

# SV-K – ÉVOLUTION ET PHYLOGÉNIE

SV-K-1 LES MÉCANISMES DE  
L'ÉVOLUTION

5 heures

ON

THE ORIGIN OF SPECIES

BY MEANS OF NATURAL SELECTION,

OR THE

PRESERVATION OF FAVOURED RACES IN THE STRUGGLE  
FOR LIFE.

By CHARLES DARWIN, M.A.,

FELLOW OF THE ROYAL, GEOLOGICAL, LINNEAN, ETC., SOCIETIES;  
AUTHOR OF 'JOURNAL OF RESEARCHES DURING H. M. S. BEAGLE'S VOYAGE  
ROUND THE WORLD.'

LONDON:

JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.

1859.

1859

*The right of Translation is reserved.*

THE

DESCENT OF MAN,

AND

SELECTION IN RELATION TO SEX.

By CHARLES DARWIN, M.A., F.R.S., &c.

IN TWO VOLUMES.—Vol. I.

WITH ILLUSTRATIONS.

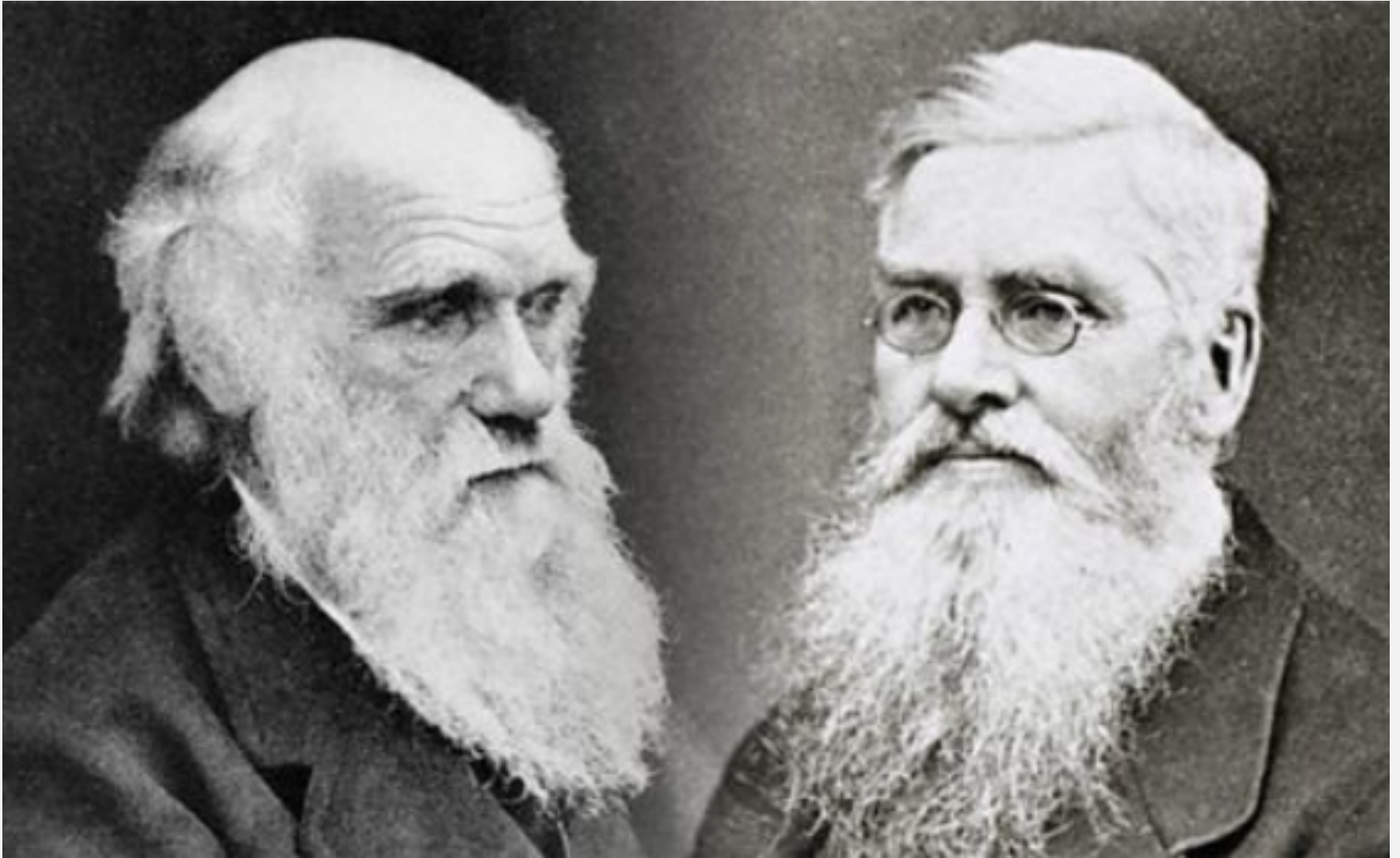
LONDON:

JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.

1871.

1871

*[The right of Translation is reserved.]*



Charles Darwin  
(1809-1882)

Alfred Russell Wallace  
(1823-1913)

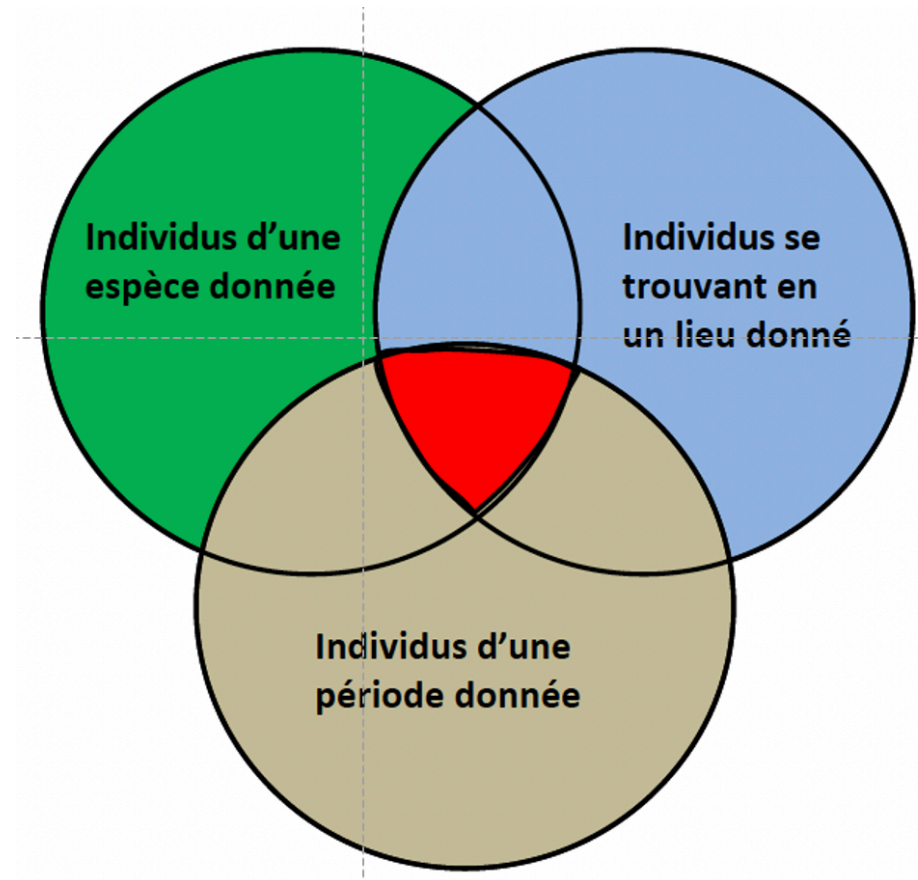
Il existe une diversité morpho-fonctionnelle des organismes qui sont organisés en populations.

Une population est un ensemble d'individus appartenant à la même espèce, vivant sur un même territoire, au même moment et se reproduisant entre eux. Exemples : population de bactéries dans une boîte de Pétri, population de lentilles d'eau d'une mare, population française de mésanges charbonnières...

Une population est définie par 3 unités:

Biologique  
Spatiale  
temporelle

La notion de population diffère de celle de peuplement qui désigne l'ensemble des espèces coexistant sur un même territoire.



Cette biodiversité a varié au cours du temps et résulte d'une histoire passée : c'est l'évolution. La structure d'une population donnée évolue au cours du temps. Cette dynamique, contrôlée par des facteurs externes (environnement) et internes (interactions biotiques), se traduit aussi par une modification des fréquences alléliques au sein de la population.

L'évolution biologique repose sur un certain nombre de constats et de déductions exprimés dès 1859 par Charles Darwin dans son ouvrage *L'origine des espèces*. La capacité naturelle des êtres vivants à varier ou variabilité en constitue le fondement.

La reproduction des organismes est une source de multiplication et de diversification des individus. La fréquence des allèles qui sont transmis au cours de ces processus, leur répartition spatiale changent au cours du temps ; il en résulte un polymorphisme génétique au sein des espèces, véritables réservoirs d'allèles.

A chaque génération, l'environnement physico-chimique et biologique opère une **sélection naturelle**.

Certains individus porteurs d'une variation ou **variants** pourront être momentanément **avantagés**, laissant davantage d'individus à la génération suivante.

La fréquence des caractères portés par ces variants augmentera, conduisant ainsi à l'évolution de la population.

Comment définir le concept d'espèce ?

Comment s'opère l'isolement génétique à l'origine de nouvelles espèces ?

Quels sont les processus expliquant la pression évolutive ?

# **INTRODUCTION**

## **I. L'ESPÈCE, UN CONCEPT DÉLICAT À DÉFINIR**

### **I.1. LA NOTION D'ESPÈCE**

#### **I.1.1 Les données de la taxonomie**

#### **I.1.2 La définition biologique de l'espèce**

*A. Le critère d'interfécondité*

*B. Les limites du concept d'interfécondité*

#### **I.1.3 Le concept écologique de l'espèce**

*A. Les enseignements des fauvelles*

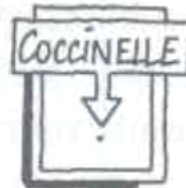
*B. La sélection pour le partage des ressources*

#### **I.1.4 L'approche phylogénétique**

### **I.2. LES LIMITES AU CONCEPT D'ESPÈCE**

#### **I.2.1 Le problème des HGT**

#### **I.2.2 L'évolution réticulée**



IL FAUT  
APPELER  
UN CHAT  
UN CHAT...

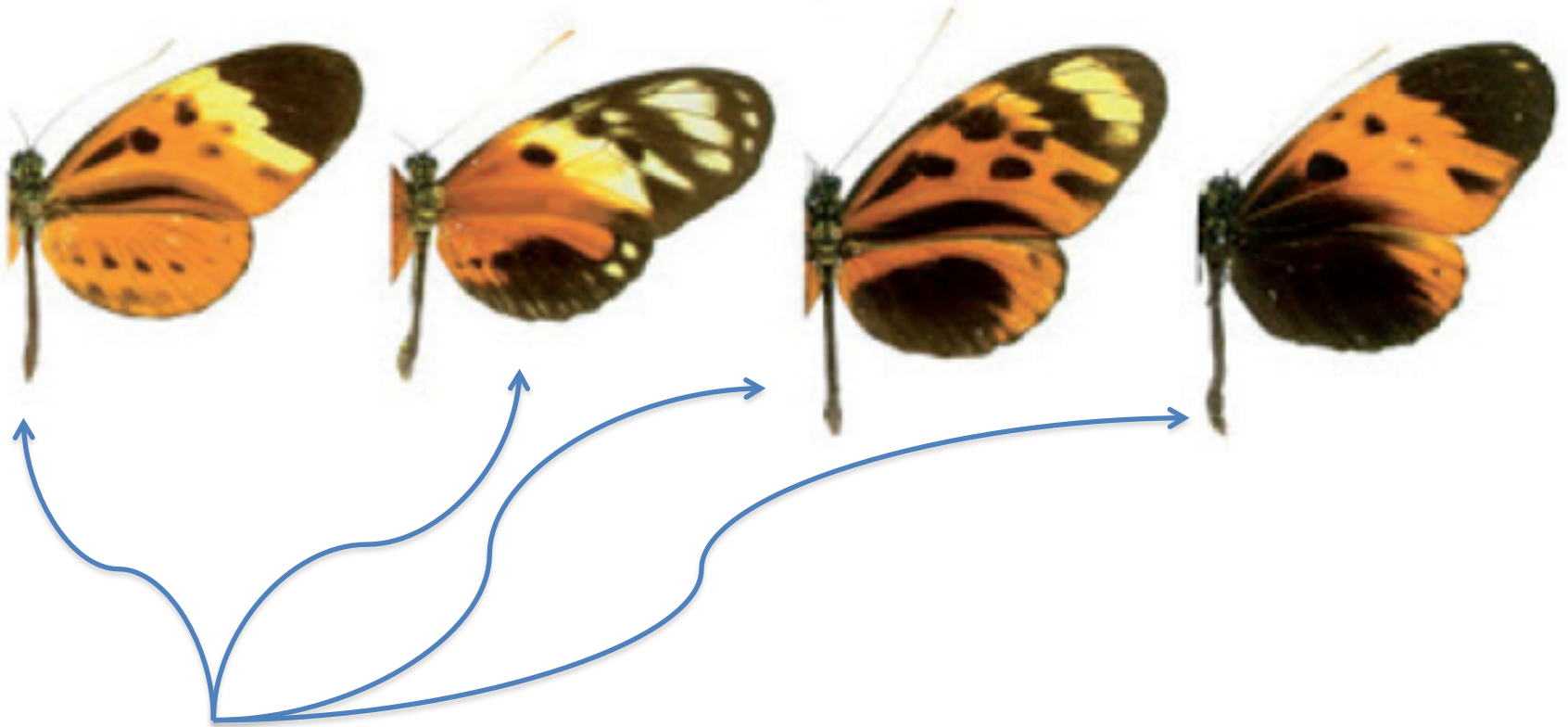


LAZAGNE



**Mecavol 1: Les quatre morphes d' *Héliconius numata* (d' après Joron et coll., 2006).**

Diversité étonnante des patrons de couleurs alaires (polyphénisme) chez *H. numata*, alors que **seuls les organes génitaux** permettent de montrer que cette diversité cache en réalité une **espèce unique**.



Diversité des patrons  
de couleurs alaires  
(polyphénisme)

# LES AILES DU DÉSIR

Sensible au bien-être animal, « Le Point » (28/1) pose, à propos des papillons mâles, une question essentielle : « Comment s'assurer l'exclusivité auprès de la femelle ? » Une solution efficace, à défaut d'être raffinée, est celle du *Heliconius melpomene* d'Amérique du Sud, qui dépose « une goutte d'un parfum à l'odeur répugnante après l'accouplement. Les rivaux n'ont plus qu'à se retirer, ce qui protège en même temps la femelle du harcèlement ».

Et, le N° 5 de Chanel, c'est pour les chiens ?

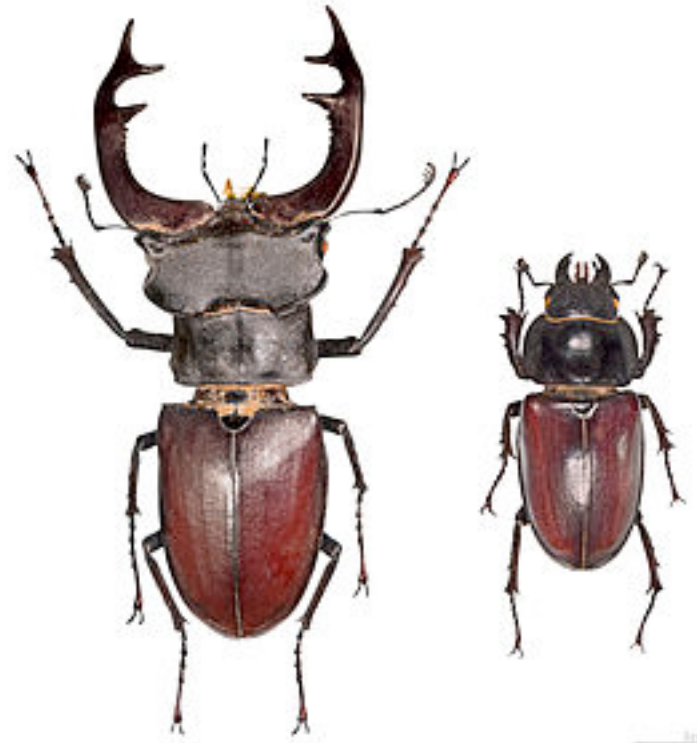


Source: Le Canard Enchaîné  
mercredi 03/02/2021

Six **écotypes** de *Littorina saxatilis*  
Variation de taille et de forme de  
coquille au sein de l'espèce



**Ecotype** = phénotype lié à un  
environnement particulier



**Dimorphisme sexuel** chez le Lucane  
*Lucanus cervus*, mâle (à gauche) et  
femelle (à droite).  
(Muséum de Toulouse.)

