabes vivant au niveau de la litière. Ce sont des prédateurs de limaces et de vers de terre. *C. nemoralis* est considéré comme généraliste au niveau de l'habitat et se retrouve aussi bien en milieu forestier qu'en milieu ouvert. L'objectif de cet exercice est de comparer la structure génétique de ces deux espèces différant par le niveau de spécialisation de l'habitat. Pour ce faire 26 localités distantes les unes des autres d'au moins 450m ont été échantillonnées sur le plateau de Sault dans les Pyrénées. Ce plateau est couvert à 50% de forêts relativement continues entrecoupées de milieux ouverts. Pour chaque localité, au moins 50 individus des deux espèces ont été génotypés pour 10 locus microsatellites.

A- Diversité génétique au sein des populations

À partir des génotypes des individus pour ces marqueurs microsatellites, plusieurs statistiques de génétique des populations peuvent être calculées. Un exemple est traité dans ce qui suit. Pour l'espèce *C. nemoralis*, dans la localité Bv222, le marqueur Cn8/27 présente deux allèles (a1 et a2). Parmi les 50 individus échantillonnés, la distribution des trois génotypes est la suivante :

Génotype	Nombre d'individus
a1a1	33
a1a2	14
a2a2	3

1. Calculez la fréquence des allèles a1 et a2 et déduisez-en si cette population est à l'équilibre d'Hardy-Weinberg pour le marqueur Cn8/27. Détaillez les calculs. On donne la valeur du χ^2 à un degré de liberté au seuil de 5% : 3,84

II. LA LOI DE HARDY-WEINBERG

1. Le nombre total d'individus est de 50, soit 100 copies de gènes (individus diploïdes). La fréquence des deux allèles est donc donnée par :

Soit $p = F(a_1) = [2 \times \text{Nb}(a_1a_1) + \text{Nb}(a_1a_2)]/100$ soit $[(2 \times 33) + 14] 80/100 = \mathbf{0,8}$

Soit $q = F(a_2) = [2 \times \text{Nb}(a_2a_2) + \text{Nb}(a_1a_2)]/100$ soit $[(2 \times 3) + 14] = 20/100 = \mathbf{0,2}$

On vérifie au passage que $p+q= 1$.

Génotype	Effectif	Fréquence génotypique	Fréquence génotypique H-W	Effectif H-W
a ₁ a ₁	33	33/50 = 0,66	$p^2 = (0,8)^2 = 0,64$	0,64 × 50 = 32
a ₁ a ₂	14	14/50 = 0,28	$2pq = 2 \times 0,8 \times 0,2 = 0,32$	0,32 × 50 = 16
a ₂ a ₂	3	3/50 = 0,06	$q^2 = (0,2)^2 = 0,04$	0,04 × 50 = 2
SOMME	50	1	1	50

Annexe 3 pour résoudre l'exercice :

comparaison des effectifs observés et des effectifs attendus (comparaison des deux distributions) par un test statistique du Chi Deux .

Le test du Chi Deux nécessite le calcul de la distance X^2 permettant de tester l'hypothèse d'égalité entre la distribution observée et la distribution théorique (hypothèse H_0).

$$X^2 = \sum \frac{(\text{effectifs observés} - \text{effectifs théoriques})^2}{\text{effectifs théoriques}}$$

La somme est effectuée sur tous les génotypes et la valeur X^2 est comparée à une valeur seuil, lue dans une table , en fonction de 2 paramètres : un risque α choisi par l'utilisateur qui est en général 5% et un nombre de degrés de liberté ddl égal à la différence entre le nombre de génotypes et le nombre d'allèles du système génétique étudié.

- si X^2 calculé est inférieur à X^2 seuil, H_0 est acceptée et on en déduit que la population suit la loi de Hardy-Weinberg, donc est à l'équilibre ;
- si X^2 calculé est supérieur à X^2 seuil, H_0 est rejetée et on en déduit que la population ne suit pas la loi de Hardy-Weinberg avec un risque $\alpha = 5\%$ de se tromper. Les 2 distributions peuvent simplement s'expliquer par le hasard de l'échantillonnage.

Ce seuil varie en fonction du nombre de degrés de liberté , soit $n-1$ degrés de liberté .

Pour comprendre , faisons la supposition que l'on jette 100 fois une pièce . Si le nombre de cas « face » est fixé, le nombre de cas « pile » est lui-même automatiquement fixé comme étant le complément à 100. Le nombre de degrés de liberté est donc égal au nombre de variables considérées moins un .

Génotype	Effectif	Fréquence génotypique	Fréquence génotypique H-W	Effectif H-W
a1a1	33	33/50 = 0,66	$p^2 = (0,8)^2 = 0,64$	0,64 x 50 = 32
a1a2	14	14/50 = 0,28	$2pq = 2 \times 0,8 \times 0,2 = 0,32$	0,32 x 50 = 16
a2a2	3	3/50 = 0,06	$q^2 = (0,2)^2 = 0,04$	0,04 x 50 = 2
Somme	50	1	1	50

$$X^2 = (33 - 32)^2 / 32 + (14 - 16)^2 / 16 + (3 - 2)^2 / 2 = 0,78 < 3,84$$

Table de χ^2

La table donne la probabilité α pour que χ^2 égale ou dépasse une valeur donnée, en fonction du degré de liberté (d.d.l.).

α d.d.l.	0,90	0,50	0,30	0,20	0,10	0,05	0,02	0,01	0,001
1	0,0158	0,455	1,074	1,642	2,706	3,841	5,412	6,635	10,827
2	0,211	1,386	2,408	3,219	4,605	5,991	7,824	9,210	13,815
3	0,584	2,366	3,665	4,642	6,251	7,815	9,837	11,345	16,266
4	1,064	3,357	4,878	5,989	7,779	9,488	11,668	13,277	18,467
5	1,610	4,351	6,064	7,289	9,236	11,070	13,388	15,086	20,515
6	2,204	5,348	7,231	8,558	10,645	12,592	15,033	16,812	22,457
7	2,833	6,346	8,383	9,803	12,017	14,067	16,622	18,475	24,322
8	3,490	7,344	9,524	11,030	13,362	15,507	18,168	20,090	26,125
9	4,168	8,343	10,656	12,242	14,684	16,919	19,679	21,666	27,877
10	4,865	9,342	11,781	13,442	15,987	18,307	21,161	23,209	29,588
11	5,578	10,341	12,899	14,631	17,275	19,675	22,618	24,725	31,264
12	6,304	11,340	14,011	15,812	18,549	21,026	24,054	26,217	32,909
13	7,042	12,340	15,119	16,985	19,812	22,362	25,472	27,688	34,528
14	7,790	13,339	16,222	18,151	21,064	23,685	26,873	29,141	36,123
15	8,547	14,339	17,322	19,311	22,307	24,996	28,259	30,578	37,697
16	9,312	15,338	18,418	20,465	23,542	26,296	29,633	32,000	39,252
17	10,085	16,338	19,511	21,615	24,769	27,587	30,995	33,409	40,790
18	10,865	17,338	20,601	22,760	25,989	28,869	32,346	34,805	42,312
19	11,651	18,338	21,689	23,900	27,204	30,144	33,687	36,191	43,820
20	12,443	19,337	22,775	25,038	28,412	31,410	35,020	37,566	45,315
21	13,240	20,337	23,858	26,171	29,615	32,671	36,343	38,932	46,797
22	14,041	21,337	24,939	27,301	30,813	33,924	37,659	40,289	48,268
23	14,848	22,337	26,018	28,429	32,007	35,172	38,968	41,638	49,728
24	15,659	23,337	27,096	29,553	33,196	36,415	40,270	42,980	51,179
25	16,473	24,337	28,172	30,675	34,382	37,652	41,566	44,314	52,620
26	17,292	25,336	29,246	31,795	35,563	38,885	42,856	45,642	54,052
27	18,114	26,336	30,319	32,912	36,741	40,113	44,140	46,963	55,476
28	18,939	27,336	31,391	34,027	37,916	41,337	45,419	48,278	56,893
29	19,768	28,336	32,461	35,139	39,087	42,557	46,693	49,588	58,302
30	20,599	29,336	33,530	36,250	40,256	43,773	47,962	50,892	59,703

3 génotypes mais
2 allèles = 2 variables
 $2-1 = 1$

Un seul paramètre peut être
fixé librement, $F(a1) = p$ ou
 $F(a2) = q$, l'autre l'est
automatiquement car $p+q = 1$.

$$\chi^2 = 0,78 < 3,84$$

Il n'y a donc pas d'écart
significatif (au seuil de 5%)
à l'équilibre d'Hardy-
Weinberg. La population de
carabes est à l'équilibre HW

Exemple : avec d.d.l. = 3, pour $\chi^2 = 0,584$ la probabilité est $\alpha = 0,90$.

2. Pour les deux espèces, dans chacune des populations, on ne détecte pas d'écart à l'équilibre d'Hardy Weinberg.

0,69 et 0,74 proche de 0,78 calculé précédemment

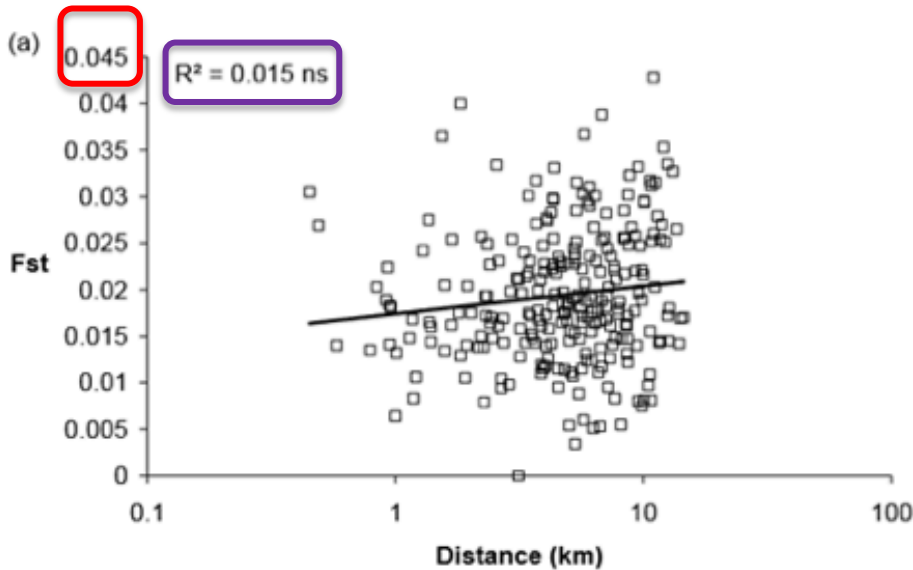
Localement, la reproduction se fait en panmixie, il n'y a pas de d'appariement préférentiel entre individus particuliers.