*Drosophila persimilis*



Espèces jumelles  
Forte ressemblance mais isolement génétique



*Drosophila pseudoobscura*

**Monarque**

Danaus chrysippus.....et son mime.....

**Vice-Roi**

Limenitis archippus



Un exemple de convergence évolutive en lien avec une adaptation environnementale

## Ernst Mayr (1942)

l'espèce est « *un groupe de populations naturelles interfécondes et reproductivement isolées des autres groupes équivalents* ».

Cette définition suppose que

- ✓ une espèce est une communauté d'organismes interféconds (= population)
- ✓ constituée d'un pool de gènes isolés dont les fréquences alléliques varient entre populations.
- ✓  $\Sigma$  croisements entre individus d'une population + ceux liés aux migrations entre populations différentes = flux génique.
- ✓ L'homogénéisation des gènes, et donc la cohésion de l'espèce, est rendue possible grâce au brassage génétique, c'est-à-dire à la reproduction sexuée.

Espèces caractérisées par un degré de variations + ou - important = polymorphisme génétique,  $\rightarrow$  variation intra-spécifique des phénotypes.



Le Lapin de garenne ou Lapin commun (*Oryctolagus cuniculus*)

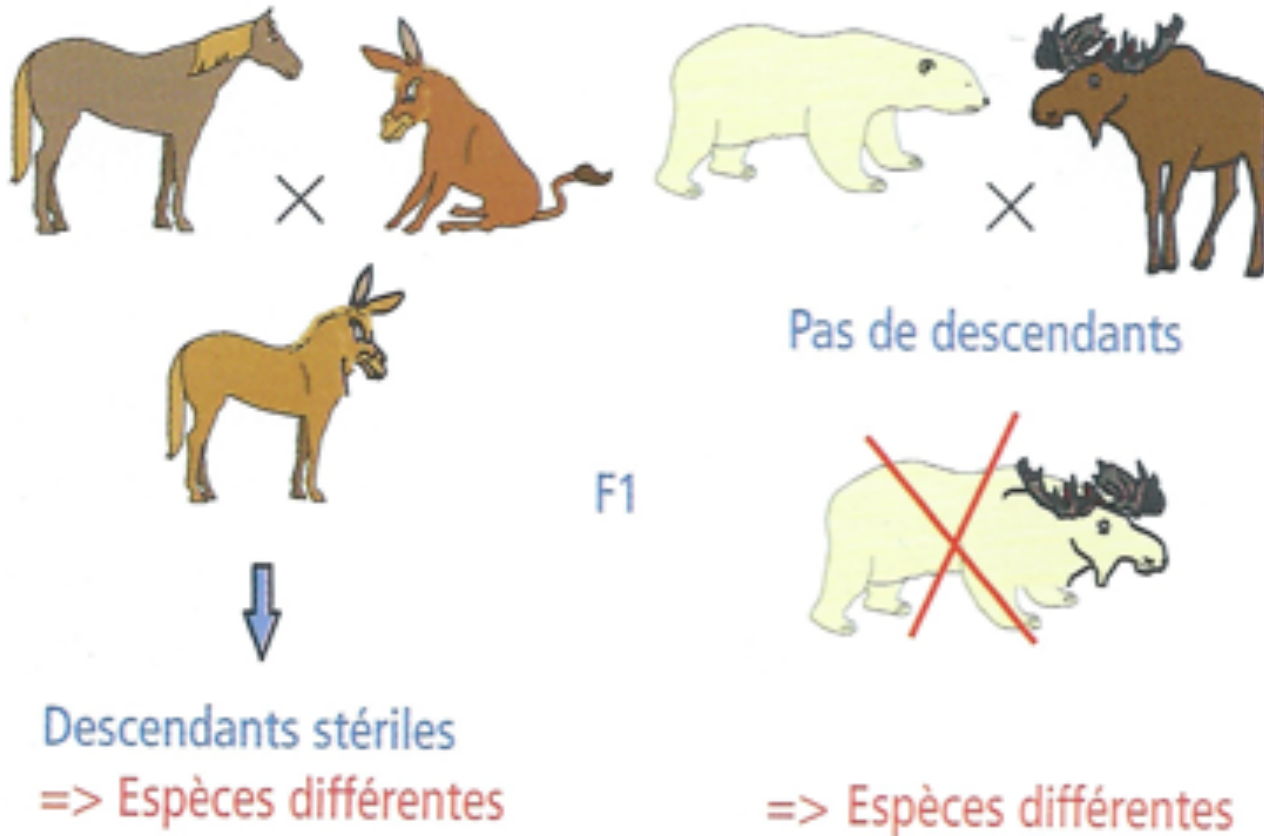
Populations sauvages communes en Europe, mais en déclin.

Introduction de l'espèce en Australie fin XIX<sup>eme</sup> où elle est devenue invasive.



Mecavol 2: L'absence de descendants ou leur stérilité montre que les parents n'appartiennent pas à la même espèce (d'après M.Harry, Maloine, 2008).

Exemples de croisements : cheval x ânesse = bardot stérile  
jument x âne = mulet stérile.



4 individus mais  
3 espèces !





# LE CONCEPT D'ESPÈCE ÉCOLOGIQUE

Dans les années 1950, John MacArthur a étudié **cinq espèces de fauvettes** du Maine (Etats-Unis), chacune exploitant des ressources particulières dans des arbres qu'elles **occupent en commun**. Certaines exploitent le haut, d'autres le bas de l'arbre, certaines l'extrémité des branches, d'autres le voisinage du tronc.

**Comment expliquer l'existence d'espèces distinctes dans un milieu si peu étendu où les ressources sont distribuées de manière quasiment continue ?**

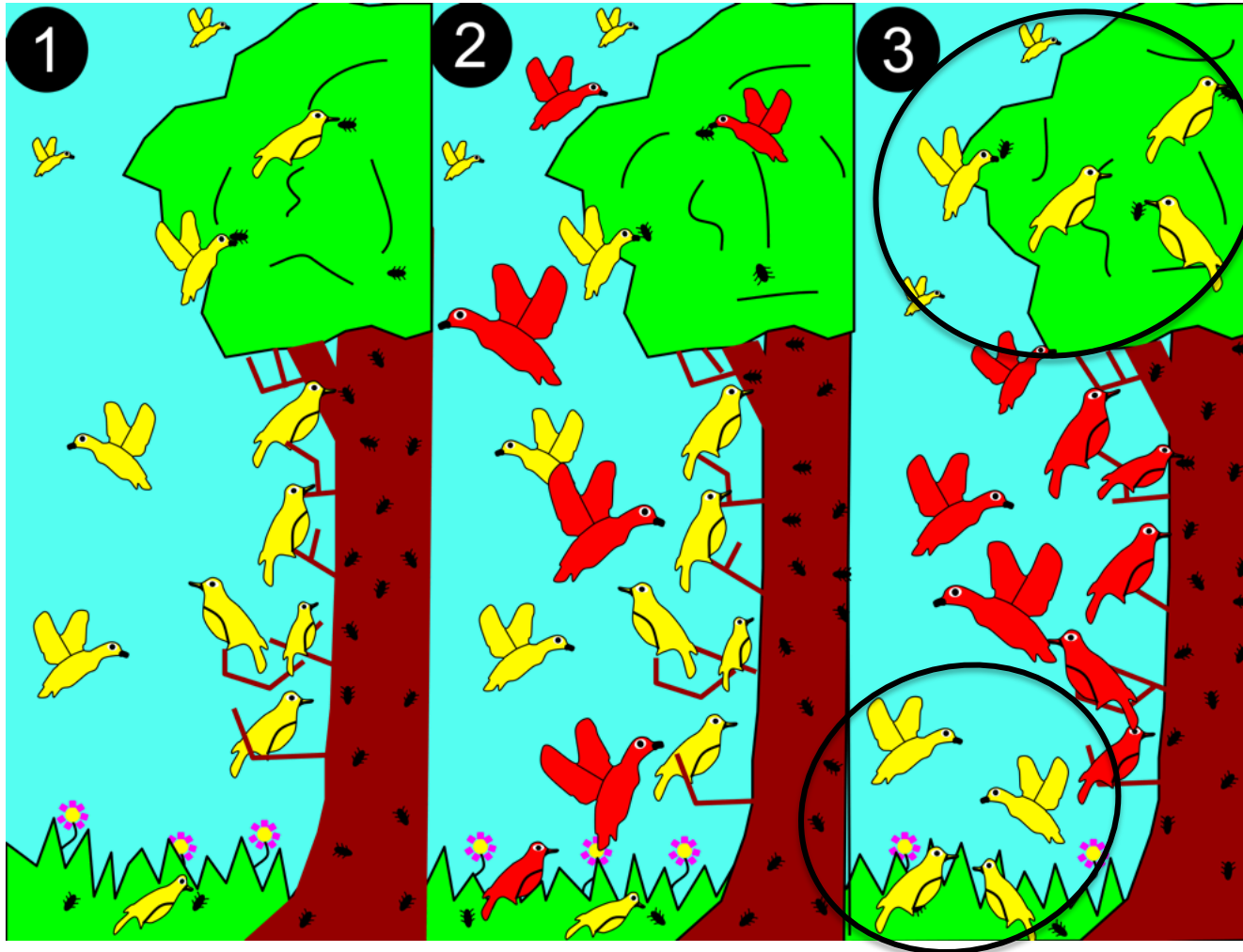


Fauvettes à tête noire, mâle (noir) et femelle (brun)



Aiguilles et cônes de l'épicéa commun

Principe de **Gause** (principe d'exclusion compétitive) : deux populations ne peuvent subsister sur la même niche écologique (ensemble des exigences écologiques).



1: L'espèce d'oiseau plus petite (jaune) se nourrit sur toutes les strates de l'arbre.

2: Une espèce plus grande (rouge) entre en compétition pour les ressources alimentaires.

3: l'espèce rouge, plus efficace dans l'utilisation des ressources des strates moyennes, exclut la jaune qui est refoulée aux extrémités de l'arbre.

2 populations ayant des exigences écologiques identiques, c'est-à-dire exploitant une ressource limitante unique, ne peuvent coexister indéfiniment dans un milieu stable et homogène. Cette ségrégation participe au concept d'espèce écologique.

# Espèce écologique

=

Σ des organismes qui occupe la même niche écologique

=

Unité rassemblant les individus ayant les mêmes capacités à exploiter des ressources identiques

Dans ce modèle,

✓ Isolement reproducteur possible uniquement si les populations sont en environnement contrasté. Pas d'isolement lorsque l'environnement est uniforme

✓ Sélection pour le partage des ressources → cohésion du groupe de populations appelée alors espèce

✓ Contraintes écologiques → compétition intra et interspécifique très forte

# Espèce phylogénétique

=

groupe monophylétique d'individus partageant une « relation d'ascendance et de descendance ».

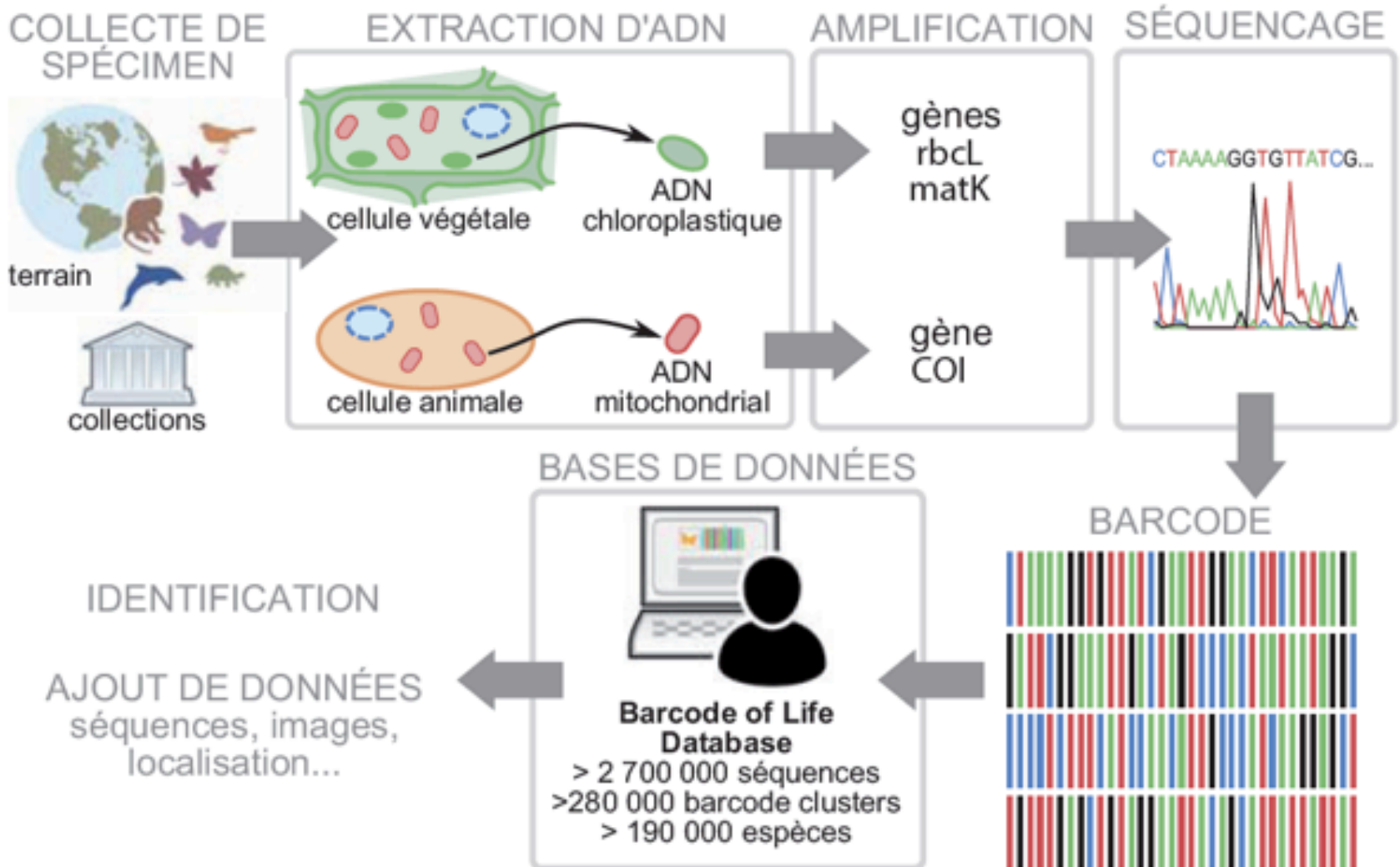
Approche moléculaire basée sur le gène codant la première sous-unité de la cytochrome c oxydase (COI) située dans le génome mitochondrial

- ✓ très grand nombre de copies dans les cellules
- ✓ petite taille donc facilement accessible
- ✓ vitesse d'évolution importante
- ✓ variabilité intraspécifique faible

Méthode du barcodage et la séquence COI constitue le barcode

### Mecavol 3: Le *barcodage* (in *Tout-En-Un*, Dunod, 2014)

Deux séquences plastidiales (*rbcl* et *matK*), dont les vitesses d'évolution sont différentes, sont utilisées conjointement. Chez les bactéries ce sont les séquences d'ADN 16S qui sont utilisées. En 2010, le projet iBOL (international Barcode of Life) a débuté et vise à l'établissement d'une base de données d'un demi-million d'espèces "barcodées" ..



# Guepes parasitoïdes braconidae



Les femelles de ces petites guêpes parasitoïdes pondent leurs œufs dans des chenilles hôtes.

Les larves se nourrissent des tissus de la chenille et finissent par la tuer



Etude de 2597 spécimens de guêpes braconides de la même forêt.

Grande spécificité d'hôte

Chez *Apanteles leucostigmus* le barcode montre que cette espèce correspond à 36 espèces de parasitoïdes, chacune spécifique d'une ou plusieurs espèces de chenilles.