L'hétérozygotie observée est une mesure du niveau de polymorphisme dans les populations ici car elles sont panmictiques (donc H observée = H attendue). Elle n'est pas significativement différente entre les deux populations.

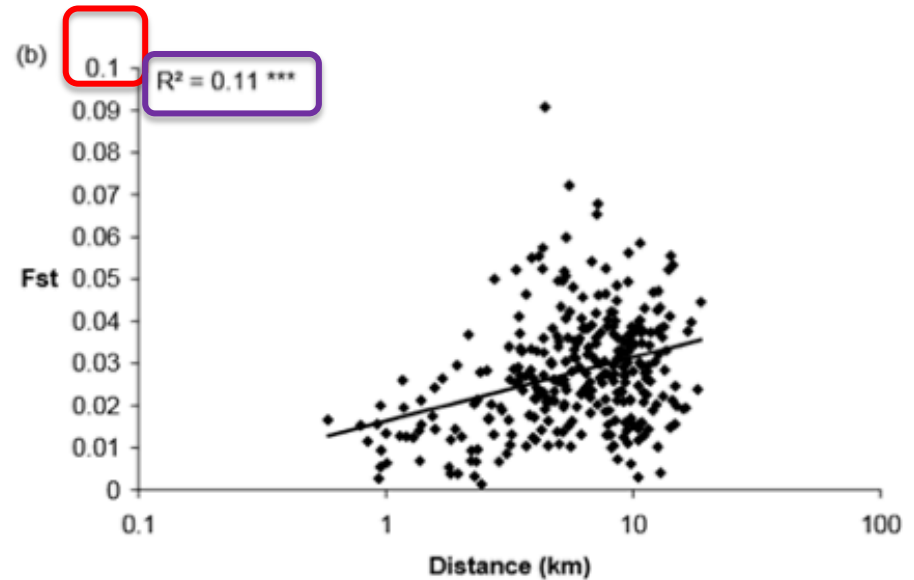
En conclusion, les deux espèces ne diffèrent ni par la quantité (niveau de polymorphisme) ni par la structure (pas d'écart à HW) de la diversité intra-population.

Fst = 0: Composition génétique identique Fst = 1 Composition génétique différente

C. nemoralis



C. punctato aureus



Plus la migration est importante plus il y a d'échanges génétiques entre populations donc plus elles se ressemblent. Le Fst diminue donc quand la migration augmente.

Différence d'échelle entre les 2 sp : chez *C. n* Fst varie entre 0 et 0.05, chez *C. p aureus* il varie entre 0 et 0.1 : la migration est donc moins importante dans la deuxième espèce

Chez *C. nem*, pas de relation significative entre distance géographique et distance génétique, les variations de la 1ere n'expliquant qu'une très faible part (1.5%) des variations de la 2nd. La migration homogénéise les populations entre elles, quelle que soit la distance.

Au contraire, chez *C. punct*, la relation entre les deux distances est significativement positive et 11% de la variation du Fst est expliquée par les différences de distance entre populations. Plus les populations sont éloignées géographiquement moins elles échangent de migrants et moins elles se ressemblent génétiquement

3- ÉTUDE EXPÉRIMENTALE D'UN EXEMPLE DE COÉVOLUTION



L'iris Lapeirousia anceps (Afrique du Sud) est caractérisée par un tube à nectar extrêmement long ; elle est pollinisée par la mouche Moegistorhynchus longirostris qui présente une très longue trompe avec laquelle elle puise le nectar contenu au fond des tubes floraux des iris. (figure 1)

Lorsque la tête de la mouche vient au contact de la fleur, la mouche dépose (passivement) sur les stigmates de l'iris visitée du pollen provenant d'autres iris, et se charge en pollen de l'iris visitée.

Figure 1. Adulte Moegistorhynchus longirostris en train de se nourrir du nectar de l'iris lapeirousia anceps. Barraclough D. & Slotow R. African Invertebrates 2010 Vol. 51 (2) Pages 397-403

Lors d'une expérience (Pauw & al. 2009), des tiges d'iris portant des bourgeons floraux fermés sont cueillies et les anthères en sont coupées. Les tiges sont alors placées dans l'eau jusqu'à ouverture des fleurs.

Pour chaque fleur, la taille du tube à nectar est mesurée, et la quantité de nectar (visible par transparence) est marquée. Les tiges fleuries montées sur un petit piquet en bois sont replacées en milieu naturel. Un observateur surveille chaque fleur. Après chaque visite d'une mouche sur une fleur, la mouche est capturée lorsqu'elle quitte la fleur, la taille de sa trompe est mesurée, puis la mouche est relâchée. La fleur visitée est alors retirée du milieu naturel. Le niveau de nectar est à nouveau mesuré sur cette fleur, ce qui permet d'évaluer la quantité de nectar qui a été prélevée par la mouche, et le nombre de grains de pollen déposés par la mouche sur les stigmates est compté (la fleur ayant été précédemment émasculée, tous les grains de pollen présents après visite d'une mouche ont nécessairement été apportés par la mouche).