## I.2.1 Le problème des HGT

Premiers travaux de phylogénie moléculaire : analyse des séquences homologues du gène des **ARN** ribosomiaux (18S chez les eucaryotes et 16S chez les bactéries).

Du fait de sa conservation, c'est un excellent marqueur pour les analyses phylogénétiques à grande échelle évolutive.

Mais selon les marqueurs utilisés, résultats contradictoires car les analyses ne prennent pas en compte les Transferts Horizontaux de Gènes (HGT).

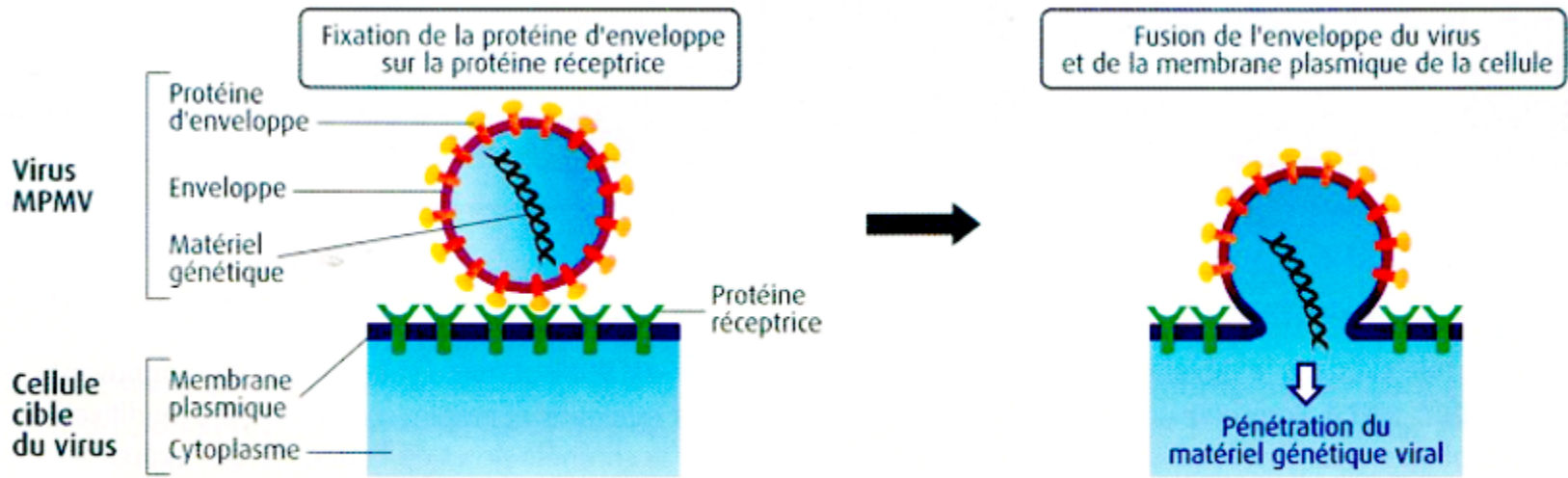
Or les méthodes phylogénétiques classiques s'appuient sur une transmission verticale de l'information génétique qui correspond à la descendance avec modifications.



Étude conduite en 2006 sur 191 génomes des trois domaines montre que, pour éviter les HGT, il faut se limiter à un ensemble de **31 protéines homologues**.

Génome procaryote = environ 3000 protéines codantes → l'arbre du vivant obtenu est fondé sur 1 % du nombre moyen de protéines présentes → topologie proposée n'est donc pas le reflet de « l'arbre du vivant ».

En 1970, hypothèse de l'origine endosymbiotique des plastes et des mitochondries. L'origine des eucaryotes résulterait d'interactions symbiotiques entre bactéries d'origine distincte → relations à grande échelle évolutive entre organismes vivants ne peuvent pas être figurées sous forme d'un arbre mais en réseau : il s'agit d'une **évolution réticulée**



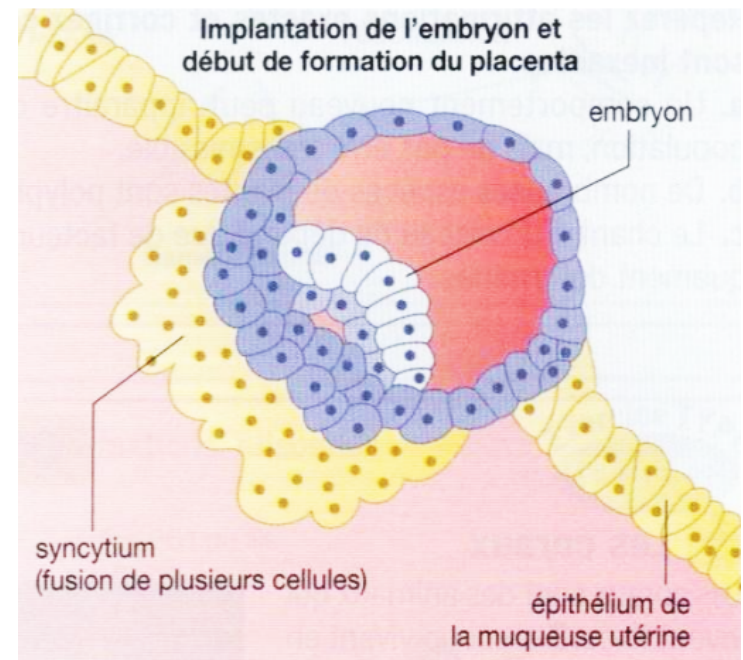
**La pénétration du virus MPMV dans une cellule.** La région  $F_v$  (en jaune) de la protéine d'enveloppe du virus se fixe sur la protéine réceptrice de la cellule cible. Sa structure spatiale est identique à celle de la région  $F_h$  de la syncytine humaine.

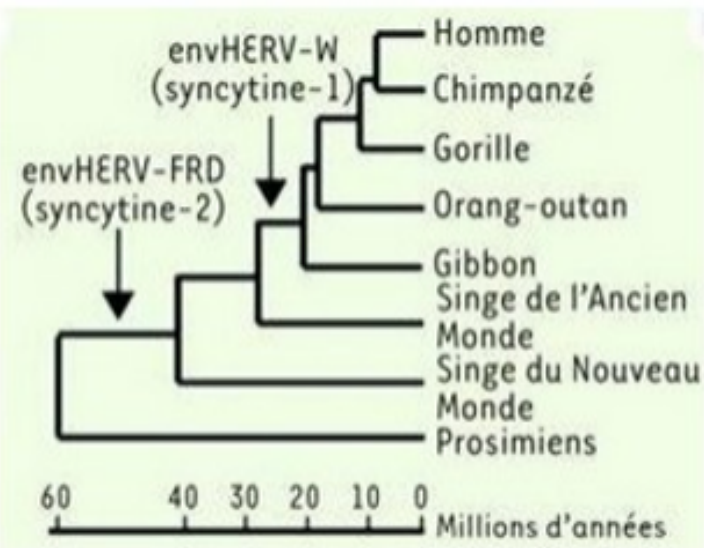
## Mecavol 4a : L'évolution réticulée : le cas du gène de la syncytine

Identité en AA > 80 % entre syncytine virale et syncytine humaine.

Or 2 protéines ayant une forte similitude de séquence dérive d'un gène ancestral commun.

→ origine commune du gène de la syncytine humaine et du gène de la syncytine virale.



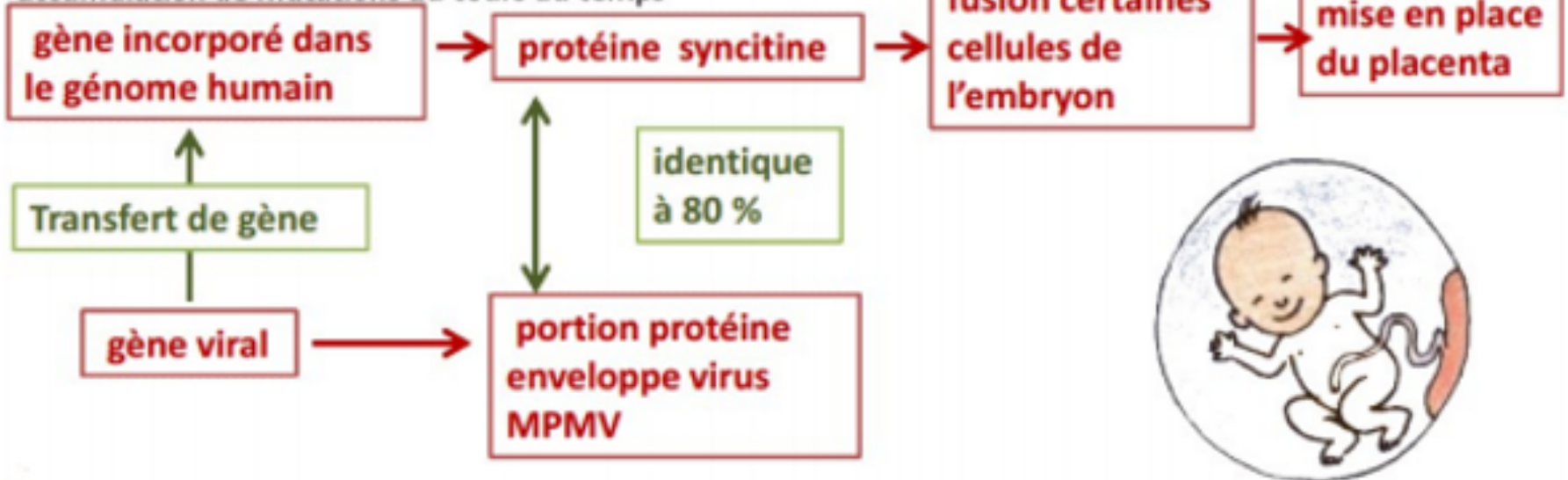


D'après Médecine/science 2011, N° 27, A. Dupressoir

**Mecavol 4b** L'évolution réticulée : datation du transfert horizontal des syncytines

### Dans l'espèce humaine ...

accumulation de mutations au cours du temps



Eucaryotes actuels descendent d'une chimère ancestrale cellule hôte/protomitochondrie, qui a ensuite évolué différemment selon les lignées.

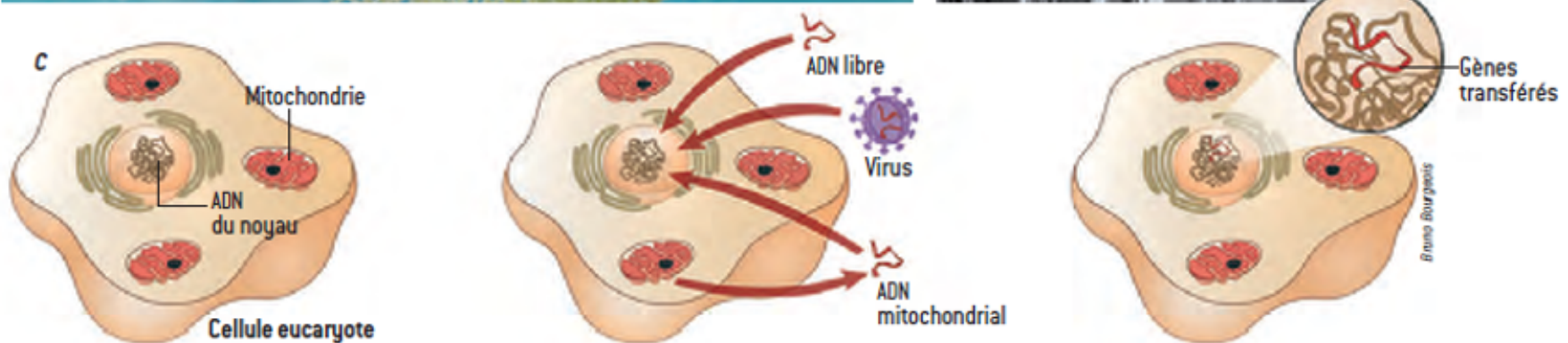
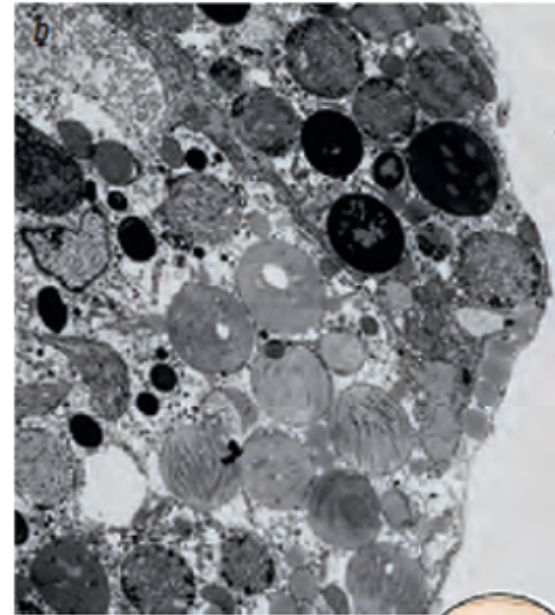
Analyse du génome des plastes : résultent de symbioses qui se sont produites plusieurs fois dans l'évolution. Plantes vertes ou algues vertes et rouges, par exemple, ils dérivent de cyanobactéries.

Exemple des gastéropodes marins: *Elysia chlorotica* consomme par exemple une algue annuelle éphémère, dont elle conserve les plastes pendant...dix mois.

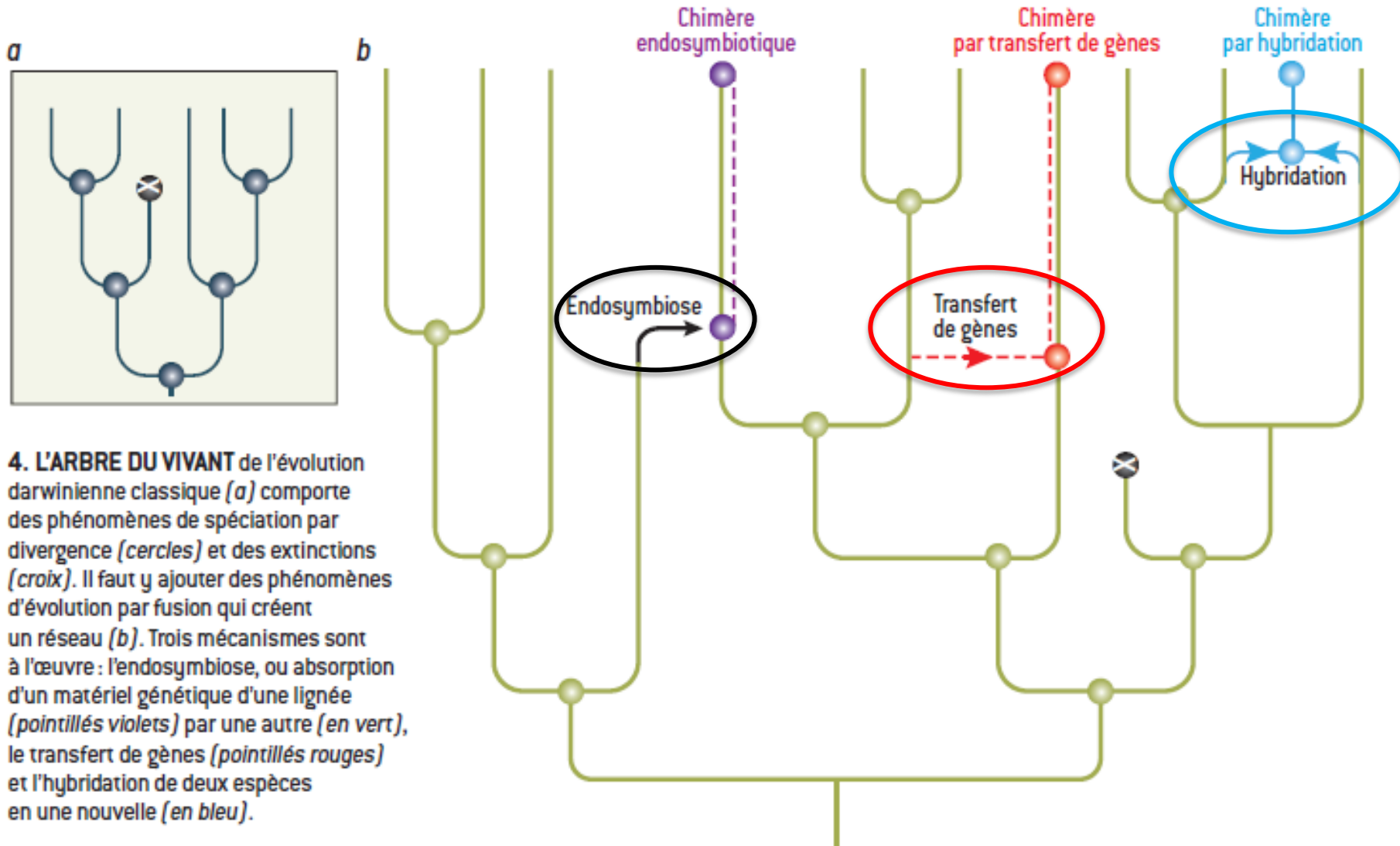
Ces chimères sont les seuls animaux à fabriquer de la chlorophylle : elles se transforment en végétaux «transitoires» entre deux prises alimentaires.