Les résultats de cette expérience sont présentés par les **figures 2 A à D**.

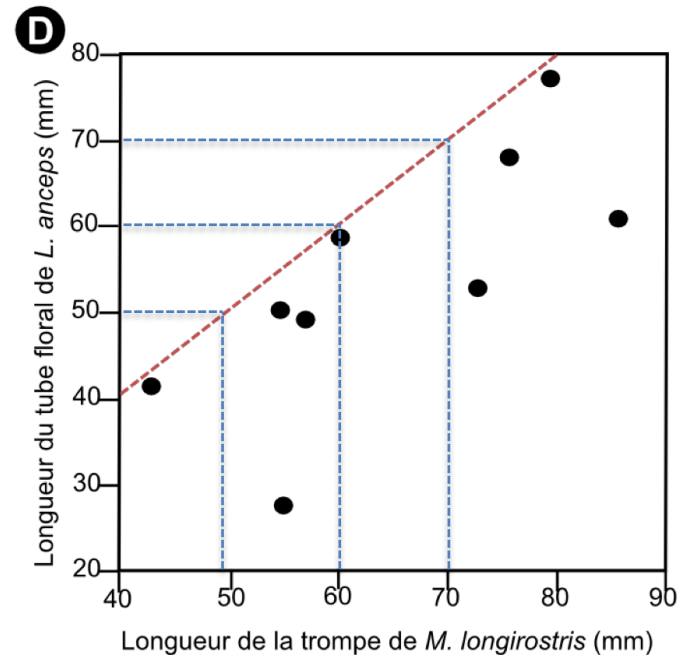
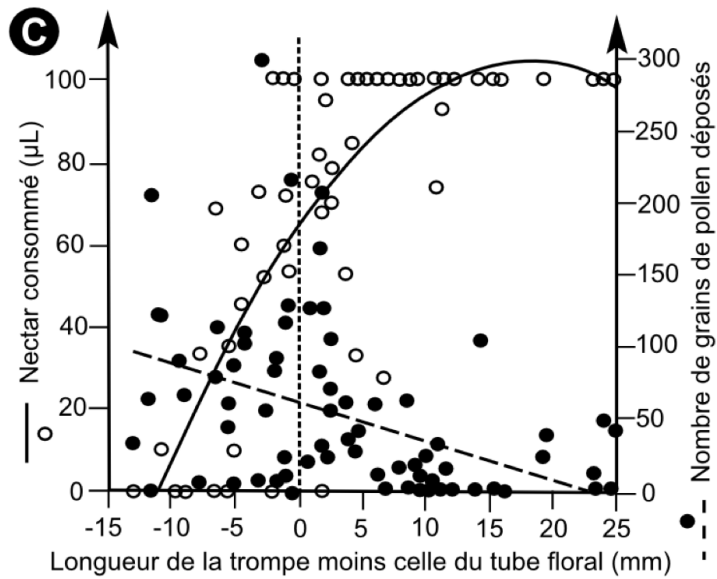
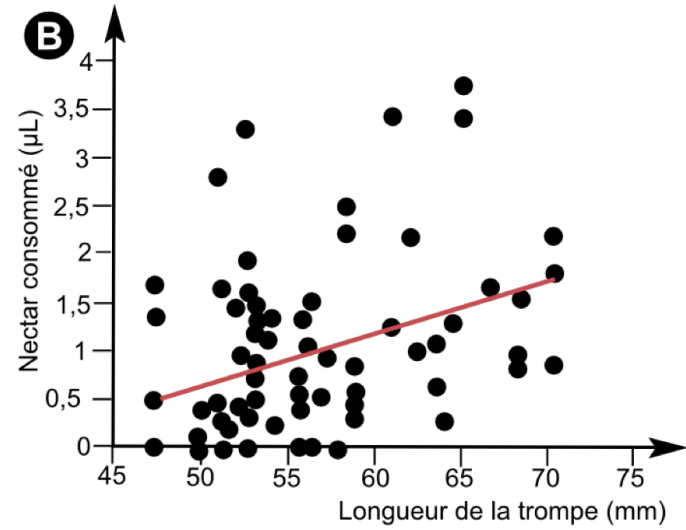
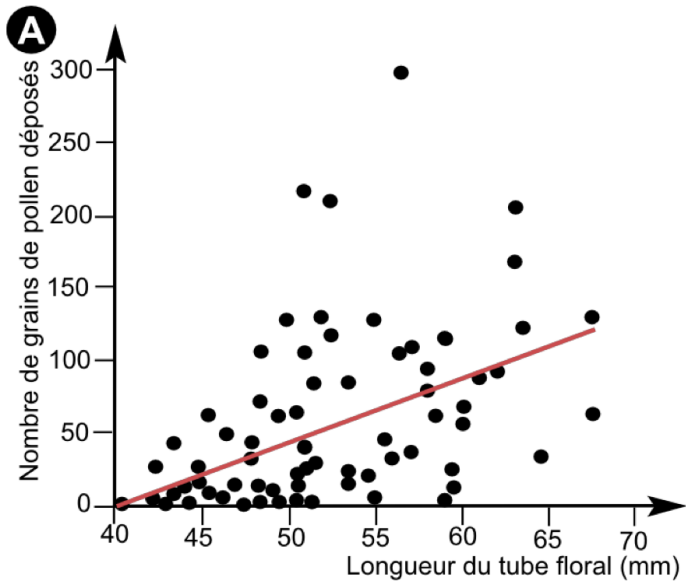
Les points donnent les résultats obtenus ; les courbes ou les droites présentent les modèles mathématiques rendant compte de ces résultats.

3.1. Caractériser la relation entre la mouche et l'iris.

3.2 Pourquoi les chercheurs mesurent-ils la quantité de nectar consommée par les mouches et le nombre de grains de pollen déposés sur les iris ?

3.3. Interpréter les résultats des figures A, B et C en dégagant les pressions de sélection directionnelle qui s'exercent sur la mouche d'une part et sur l'iris d'autre part.

3.4. Quelles informations complémentaires apporte la figure C.



3.1. Caractériser la relation entre la mouche et l'iris.

La figure 1 montre une relation positive significative entre la longueur de la trompe de l'insecte et la quantité de nectar consommé. La relation pourrait être qualifiée de **prédation**, l'insecte étant le prédateur et la plante étant la proie. En effet, l'insecte présente une adaptation morphologique à l'appropriation de la nourriture. Toutefois, du pollen est aussi déposé lors des visites de l'insecte ; la **fleur ayant été privée de ses étamines, il ne peut pas s'agir de son propre pollen**. *M. longirostris* est donc un pollinisateur de la plante. Il s'agit d'une association à bénéfice réciproque (la plante fournissant le nectar (apport trophique) et l'insecte permettant la pollinisation donc la reproduction sexuée) : cette interaction est donc du **mutualisme**.

Compte tenu des longueurs très importantes du tube de la fleur et de la trompe de l'insecte, on peut penser que la plante a peu, voire pas, d'autres pollinisateurs et que l'insecte n'exploite que peu, voire pas, d'autres plantes. Il y a donc probablement une forte **spécificité** entre *L. anceps* et *M. longirostris*

3.2. Pourquoi les chercheurs mesurent-ils la quantité de nectar consommée par les mouches et le nombre de grains de pollen déposés sur les iris ?

La **quantité de nectar** consommée par les mouches est une évaluation de leur **fitness** : on s'attend à ce que mieux elles sont nourries, mieux elles survivent et se reproduisent.

La quantité de grains de pollen déposés sur les stigmates est une évaluation de la **fitness des iris**: on s'attend à ce que plus il y a de pollen sur les stigmates, plus la fécondation est probable, et donc plus la probabilité de descendance de l'iris est élevée.

Ce sont des hypothèses : on ne fait pas de mesure directe des valeurs sélectives.

3.3. Interpréter les résultats des figures A, B et C en dégagant les pressions de sélection directionnelle qui s'exercent sur la mouche d'une part et sur l'iris d'autre part.

La figure A montre une **relation significative positive** entre la longueur du tube de la plante et le nombre de grains de pollens recueillis. On peut proposer que plus le tube est long, plus l'insecte force et passe du temps pour atteindre les nectaires et donc plus il se frotte contre le stigmate et y dépose du pollen.

Ceci est confirmé par l'analyse des relations entre la différence « longueur de la trompe - longueur du tube de la fleur » et la quantité de nectar consommée d'une part et le nombre de grains de pollen déposé d'autre part (résultats de la figure C). **Plus le tube est long par rapport à la fleur, plus la pollinisation est efficace** : les plantes à tube plus long que la trompe ont une meilleure fitness.

On s'attend donc à une **sélection directionnelle en faveur d'un allongement du tube floral**

Plus la trompe est longue par rapport au tube floral, plus le prélèvement de nectar par l'insecte est important : les insectes à trompe plus longue que le tube sont avantagés. On s'attend donc à une **sélection directionnelle en faveur d'un allongement de la trompe.**

BILAN : Chaque espèce exerce une **pression de sélection** sur l'autre, élément capital pour la démonstration de la coévolution.

- ✓ Les iris, via la longueur des tubes floraux exercent la pression de sélection sur la trompe des mouches
- ✓ Les mouches, via la longueur des trompes exercent une pression de sélection sur le tube floral des iris.

Chaque espèce est à la fois **agent et cible** de la sélection, i.e. l'une des espèces est la cause de l'évolution de l'autre, et inversement. On peut caractériser le type de coévolution du système étudié. Il s'agit ici d'une « course aux armements » qui illustre le modèle de la reine rouge de van Valen.

Les chercheurs ont également réalisé des mesures de longueur de tube floral sur des fleurs non manipulées expérimentalement, dans plusieurs populations naturelles. Les mouches visitant chaque fleur mesurée ont été capturées et la longueur de leur trompe a été mesurée (Figure 2D).

Par ailleurs, d'autres travaux plus récents ont montré que l'endroit où le pollen se dépose sur la trompe de l'insecte est variable.