## Mecavol 5 L'évolution réticulée : le cas de *Elysia chlorotica*

*Elysia karki*, un gastéropode sans coquille, se convertit en végétal photosynthétique temporaire en conservant dans ces cellules les plastides issues de l'algue verte *Penicillium capitatus* qu'il est ici en train de manger. Ces plastides piégées (b x 1000) continuent à fonctionner pendant plusieurs mois au bénéfice du gastéropode car son génome a acquis des gènes de l'algue nécessaires à l'entretien des plastides. Les transferts de gènes chez les eucaryotes (c) peuvent se produire par absorption d'ADN libre, par transfert d'ADN issu des organites (mitochondrie ici) ou par l'ADN porté par un virus : dans tous les cas le noyau acquiert de nouveaux gènes.



## Mecavol 6 Les grands types de mécanismes évolutifs



En résumé, 3 grands types de mécanismes de l'évolution:

- ✓ Transferts horizontaux de gènes avec ou sans endosymbiose.
- ✓ Endodymbioses : gain d'un endosymbiote ou perte secondaire de l'endosymbiote.
- ✓ Hybridation et polyploïdisation (spéciation sympatrique des spartines)

Notion d'évolution par fusion fait donc évoluer le darwinisme :

- ✓ mécanisme d'apparition des espèces et rythme de l'évolution.
- ✓ Réintroduction<sup>o</sup> d'une forme d'hérédité des caractères acquis : une bactérie ou des gènes acquis par l'un des mécanismes fusionnels persistent dans la descendance.

Le cours de l'évolution serait un réseau, dont les branches se séparent, puis re-fusionnent

## **II. LES MÉCANISMES DE SPÉCIATION**

### **II.1. L'ISOLEMENT GÉNIQUE, UN PRÉALABLE À LA SPÉCIATION**

#### **II.1.1. Reproduction sexuée et isolement reproducteur**

*A. Approche expérimentale : expérience de Dodd*

*B. L'hybridation, facteur d'isolement reproducteur*

*C. Les migrations s'opposent à l'isolement reproducteur*

#### **II.1.2. Les mécanismes d'isolement reproducteur**

*A. L'isolement pré-zygotique*

*B. L'isolement post-zygotique*



## A. Approche expérimentale : expérience de Dodd

**Matériel:** 8 populations de *Drosophila pseudoobscura*

### Protocole:

2 lots de 4 populat° : l'un élevé sur 1/2 à base d'amidon, l'autre sur 1/2 à base de maltose.

12 femelles et 12 mâles isolés de chacun des deux 1/2 placés dans une même cage  
Après qqs générat°, mesure des préférences sexuelles des mouches →  
quantificat° des 4 types possibles d'accouplements.

**Objectif:** mettre en évidence une éventuelle sélection sexuelle.

**Indicateur:** Préférence d'un partenaire particulier quantifiée par un indice d'isolement = différentiel entre le nombre d'accouplements entre mouches de la même origine et les accouplements entre mouches d'origine distinctes, ramenés au nombre total de copulations. Ces valeurs oscillent entre 0 et 1

### Contrôle:

Les individus provenant de deux élevages indépendants mais constitués du même 1/2 soit 12 mâles et 12 femelles élevés sur amidon (Amidon 1) mélangés dans une cage contrôle avec autant de mâles et femelles provenant d'un autre élevage (Amidon 2).



**Mecavol 7 Expériences de Dodd et coll. (1989) confirmant l'isolement pré-zygotique de deux populations de la même espèce de drosophile (*D. pseudoobscura*).**

100  $\mu$ m

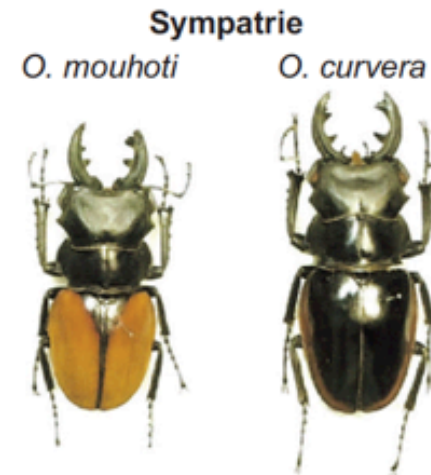
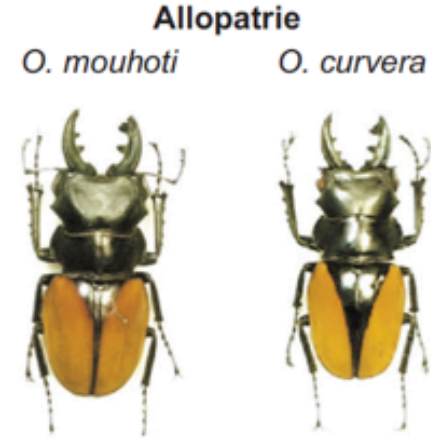
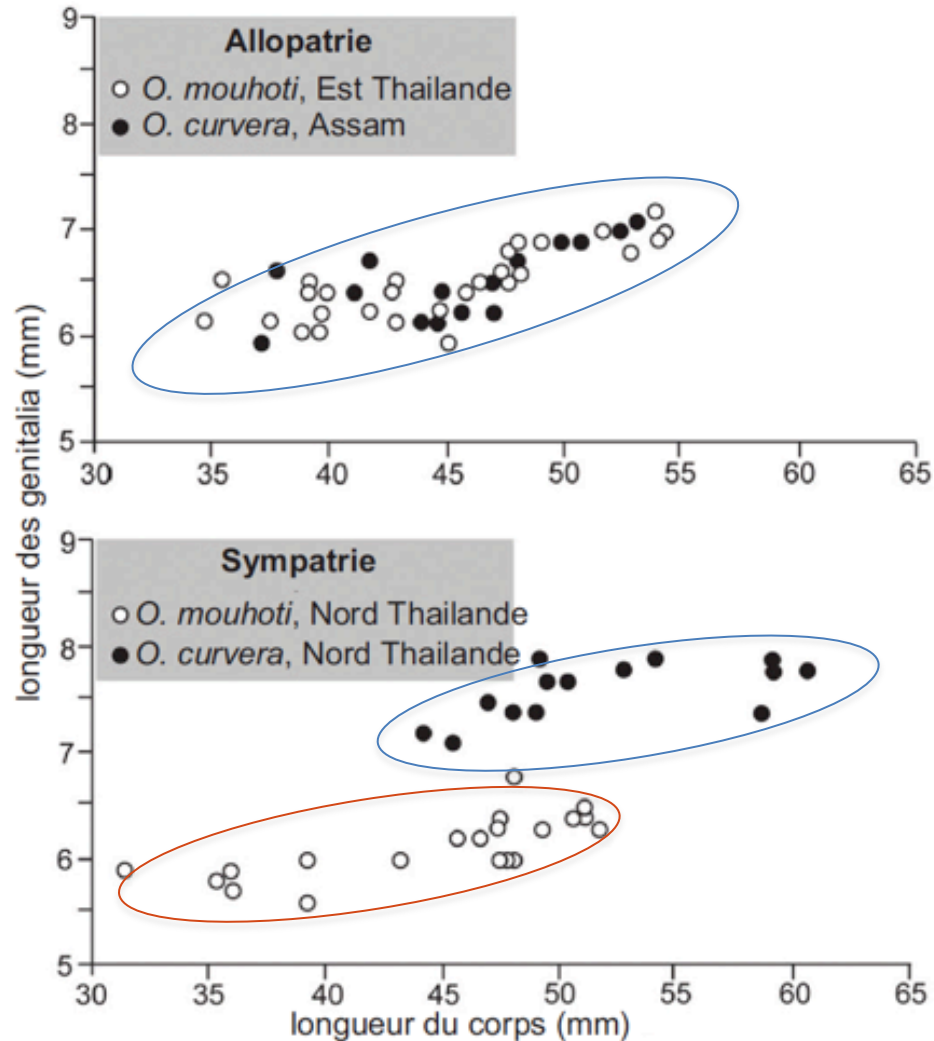
		<b>Cage expérimentale</b>				<b>Cage de contrôle</b>	
		<b>Femelles</b>				<b>Femelles</b>	
		Amidon	Maltose			Amidon 1	Amidon 2
<b>Mâles</b>	Amidon	22	9	<b>Mâles</b>	Amidon 1	18	15
	Maltose	8	20		Amidon 2	12	15
<b>Indice d'isolement</b>		$(42-17)/59 = 0,42$		<b>Indice d'isolement</b>		$(33-27)/60 = 0,1$	

Cage expérimentale: populat° élevées sur 2 milieux # ont acquis un début d'isolement pré-zygotique qui n'est pas présent chez les populat° du contrôle élevées séparément mais sur le même milieu.

Ainsi, dans les condit° de laboratoire, les populat° de drosophiles de même espèce, ont divergé sous l'action de la sélect° exercée par les ressources alimentaires.

## Mecavol 8: Comparaison de deux espèces très proches de coléoptères lucanidés (*Odontolabis mouhoti* et *O. curvera*) d'Asie (modifié d'après Kawano, 2003).

Ces deux espèces sont morphologiquement **peu distinguables** lorsqu'on les observe en **allopatrie**, alors qu'en condition de **sympatrie** leur **morphologie**, mais aussi leurs pièces génitales (**genitalia**), sont très **divergentes** et traduisent un fort **isolement pré-zygotique**



**Grillon des bois femelle**  
**Nemobius sylvestris (longueur 10 mm)**



**Concept de l'espèce par reconnaissance**

Aux États-Unis, 30 à 40 espèces de grillons peuvent coexister dans un même habitat. Les mâles de chaque espèce émettent un son caractéristique et les femelles ne sont attirées que par le son de leur propre espèce = **Isolement reproducteur**

Cette poacée, prospérait sur différents terrains miniers du Pays-de-Galles laissés à l'abandon depuis plus de 40 ans: terrains largement contaminés par les métaux lourds.

Hétérogénéité spatiale de ces contaminations : secteurs relativement propres proches de secteurs moyennement contaminés.

Il existe un lien très net entre la période de mise à fleur et la tolérance ou non aux métaux lourds → décalage dans la période de floraison entre flouves-tolérantes et flouves-sensibles → fort isolement pré-zygotique = **Isolement reproducteur**



**Flouve odorante:**  
**Anthoxanthum odoratum**

## Mimulus guttatus (Scrophulariacées)



Mimulus cf. guttatus  
Plantaginaceae  
(Scrophulariaceae)  
© G. D. Carr

Forte héritabilité de la tolérance au cuivre  
Locus associé à celui de la stérilité des hybrides  
Sélect° écologique positive de la résistance au cuivre  
entraîne celle du locus qui ségrège comme un locus  
mendélien unique

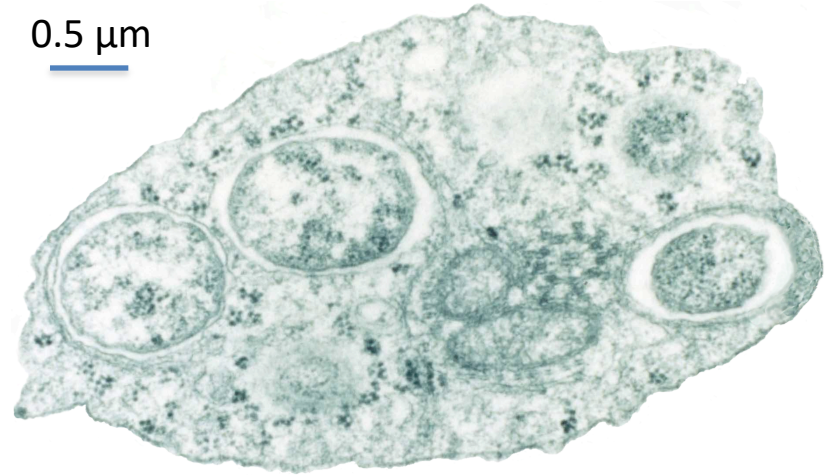
**Isolt reprdt = « produit dérivé » de l'adaptat°**

Wolbachia, bactéries intracellulaires transmises par des  
femelles infectées à leur descendance.

N. giralti et N. longiconis non interfécondes. Chaque  
espèce héberge une souche #.

Si traitement antibiotique détruisant Wolbachia →  
reproduction possible..

## Wolbachia, bactérie intracellulaire



0.5  $\mu\text{m}$



Nasonia, hyménoptère infecté par Wolbachia  
N. giralti et N. longiconis héberge une souche # de  
Wolbachia

**Wolbachia = bactérie  
responsable de la stérilité**

Mecavol 9: Les mécanismes d'isolement prézygotique et post-zygotique (d'après M. Harry, Maloine, 2008).

<b>Mécanismes d'isolement <u>prézygotique</u></b>		<b>Mécanismes d'isolement <u>postzygotique</u></b>
Les partenaires ne peuvent pas se rencontrer	Par <b>isolement écologique</b> : habitats différents Par <b>isolement saisonnier</b> ou <b>temporel</b> : période de reproduction différentes	Fécondation mais viabilité réduite ou nulle des zygotes : <b>létaleté hybride</b>
Les partenaires peuvent se rencontrer mais ne s'accouplent pas : <b>isolement sexuel ou éthologique</b>		Les hybrides se développent mais ne produisent pas de gamètes fonctionnels : <b>stérilité des hybrides</b>
Les partenaires se rencontrent et s'accouplent mais pas de transfert de gamètes par <b>isolement mécanique</b>		Viabilité ou fertilité en F2 réduite : <b>dépression hybride</b>
Les partenaires se rencontrent, s'accouplent, les gamètes sont transférés mais pas de fécondation par <b>isolement gamétique</b> : pas de reconnaissance des gamètes, survie faible, sélection des pollen (gamétophyte) par le pistil des fleurs		Infection due à des <u>endosymbiontes</u> du genre <u>Wolbachia</u> : <b>incompatibilité cytoplasmique</b>

## II. LES MÉCANISMES DE SPÉCIATION

### II.2 LES MODÈLES DE SPÉCIATION

#### II.2.1 Les deux modèles théoriques de spéciation

#### II.2.2 Le pouillot verdâtre, un exemple de spéciation allopatrique

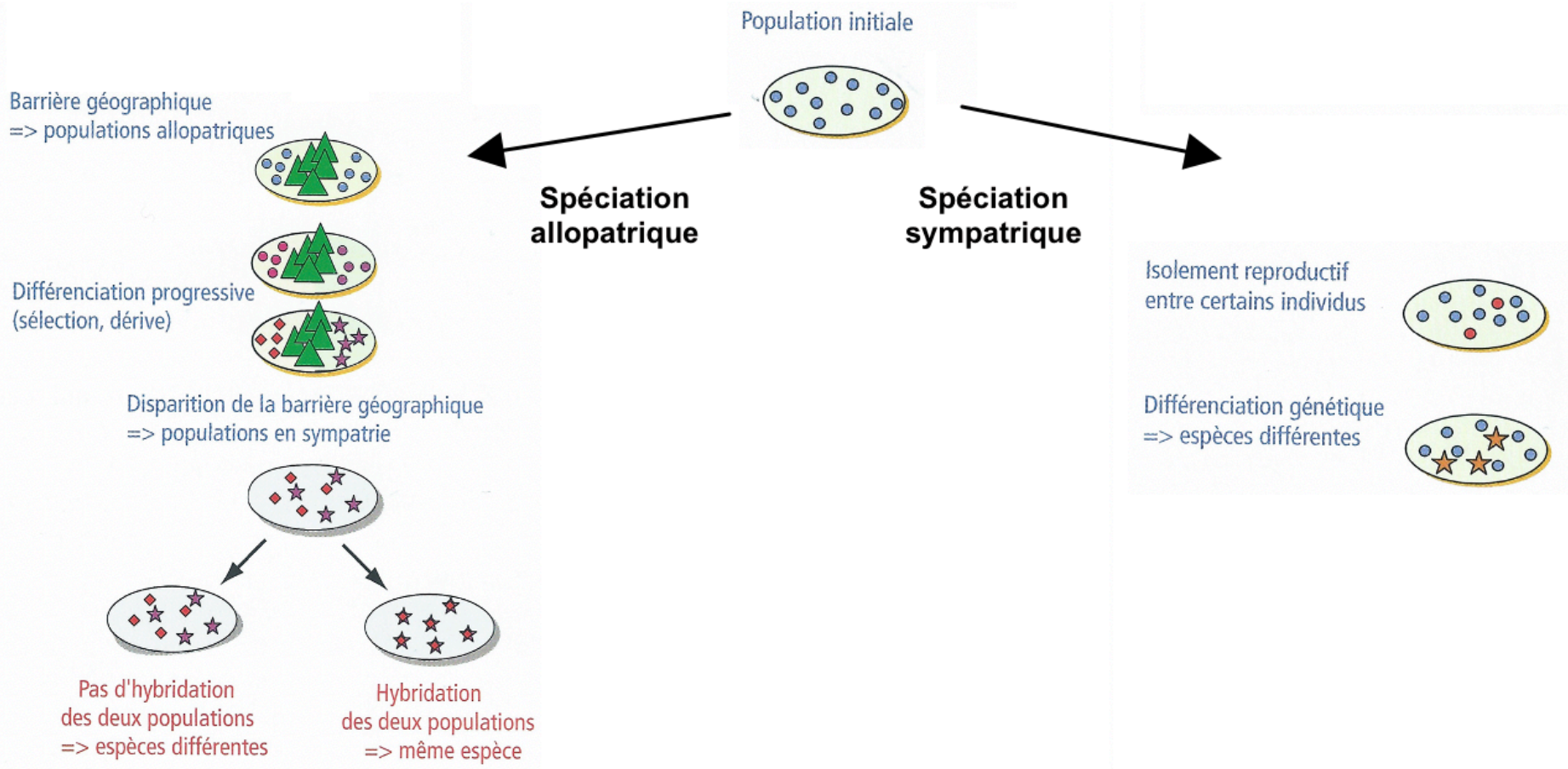
#### II.2.3 Le modèle de la spéciation sympatrique : un isolement écologique ?