3.5. Qu'apportent ces nouveaux résultats ?

3.6. En conclusion, proposez un scénario de coévolution iris-mouche.

4. Qu'apportent ces nouveaux résultats (figure D) ?

On observe une correspondance entre les longueurs des tubes floraux et les longueurs des trompes, avec des **longueurs de trompes toujours légèrement supérieures** à celles des tubes floraux.

Hypothèses sur l'origine de ce léger décalage ?

Si la trompe était trop courte par rapport aux tubes floraux, les mouches n'obtiendraient aucun nectar et la population de mouches s'éteindrait.

A l'inverse, même si la trompe était un peu plus grande que les tubes floraux, la reproduction des iris resterait possible car le pollen est assez léger, si bien que la pollinisation pourrait s'opérer, par le vent par exemple, même si cela serait moins efficace.

Il pourrait aussi exister d'autres pollinisateurs avec une trompe plus petite assurant la pollinisation.

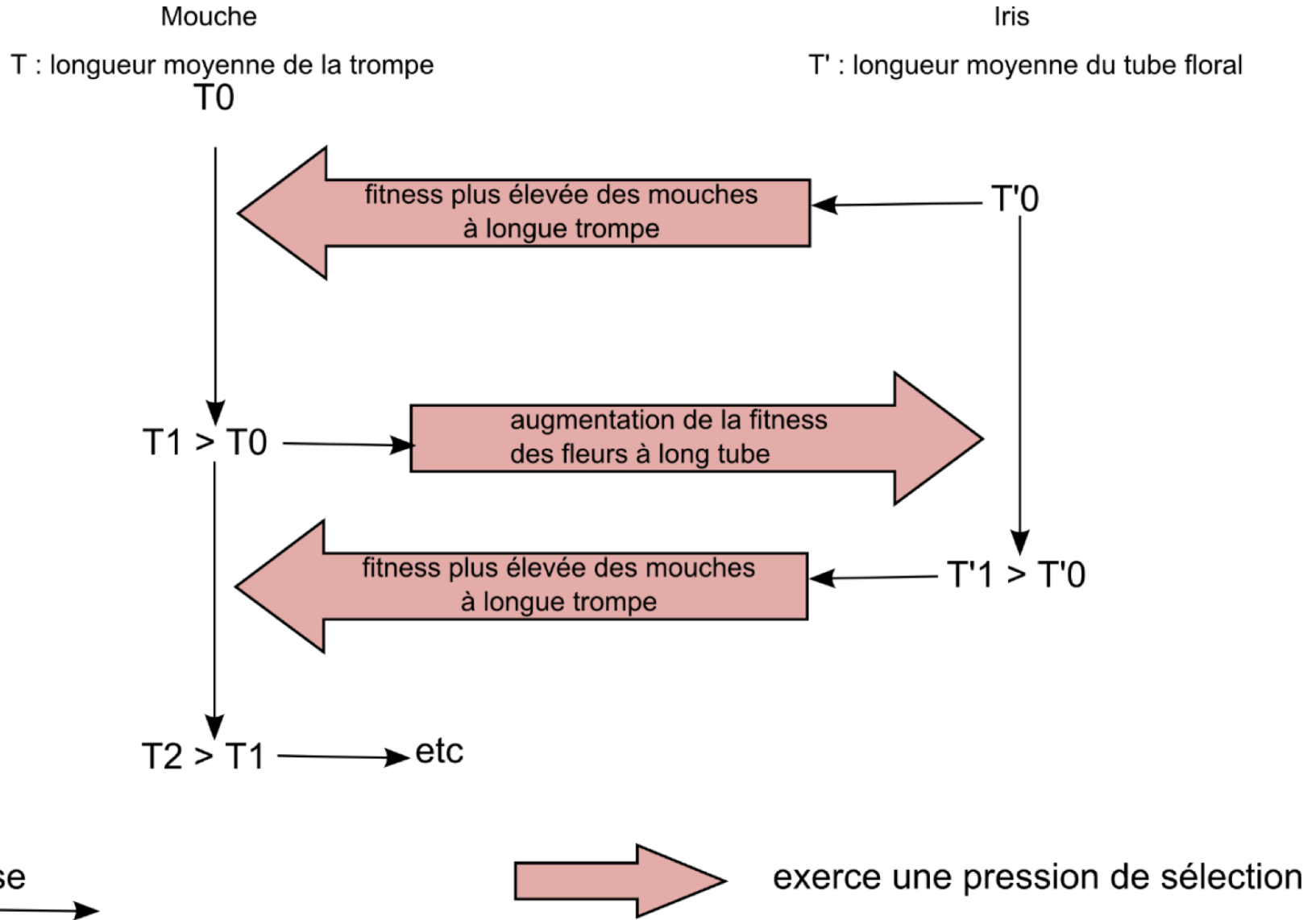
Par ailleurs, on constate que les longueurs de trompes et de tubes floraux varient entre populations.

Hypothèses explicatives

Les différentes populations ne sont pas au même stade de coévolution. Il existe **d'autres pressions de sélection** que celles de la coévolution.

Le fait que dans certaines populations la longueur de la trompe soit plus importante que celle du tube floral pourrait s'expliquer par une **diversité des modes de pollinisation** : si l'accumulation de pollen se fait par exemple, non pas au niveau de la tête de l'insecte, mais à mi-distance sur la trompe, le scénario co-évolutif permet de prédire que la longueur de la trompe devrait être deux fois supérieure à celle du tube floral.

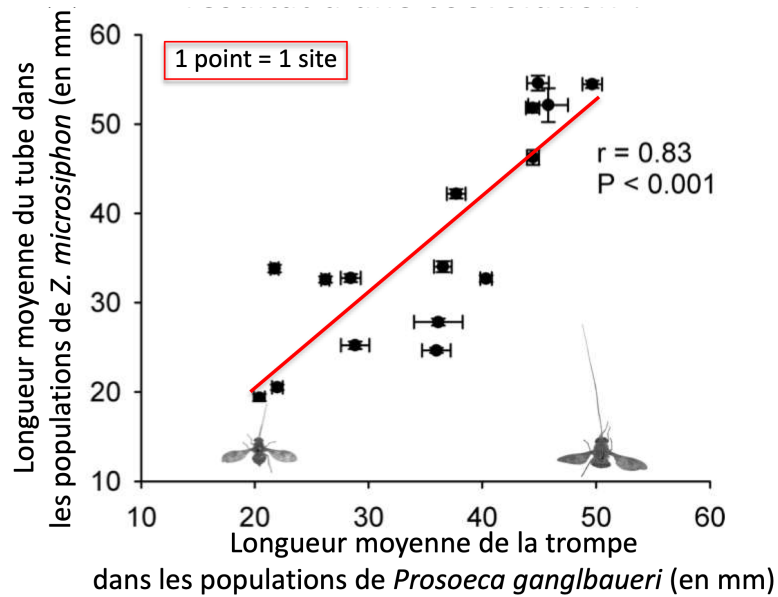
5. En conclusion, proposez un scénario de coévolution iris-mouche.



Prosoeca ganglbaueri
(Diptère)



Zaluzianskya microsiphon
(Scrophulariacée)



Expériences de transfert

	Plantes à long tube sur un site de mouches à longue trompe	Plantes à tube court transférées sur un site de mouches à longue trompe
Nombre moyen de graines par fleur	29,5 +/- 4,2 (n=20)	8,5 +/- 4,2 (n=20)

Le succès reproducteur de la plante dépend de la mouche
Le succès reproducteur de la mouche dépend de la plante :
 non démontré expérimentalement mais les fleurs de *Z. microsiphon* sont la source de nourriture quasi exclusive de *P. ganglbaueri*. Ainsi, **les pressions de sélection sont réciproques**

Expériences de transfert

	Plantes à long tube sur un site de mouches à longue trompe	Plantes à tube court transférées sur un site de mouches à longue trompe
Nombre moyen de graines par fleur	29,5 +/- 4,2 (n=20)	8,5 +/- 4,2 (n=20)

4.2 - Relation *Disa nivea* / *Prosoeca ganglbaueri* : résultat d'une coévolution ?

Prosoeca ganglbaueri
(Diptère)



Disa nivea
(Orchidacée)

→ Attention aux tricheurs ! L'orchidée dépend de la mouche mais la réciproque n'est pas vraie ...
 Pression de sélection unilatérale !

La longueur du tube de la fleur exerce une pression de sélection sur la longueur de la trompe de l'insecte (les insectes qui ont une **trompe trop courte sont contre-sélectionnés**).

Réciproquement, la longueur de la trompe de l'insecte exerce une pression de sélection sur la longueur du tube floral : les **plantes qui ont un tube trop court** ne sont pas pollinisées et sont donc **contre-sélectionnées**.

Un insecte « tricheur », qui aurait une trompe très longue et prélèverait systématiquement le nectar sans polliniser aurait une fitness supérieure à celle d'un insecte « honnête », puisqu'il gagnerait le bénéfice de l'association (la nourriture) sans investir de coût (l'acte de pollinisation) ; on pourrait donc s'attendre à ce qu'il envahisse la population.

Symétriquement, une plante « tricheuse » qui attirerait l'insecte et se ferait polliniser sans fournir de nectar (tube anormalement long ou nectaires non-fonctionnels) aurait une fitness supérieure à celle des autres plantes et devrait donc augmenter en fréquence.

Quand la quantité d'insectes tricheurs augmente fortement, il n'y a plus assez de pollinisation dans la population de plantes : celle-ci s'effondre. Ce faisant, la quantité de nourriture disponible pour les insectes diminue aussi, entraînant un effondrement de leurs effectifs également.

De la même manière, s'il y a beaucoup de plantes tricheuses, la population d'insectes voit ses effectifs diminuer, ce qui entraîne la chute des effectifs de plantes. On s'attend donc à des **dynamiques fréquence-dépendantes**.