A. Un fait d'observation chez la chenille processionnaire du pin

B. Discussion autour du concept de spéciation écologique

C. *Le couplage polyploïdisation-hybridation : le cas des spartines*

# Mecavol 10 Les deux modèles de spéciations (d'après M.Harry, Maloine, 2008, modifié).





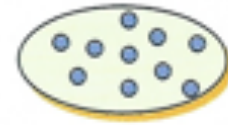
# Spéciation allopatrique

Modèle le plus fréquent dans la nature et le plus argumenté

Rôle de la géographie comme moteur de la rupture du flux génique

Mise en place d'une barrière dans l'aire de distribution continue d'une espèce ancestrale

Population initiale



Barrière géographique

=> populations allopatriques



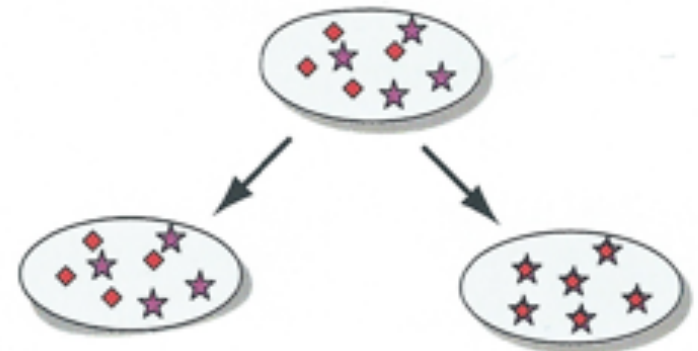
Différenciation progressive

(sélection, dérive)



Disparition de la barrière géographique

=> populations en sympatrie



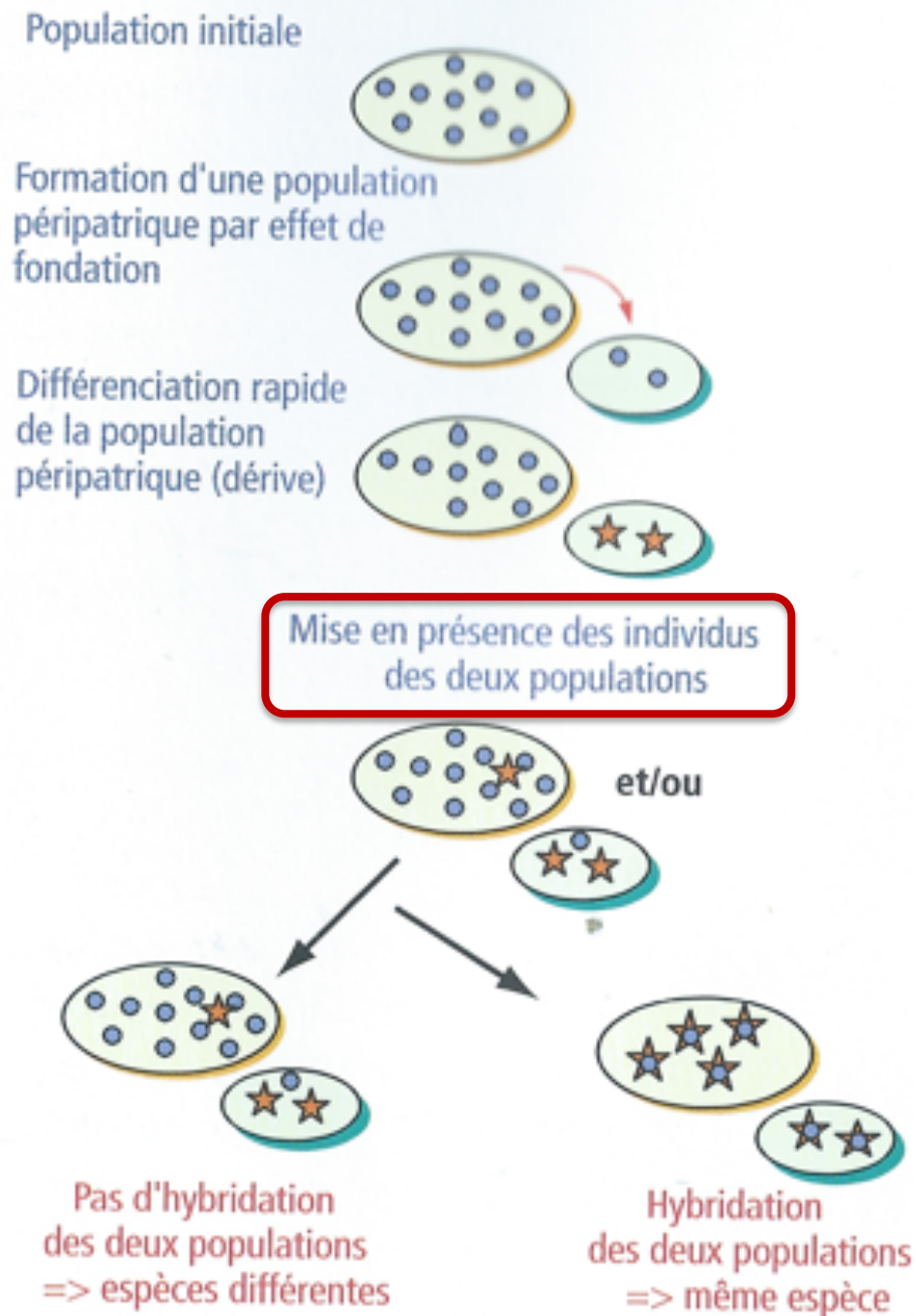
Pas d'hybridation  
des deux populations  
=> espèces différentes

Hybridation  
des deux populations  
=> même espèce

# Deux cas particuliers de spéciation allopatrique

spéciation péripatrique pour laquelle l'isolement géographique est réalisé en périphérie de l'aire de répartition.

spéciation parapatric dans laquelle les aires de répartition sont contigües et la subdivision des populations résulte de la mise en place d'une zone d'hybridation.

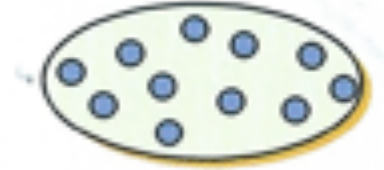


# Spéciation sympatrique

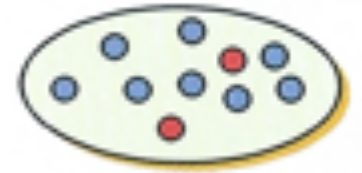
Dans le cas du modèle de spéciation sympatrique, une espèce va se scinder en deux sans qu'il n'y ait eu au préalable une subdivision de son aire de répartition :

Spéciation réalisée dans le même cadre géographique.

Population initiale



Isolement reproductif entre certains individus



Différenciation génétique  
=> espèces différentes



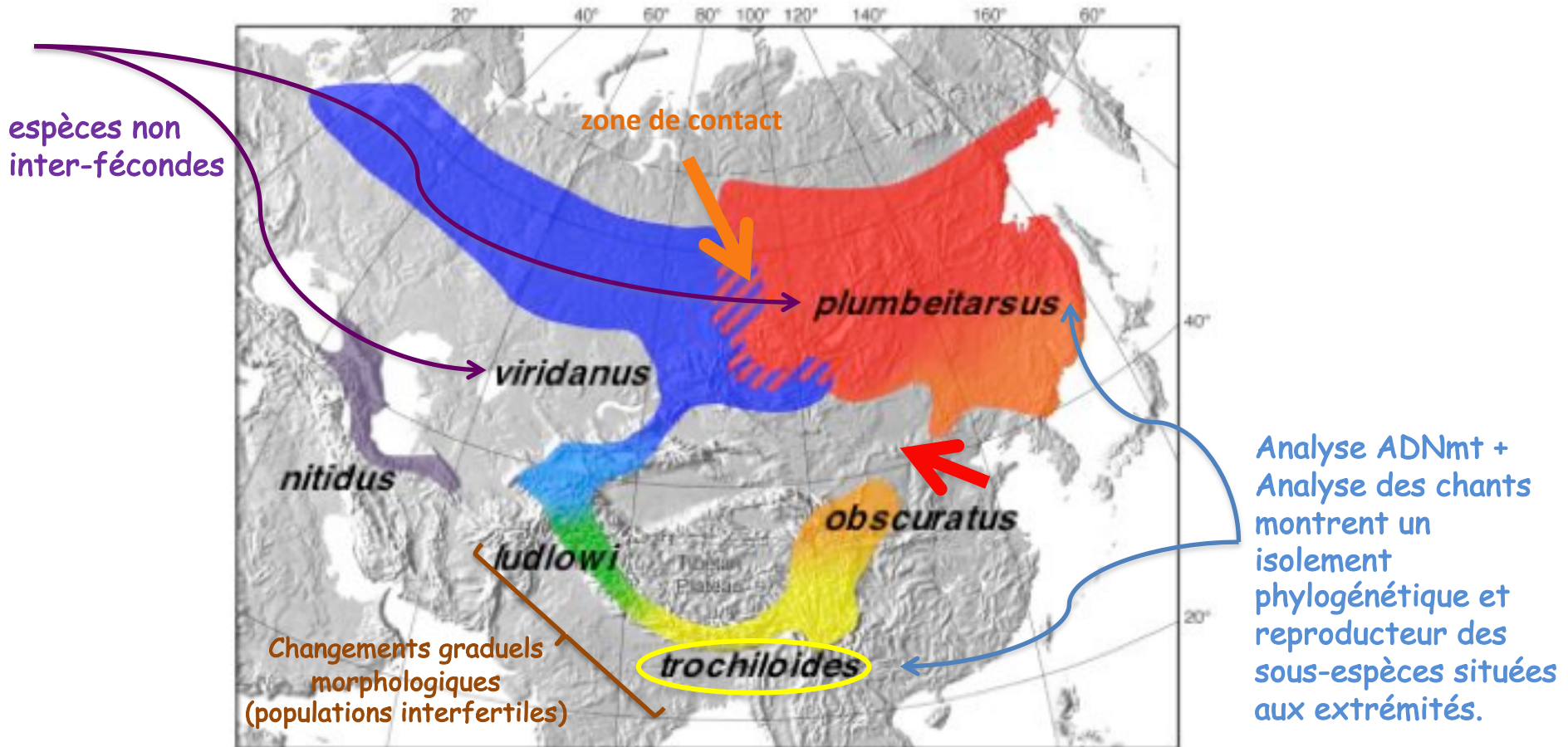
## Le pouillot verdâtre, *Phylloscopus trochiloides*



Forêts d'Asie centrale et septentrionale  
En Sibérie centrale, co-existence de 2 formes non interfécondes

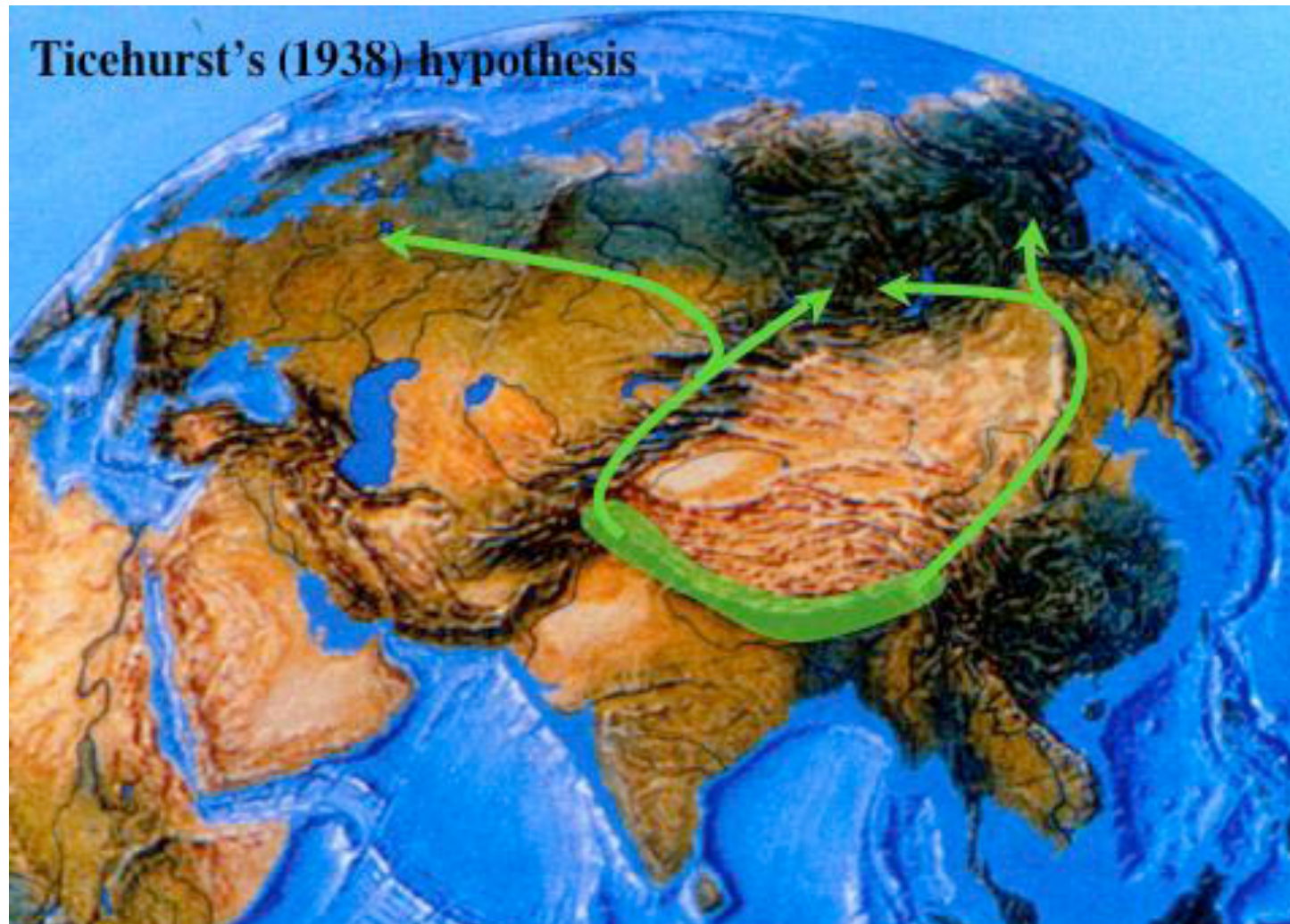
## Mecavol 11: La carte d'Asie montre les 6 sous-espèces de Pouillots verdâtres (parulines) décrites par Ticehust en 1938 (d'après D.Irwin University de Vancouver - Canada).

Au sud de l'anneau, le dessin du plumage change graduellement. La zone hachurée en Sibérie centrale montre la **zone de contact** entre *P. trochiloides viridanus* et *P. trochiloides plumbeitarsus*, espèces non inter-fécondes. C'est dans la zone de teintes dégradées (sud de l'anneau) que se trouvent les **changements graduels morphologiques**. La coupure dans le nord de la Chine est considérée comme le **résultat de la destruction de l'habitat** du Pouillot verdâtre.



Hyp: 2,5 MABP, extension de l'espèce originaire du Sud de l'Himalaya vers l'est et vers l'Ouest contournant le plateau tibétain par le nord et le sud.

L'étude de l'ADN mitochondrial confirme la divergence génétique des populations plumbeitarsus et viridanus. Selon ces analyses, la sous espèce *P. trochiloides trochiloides* correspondrait à la population ancestrale. Elle occupe la zone au sud du plateau tibétain. La colonisation de la zone au nord du plateau se serait donc faite par l'est (s.e. *trochiloides - obscuratus - plumbeitarsus*) et par l'ouest (s.e. *trochiloides - ludlowi - nitidus - viridanus*).





*Traumatocampa pityocampa*



Chenilles grégaires vivant dans des nids tissés en soies.  
Sorties nocturnes, en procession afin de s'alimenter.

## *La processionnaire du pin Traumatocampa pityocampa*

Éclosion estivale: fin Juin-Septembre au Portugal à basse altitude

Dvpt larvaire hivernal : automne et hiver soit Oct - Mars

Nymphose dès Fev-Mars avec diapause obligatoire, parfois de plusieurs années **mais éclosion toujours estivale.**

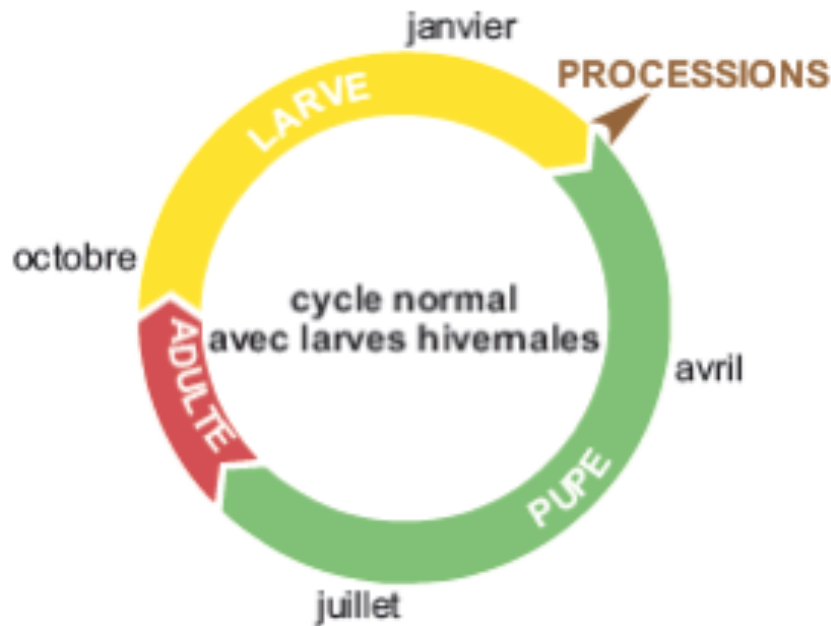
Procession des chenilles puis chaque chenille tisse un cocon puis métamorphose en chrysalide



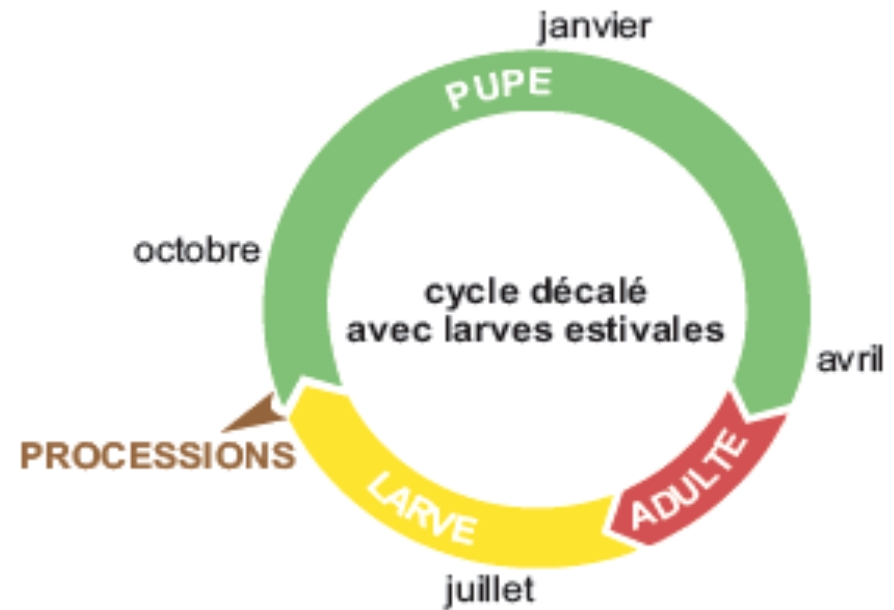


**Mecavol 12 Cycle de la processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa*) au Portugal. (in Tout-En-Un, Dunod 2014).**

**Cycle « normal »** se déroulant à faible altitude ainsi qu'au sein de la majorité des populations de chenilles de la forêt de Leiria et comprenant des larves hivernales



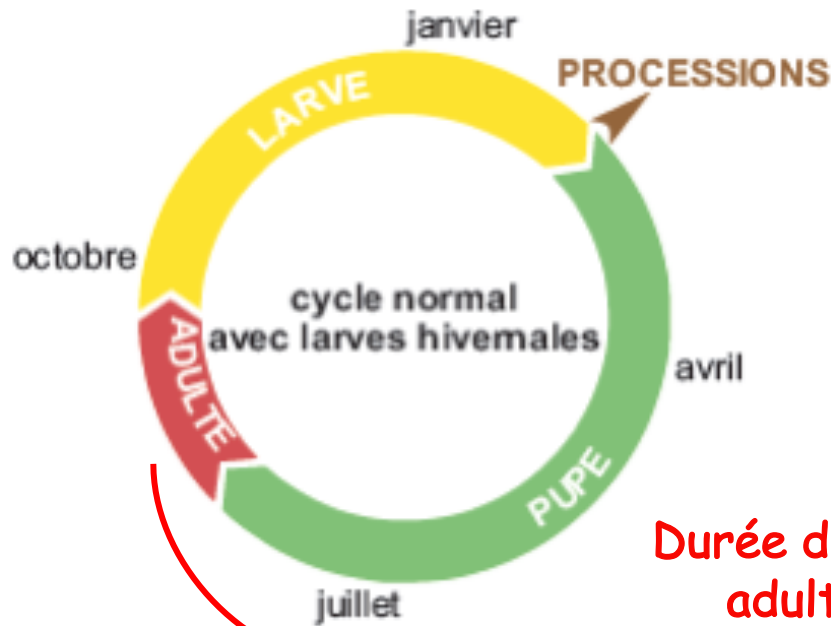
**Cycle modifié** observé uniquement dans la forêt de Leiria et comportant des larves estivales qui côtoient des larves hivernales (modifié d'après Santos et coll., 2010).



Aire de répartition très réduite (50 km x 10 km) au sein d'une forêt homogène de *P. pinaster*.  
Comparaison genom nucl et mt → même espèce mais forte # entre marqueurs microsatellites → effet de fondation probable pour la population estivale

Mecavol 12 Cycle de la processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa*) au Portugal. (in Tout-En-Un, Dunod 2014).

Cycle « normal »



Cycle modifié



Durée de vie limitée des adultes (3 - 4 j) + diachronisme

Pas de rencontre possible  
=  
isolement reproducteur

## A. La polyploïdisation

Conséquence d'une ou plusieurs duplications d'un génome entier  
= un des processus importants de l'évolution des plantes.

**Duplication génomique** = résultante d'une absence de RC en méiose

**Allopolyploïdie** = association par hybridation de deux génomes distincts dupliqués une ou plusieurs fois.

**Sélection sexuelle** entre les parents et les hybrides : fertilité généralement plus élevée entre individus de même nombre chromosomique.

Établissement d'une **barrière au flux de gènes** → isolement reproducteur rapide entre individus diploïdes et polyploïdes

## A. La polyploïdisation (suite)

Établissement d'une barrière au flux de gènes → isolement reproducteur rapide entre individus diploïdes et polyploïdes → **évolution indépendante des deux populations sans isolement géographique.**

**Spéciation par hybridation-polyploïdisation = processus extrêmement rapide d'isolement de deux espèces dans une niche écologique similaire et en sympatrie.**

Distribution des nouvelles espèces formées correspond à la répartition des zones d'hybridation → hétérogène et complexe = **évolution réticulée.**

## Les spartines (Spartina, Poacées)



## Un exemple de spéciation sympatrique



Copyright© 2001 P. Libourel

Marais salés littoraux, rôle écologique important dans la dynamique sédimentaire

Env 15 sp, toutes polyploïdes, 2 clades

L'un entièrement américain, constitué d'espèces tétraploïdes

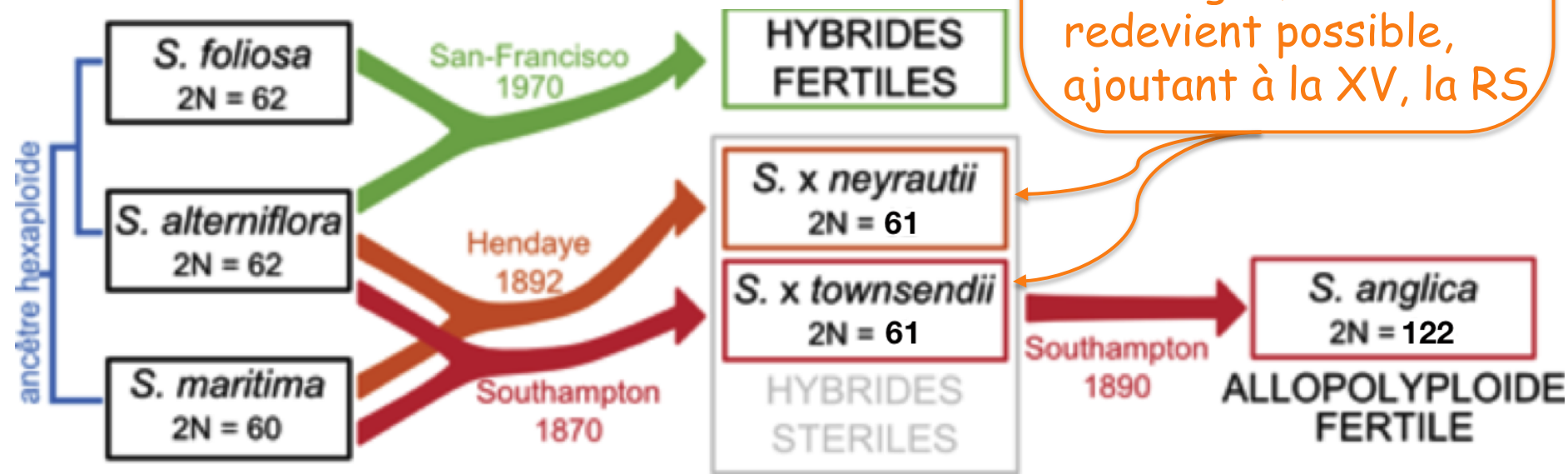
L'autre formé de 3 sp hexaploïdes

*S. alterniflora*, nativ des côtes atl américaines, invasive, hybridation aisée avec les espèces locales

*S. foliosa* endémique côtes pacif de Californie, peu # de *S. alterniflora*

*S. maritima*, nativ des côtes atl euro-africaines.

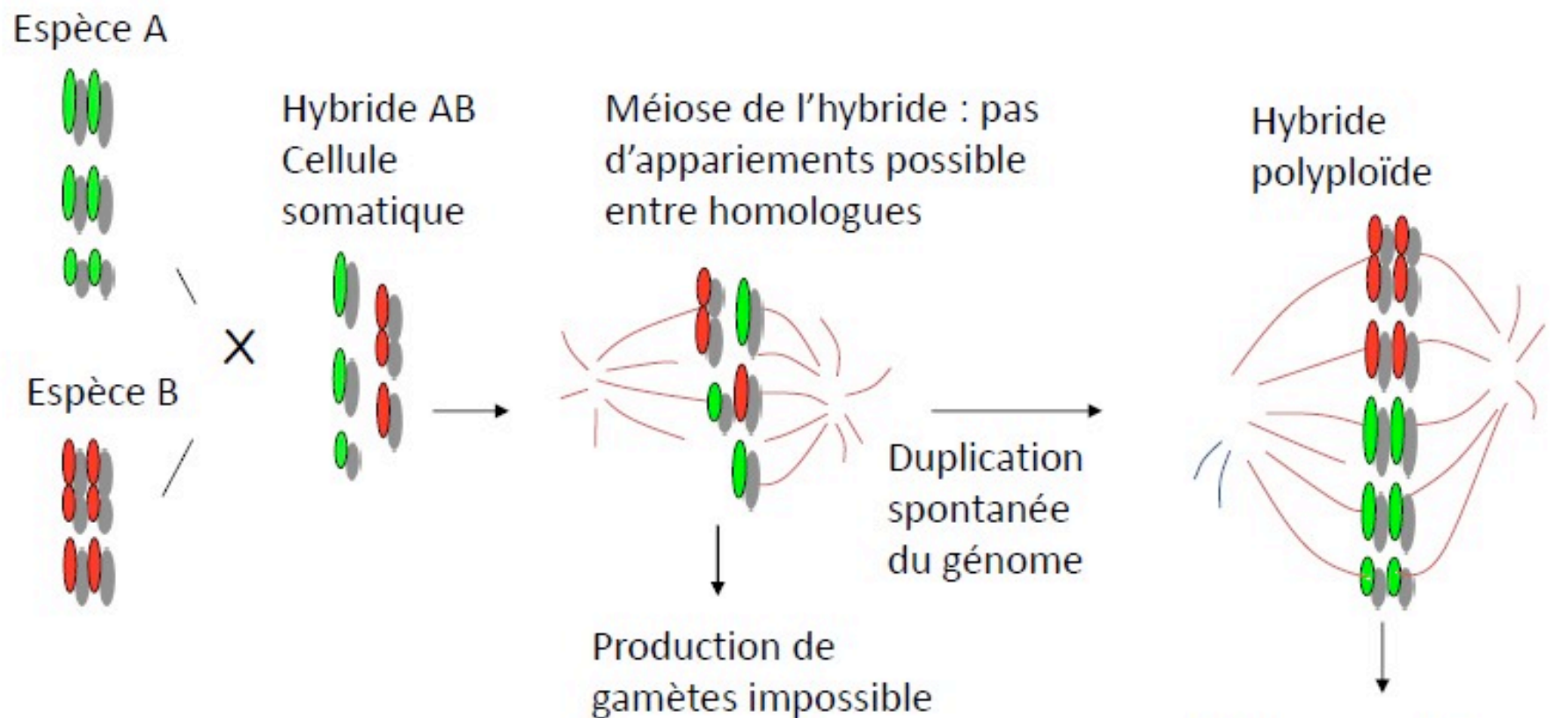
**Mecavol 13: Evolution récente des spartines par réticulation (modifié d'après M.Ainouche, 2012).**



Morphologie #  
 Profils d'express° de leurs gènes #  
 Maintien par XV  
 Accident de mitose → duplicat° du génome →  
 Chaque chr a son homologue, la méiose redevient possible, ajoutant à la XV, la RS

*S. maritima*, seule espèce connue en Europe avant l'introduction de *S. alterniflora*  
 Croisement fin XIXe → hybride stérile *S. townsendii*

Niche écologique + large  
 Aucun échange de gènes avec les parents →  
 Nouvelle sp en sympatrie