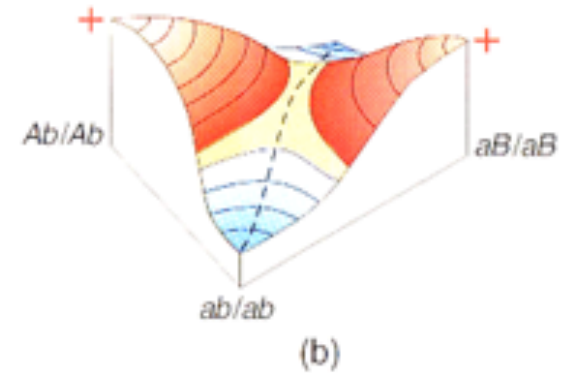
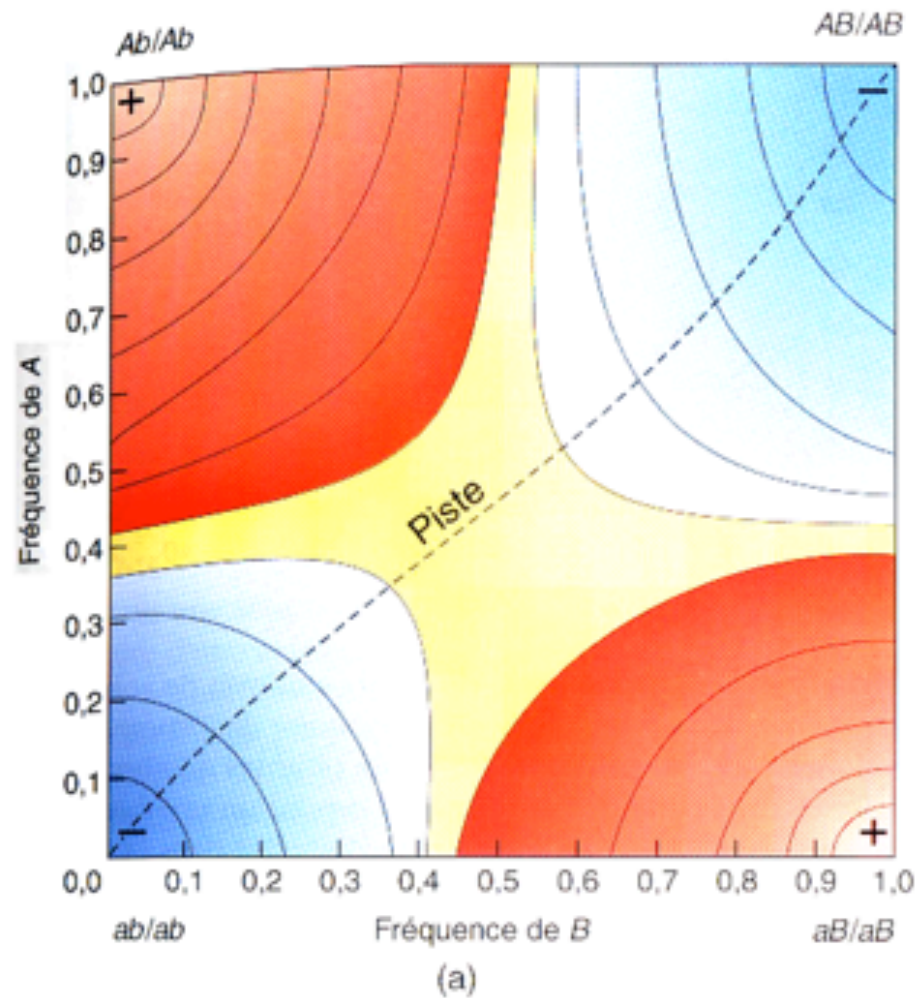
5- LA COEVOLUTION PEUT ETRE ASSOCIEE A UNE SPECIATION CONCOMITANTE DES DEUX PARTENAIRES. LA ENCORE, IL FAUT LE DEMONTRER ...

- ✓ **Par des phylogénies en miroir des deux partenaires.** Elles permettent de corréler leur évolution mais attention, il ne s'agit d'une preuve de coévolution dans la mesure où les événements corrélés ne sont pas forcément synchrones.
- ✓ **Une datation des nœuds en miroir dans les deux phylogénies et une bonne corrélation temporelle est un argument fort en faveur d'une cospéciation liée à une coévolution** (exemples classiques liés à la pollinisation Ficus/Agonides ; Yucca/fegeticula)
- ✓ **La cospéciation stricte est rare** : des extinctions, spéciations sympatriques et changements d'hôte peuvent fortement compliquer le scénario.

BILAN

La coévolution stricte entre deux populations existe mais il s'agit plus souvent d'une hypothèse que d'un cas avéré. Bien souvent un seul partenaire exerce sur l'autre une pression de sélection car un seul partenaire dépend de l'autre ... Les relations de dépendance stricte ne sont pas la norme. Une même Angiosperme et souvent reliée à de nombreux consommateurs et réciproquement. Dans ce contexte, la coévolution devrait alors s'exprimer à une toute autre échelle, celle des communautés. Mais même à cette échelle, peu de cas sont vraiment documentés de manière rigoureuse. Prudence donc avec les usages abusifs de ce concept, souvent présenté comme un dogme ...

Le paysage adaptatif de Wright : sélection et dérive génétique



Un « paysage adaptatif » comportant deux pics adaptatifs (en rouge), deux vallées adaptatives (en bleu) et un col topographique au centre du paysage. Les courbes topographiques sont des lignes de même valeur adaptative moyenne. Si la constitution génétique d'une population change toujours de façon telle que la population « grimpe » dans le paysage, alors la constitution finale dépendra du point de départ de la population par rapport à la piste (en pointillés). (a) Une carte topographique du paysage adaptatif. (b) Un dessin en perspective de la surface décrite sur la carte.