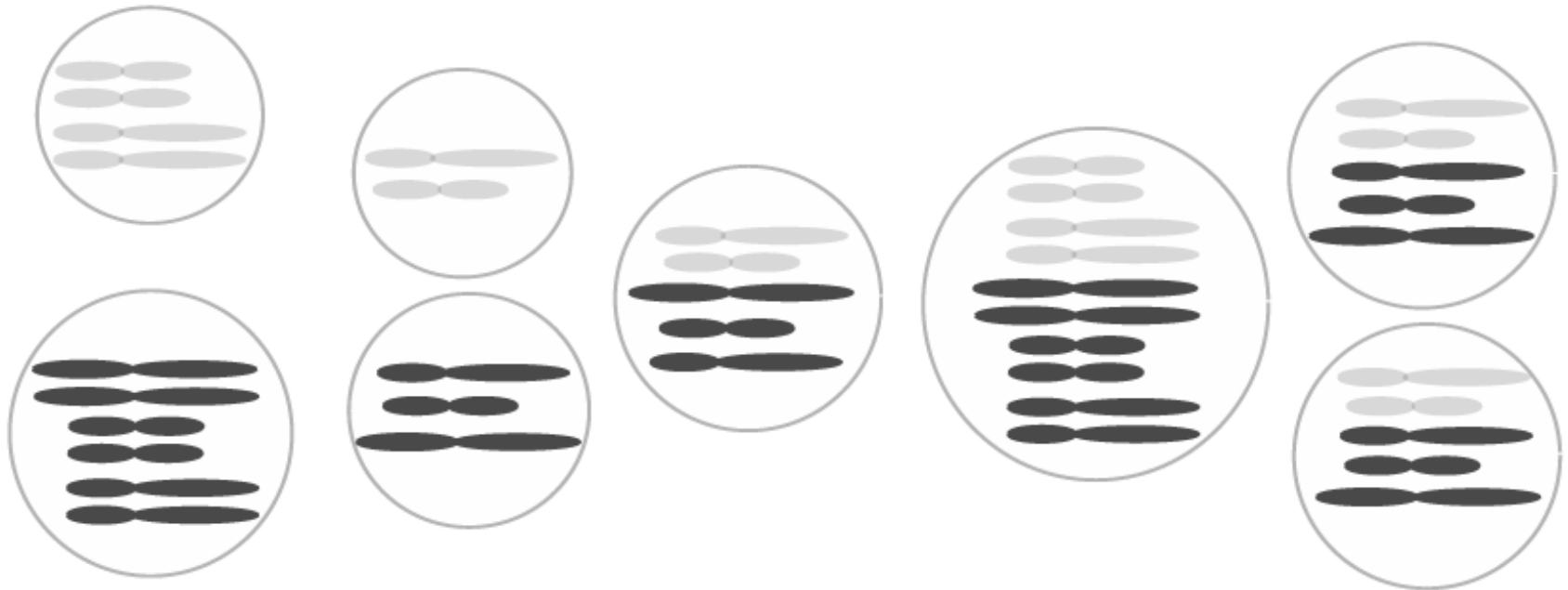


C'est une spéciation par **allopolyploïdie**, l'espèce a une **origine polyphylétique**. Trois **originalités végétales** y concourent : l'**hybridation**, l'**autofécondation**, la **multiplication végétative**. En effet, un individu hybride **unique peut donner une nouvelle espèce** grâce à l'**autofécondation** et la **multiplication végétative**.

Méiose possible car appariement entre chromosomes identiques issus de la duplication

# Modèle théorique de la formation d'une espèce par allopolyploïdie

Un zygote issu de la fécondation de 2 gamètes à garnitures chromosomiques différentes se développe en un individu hybride stérile, car la méiose y est profondément perturbée. Par doublement spontané du nombre de chromosomes survenant dans les cellules germinales de cet hybride, celui-ci peut produire des gamètes qui, par autofécondation donnent des individus à nombre pair de chromosomes, à l'origine d'une nouvelle espèce. Un mécanisme proche peut être proposé si le premier hybride fabrique des gamètes non réduits.



Cellules germinales diploïdes  
 $2n = 4$   
 $2n = 6$

Gamètes  
 $n = 2$   
 $n = 3$

Hybride stérile  
 $2n = 5$

Diploïdisation  
 $2n = 10$

Gamètes  
 $n = 5$



### **III. L'ESPÈCE, UN RÉSERVOIR D'ALLÈLES SOUS PRESSION ÉVOLUTIVE**

#### **III.1 LA POPULATION, LIEU DE POLYMORPHISME ALLÉLIQUE DYNAMIQUE**

##### **III.1.1 Le polymorphisme allélique**

*A. Comment estimer les fréquences alléliques ?*

*B. Comment expliquer le maintien de la variation allélique ?*

##### **III.1.2 Le modèle de Hardy-Weinberg**

*A. Les conditions du modèle et ses implications*

*B. Application du modèle théorique*

*C. Le test de conformité à la panmixie*

##### **III.1.3 Les limites du modèle de H-W**

*A. Etude d'une population de souris dans une grange*

*B. Les sources d'écart à l'équilibre*

## L'escargot des haies: *Cepeae nemoralis*

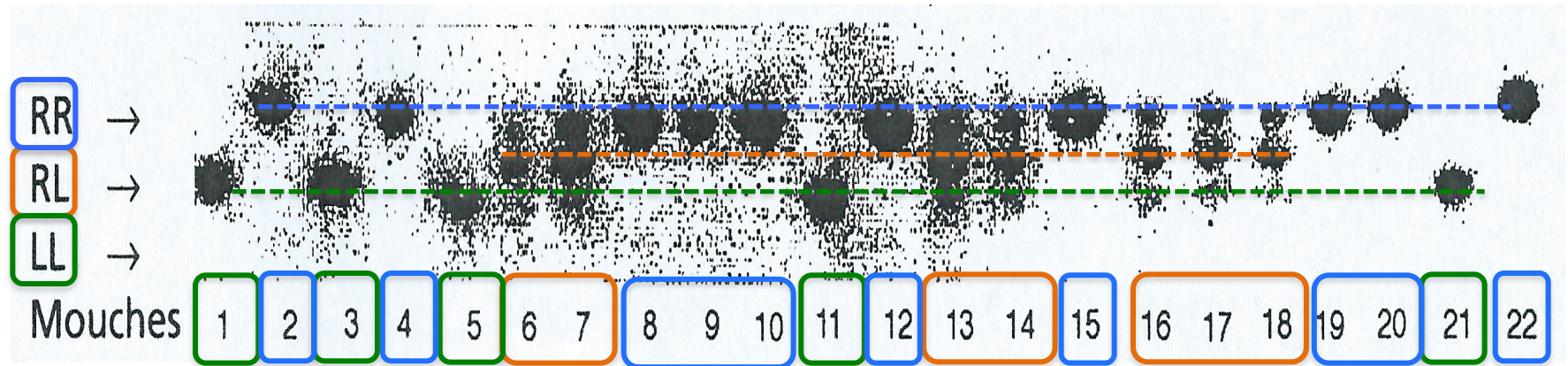


La variabilité phénotypique illustre une diversité génétique  
Couleur et striation de la coquille liées à des gènes polymorphiques  
Les gènes polymorphes représentent environ 20 % à 40 % des gènes

Le polymorphisme appréhendé par la comparaison de profils électrophorétiques de la **malate-déhydrogénase**, enzyme du métabolisme respiratoire. L'étude porte sur **22 mouches** (*Drosophila equinoxialis*). Cette enzyme est formée de **deux chaînes polypeptidiques qui se combinent spontanément après leur synthèse** : un polypeptide à **migration rapide (R)** et un polypeptide à **migration lente (L)**.

Les individus **homozygotes** ne fabriquent qu'**une forme** de cette enzyme (soit RR, soit LL) alors que les **hétérozygotes** en fabriquent **trois** (RR, LL et RL).

Sur l'électrophorèse, les homozygotes se présentent sous la forme d'une seule bande alors que les hétérozygotes en présentent trois.



10/22 homozygotes RR

5/22 homozygotes LL

7/22 hétérozygotes RL

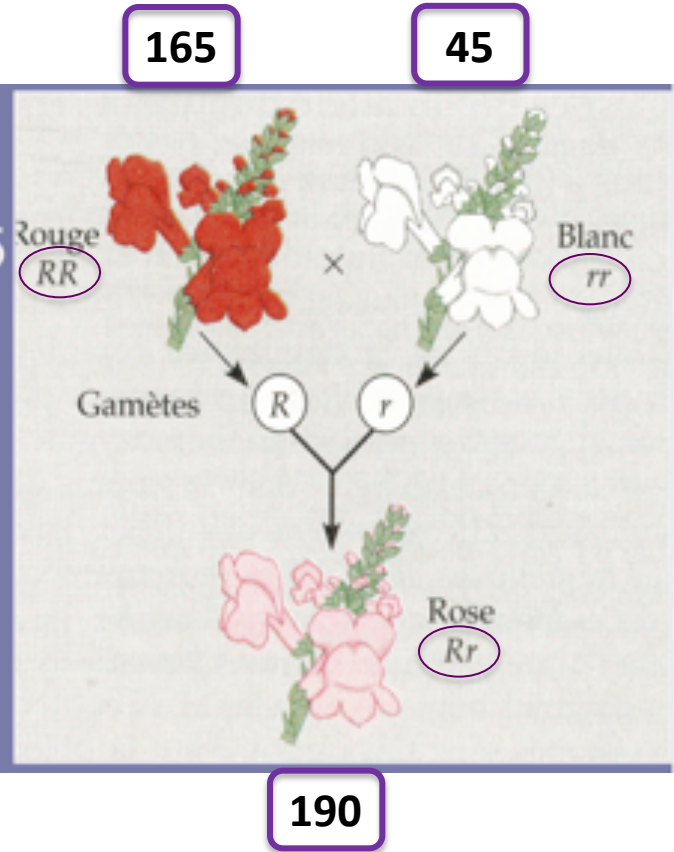
7/22 : 31,8 % d'hétérozygotes

Mecavol 14 : Le polymorphisme floral chez la gueule de loup, *Antirrhinum majus* (in V. Castric Univ Lille 1)

Soit 800 allèles car organisme 2n (diploïde)

Echantillon de 400 plantes d'une population:  
Rouges, n=165; Roses, n=190; Blanches, n=45

P = fréquence de l'allèle R dans l'échantillon  
 $= (2 \times 165 + 190) / 800 = 0.65$   
Q = fréquence de l'allèle r dans l'échantillon  
 $= (190 + 2 \times 45) / 800 = 0.35$   
Vérification:  $P + Q = 0.65 + 0.35 = 1.00$



Mecavol 15: Taux d'hétérozygotie et polymorphisme nucléotidique au sein de la séquence d'un gène donné

23 nucléotides

Individu X  
 1 : ACTAGTCCGAAATAGGTCAGTGA (a)  
 2 : ACTAGTCCGTAATAGGTCAGTGT (b)

Individu Y  
 3 : ACTAGTCCGAAATAGGTCAGTGA (a)  
 4 : ACTGGTCCGAAATAGGTCAGTGA (c)

Individu Z  
 5 : ACTGGTCCGAAATTGGTCAAGTGA (d)  
 6 : ACTGGTCCGAAATTGGTCAAGTGA (d)

4 allèles en fréquences :

Allele a (séquences 1+3)	2/6	: 1/3
Allèle b (séquence 2)		: 1/6
Allèle c (séquence 4)		: 1/6
Allèle d (séquences 5+6)	2/6	: 1/3

Hétérozygotie = 2/3

Le nombre de sites polymorphes :  $P_n = n_p/n_t$

$n =$  nombre de nucléotides soit  $5/23 = 0,217$

Polymorphisme nucléotidique

## La diversité nucléotidique

**p = probabilité qu'un site diffère entre deux séquences tirées au hasard.**

**Méthode de calcul :  $(n_p/n_t) \times (n_{p\ seq}/n_p)$ .**

nombre de sites polymorphes

nbre de nucléotides modifiés/nbre total de nucléotides

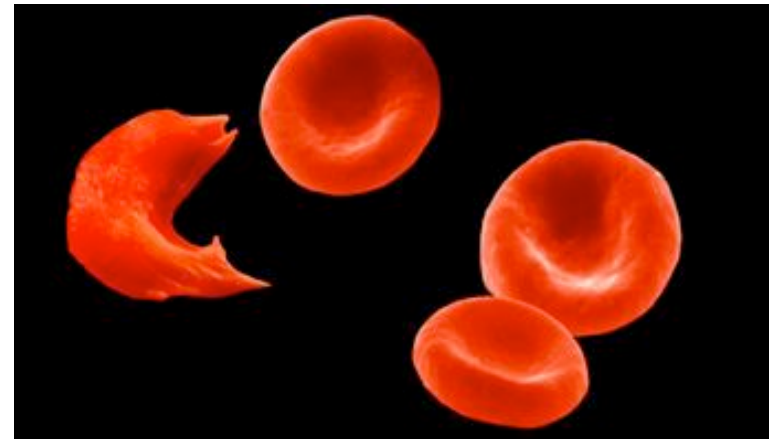
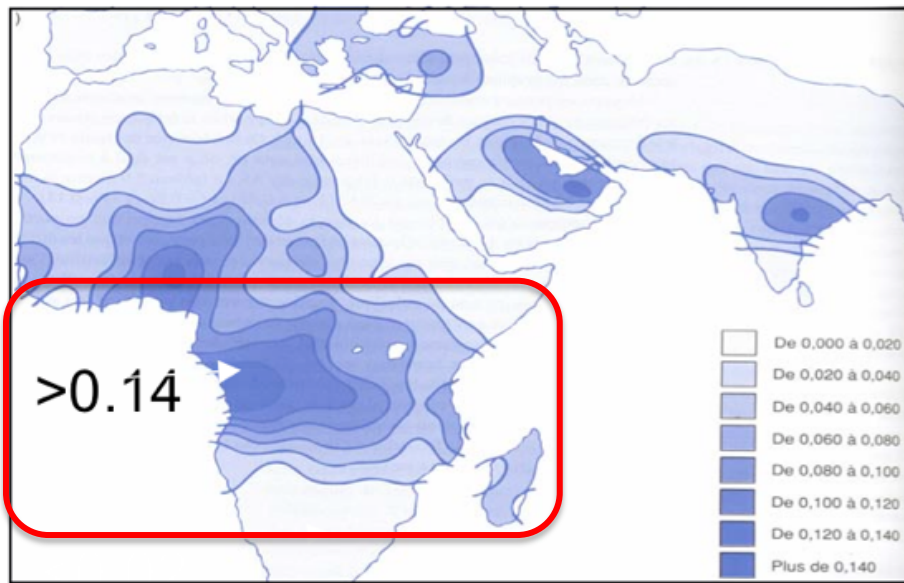
nombre de # entre nucléotides / nbre de nucléotides modifiés

1 : ACTAGTCCGAAATAGGTCAGTGA  
2 : ACTAGTCCGTAATAGGTCCTGT

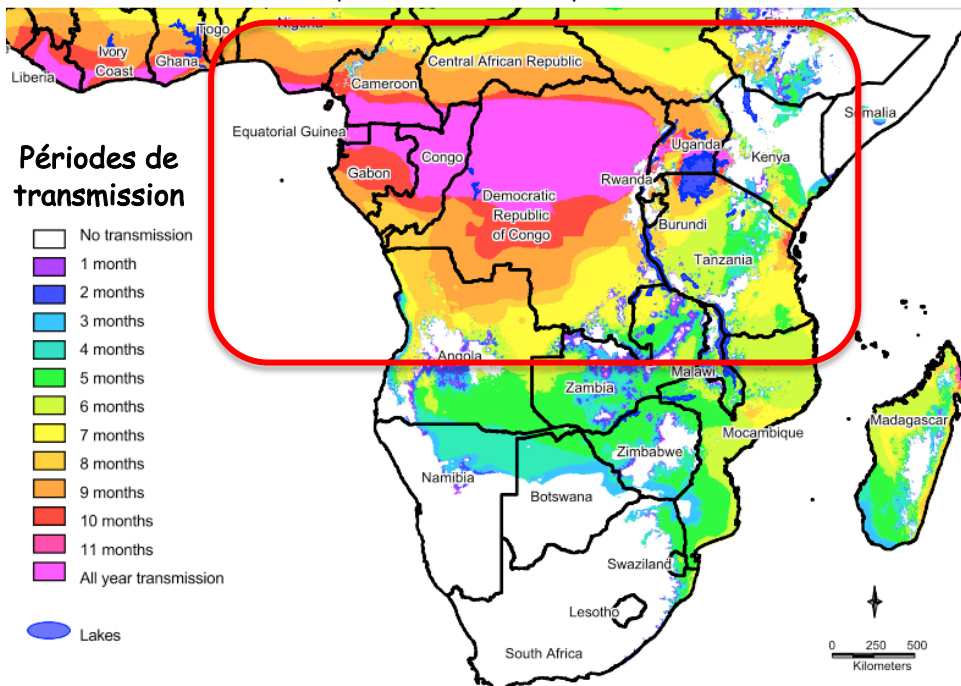
Séquences	1	2	3	4	5	6
1	-					
2	0,13	-				
3	0	0,13	-			
4	0,04	0,17	0,04	-		
5	0,09	0,22	0,09	0,04	-	
6	0,09	0,22	0,09	0,04	0	-

$(5/23) \times (3/5) = 3/23 = 0,13$

**Mecavol 16: Carte de répartition de la drépanocytose ou anémie falciforme (in V. Castric Univ Lille 1)**



Variabilité de la transmission du paludisme, dans le temps et dans l'espace, en Afrique au sud du 10ème parallèle Nord



Source : Mapping Malaria Risk in Africa (MARA), [www.mara.org.za](http://www.mara.org.za)

Les zones de forte fréquence S correspondent aux régions d'endémisme du paludisme ou malaria due au *Plasmodium falciparum*.

Les individus AS résistent mieux au paludisme (ou malaria) que les homozygotes AA.

Il y a un équilibre entre :

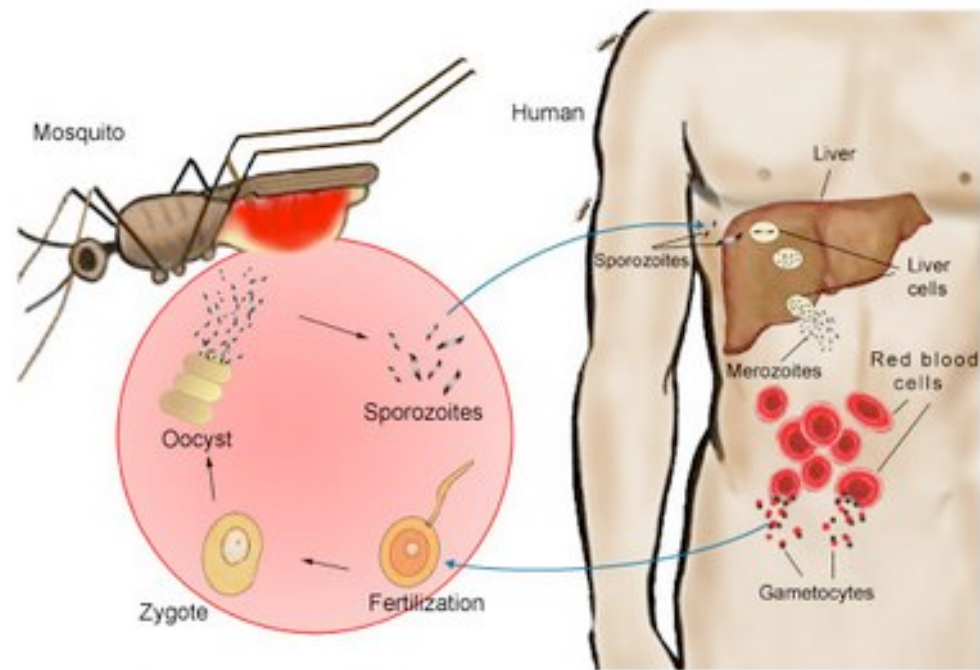
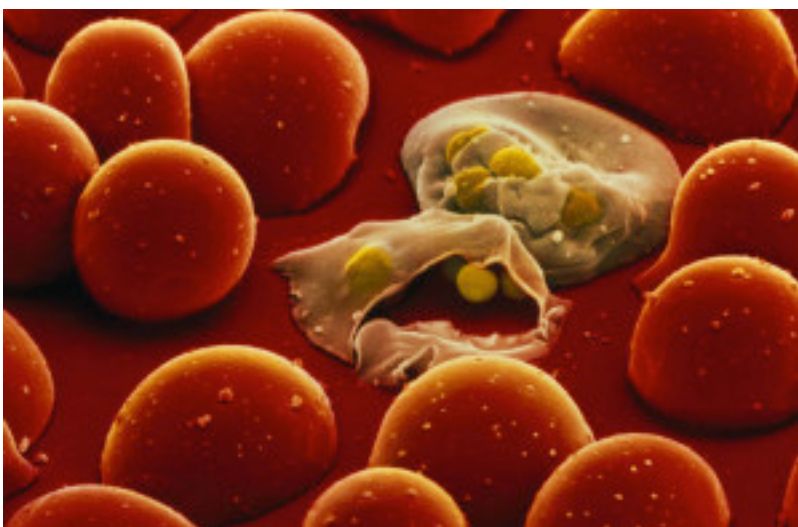
- ✓ Sélection de l'hétérozygote AS → augmentation de la fréquence de S.
- ✓ Contre sélection de l'homozygote létal SS → diminution de la fréquence de S.



# PALUDISME L'HÉCATOMBE SILENCIEUSE

Documentaire | 54mn

UNE MALADIE QUI TUE  
DEUX MILLIONS DE PERSONNES PAR AN



Life cycle of *Plasmodium*, protist that causes Malaria



**Mecavol 17** Fréquences génotypiques et géniques (in Génétique, collection synapses, hachette)

Soit le locus d'un gène A occupé par deux allèles  $A_1$  et  $A_2$ .

3 génotypes possibles:  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  et  $A_2A_2$ .

$p$  = fréquence de l'allèle  $A_1$  et  $q$  = fréquence de l'allèle  $A_2$  avec  $p+q = 1$

Soit un groupe de 300 individus répartis de la façon suivante :

génotypes		$A_1/A_1$	$A_1/A_2$	$A_2/A_2$	total
nombre d'individus		192	96	12	300
gènes	$A_1$	384	96	0	480
	$A_2$	0	96	24	120

600

• *Fréquences génotypiques*  
 $A_1/A_1$  192 : 300 = 0,64 ;  $A_1/A_2$  96 : 300 = 0,32 ;  
 $A_2/A_2$  12 : 300 = 0,04.

Fréquence ( $A_1A_1$ ) = P  
 Fréquence ( $A_1A_2$ ) = H  
 Fréquence ( $A_2A_2$ ) = Q

• *Fréquences géniques*  
 $A_1$  480 : 600 = 0,80 ;  $A_2$  120 : 600 = 0,20.

Fréquence ( $A_1$ ) = p  
 Fréquence ( $A_2$ ) = q

Si l'on désigne par P, Q, H (hybride) les fréquences des génotypes, on en déduit les fréquences géniques p et q :

$$p = P + \frac{1}{2} H ; q = Q + \frac{1}{2} H.$$

Fréquence de l'allèle  $A_1$  = fr ( $A_1 A_1$ ) +  $\frac{1}{2}$  fr ( $A_1 A_2$ )  
 Fréquence de l'allèle  $A_2$  = fr ( $A_2 A_2$ ) +  $\frac{1}{2}$  fr ( $A_1 A_2$ )

# La loi de HARDY-WEINBERG

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

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

Rappel:  $p = P + 1/2H$  et  $q = Q + 1/2H$

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

## Mecavol 18 : Les conditions d' application de la loi de HARDY-WEINBERG

Population de taille suffisamment grande pouvant être considérés comme illimitée → pas d'isolats.

Pas de migration dans un sens ou dans l'autre qui perturberaient les fréquences des allèles et des génotypes.

Pas de mutation pour la même raison.

Pas de sélection due à une fertilité différente selon le génotype.

Les croisements se font au sein d'une même génération.

Les croisements se produisent au hasard au sein de la population. Cela implique que tous les gamètes soient également viables et capables de participer à la fécondation : c'est ce qu'on appelle la panmixie

Si ces conditions sont réunies alors

✓ Une seule génération de panmixie suffit pour atteindre les fréquences génotypiques de Hardy-Weinberg.

✓ Les fréquences alléliques restent constantes → absence d'évolution du locus considéré → maintien du polymorphisme génétique

Mais ces conditions sont rarement réunies → Le modèle de Hardy Weinberg est un « modèle nul » : il s'agit d'un modèle de base considéré valide par défaut.

Mecavol 19 : Application du modèle de Hardy-Weinberg (in Tout-En-Un, Dunod 2014)

L'étude porte sur un échantillon de 300 vaches. Est pris en compte le gène C qui gouverne la couleur de la robe. Il existe sous deux allèles, R et W, codominants.

	108/300	144/300	48/300			
Phénotype	Rouge	Rouan	Blanc	Total	F (C <sup>R</sup> )	F (C <sup>W</sup> )
Génotype	C <sup>R</sup> C <sup>R</sup>	C <sup>R</sup> C <sup>W</sup>	C <sup>W</sup> C <sup>W</sup>	300	0,6	0,4
N observé	108	144	48	300		
F génotypique	0,36	0,48	0,16			
F (H-W)	(0,6) <sup>2</sup> = 0,36	2 x (0,6 x 0,4) = 0,48	(0,4) <sup>2</sup> = 0,16			
	p <sup>2</sup>	2pq	q <sup>2</sup>			

Annotations: Blue arrows point from observed counts to genotype frequencies. Green arrows point from calculated allele frequencies to the Hardy-Weinberg genotype frequencies. A green formula  $[(2 \cdot 108) + 144] / 600$  points to the C<sup>R</sup> frequency, and another green formula  $[144 + (2 \cdot 48)] / 600$  points to the C<sup>W</sup> frequency.

L'hypothèse panmictique est vérifiée. Aucun allèle ne va envahir la population aux dépens des autres : le polymorphisme génétique du locus considéré se maintient de façon stable.

Est-ce toujours le cas ?

Mecavol 20 : Fréquence des génotypes AA, A' A' et AA' dans la descendance d' une population panmictique où les fréquences des allèles A et A' sont respectivement p et q (in Barbault, Dunod 2008)

Etude du polymorphisme du locus estérase dans une population de souris *Mus musculus* occupant une grange.

Peut-on calculer les effectifs génotypiques attendus dans une population théorique idéale ?

Génotype	AA	AA'	A'A'	F (A)	F (A')
F génotypique	0,226	0,400	0,374	0,426	0,574

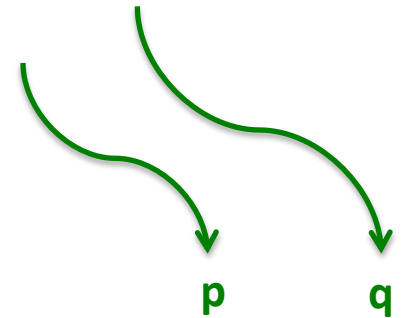
**Mecavol 20 : Fréquence des génotypes AA, A' A' et AA' dans la descendance d' une population panmictique où les fréquences des allèles A et A' sont respectivement p et q (in Barbault, Dunod 2008)**

Utilisons la loi de Hardy-Weinberg :  $p = P + 1/2H$  et  $q = Q + 1/2H$

Fréquence de l'allèle A' =  $q = fr(A'A') + \frac{1}{2}(AA') = 0,374 + 400/2 = 0,574$

Fréquence de l'allèle A =  $p = fr(AA) + \frac{1}{2}(AA') = 0,226 + 400/2 = 0,426$

Avec  $p + q = 1 \rightarrow 0,574 + 0,426 = 1$



	P	H	Q	p	q
Génotype	AA	AA'	A'A'	F (A)	F (A')
F génotypique	0,226	0,400	0,374	0,426	0,574
F (H-W)	$(0,426)^2 =$ style="border: 1px solid orange;">0,181	$2 \times (0,426 \times 0,574) =$ style="border: 1px solid orange;">0,489	$(0,574)^2 =$ style="border: 1px solid orange;">0,329		
	$p^2$	$2pq$	$q^2$		

**Hétérozygotes plus rares que prévus et homozygotes plus nombreux que prévu →**

- ✓ **Groupes familiaux avec des croisements consanguins, ce qui favorise l'homozygotie.**
- ✓ **Effectif dans la grange fini et non infini.**

Cas d'une population de tomates autogames

Génotype

AA

Aa

aa

Fréq. gén. (t)

P

H

Q

Autogamie

AA x AA

Aa x Aa

aa x aa

AA

$\frac{1}{2}$  Aa

aa

Fréq. gén. (t+1)

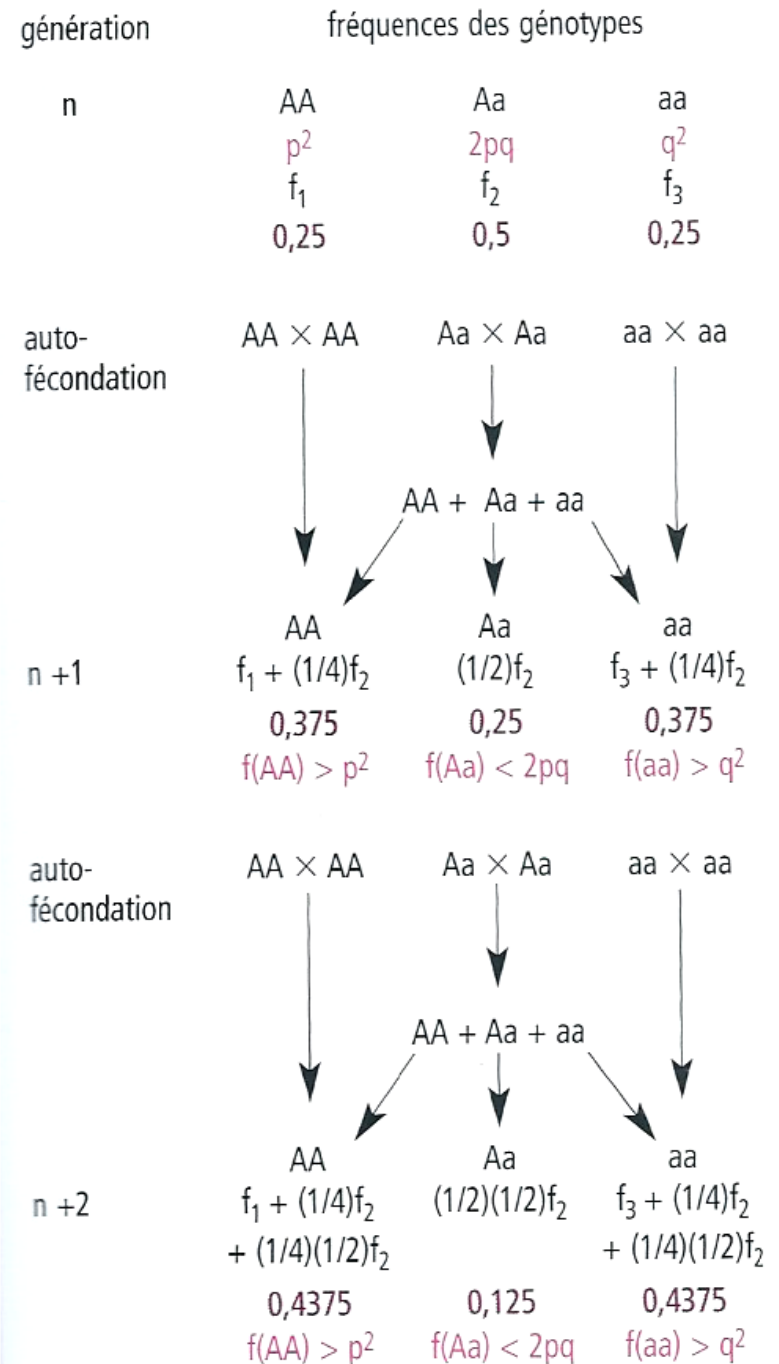
$P + \frac{1}{4} H$

$\frac{1}{2} H$

$Q + \frac{1}{4} H$

En partant d'une population autogame composée de 100 % d'hétérozygotes, il ne faudra ainsi que 5 générations pour que la fréquence des hétérozygotes soit inférieure à 5 %  $(1/2)^5 = 0,031$ .

# Mécavol 21 : Évolution des fréquences alléliques en situation d'autofécondation (d'après M. Harry, Maloine, 2008).



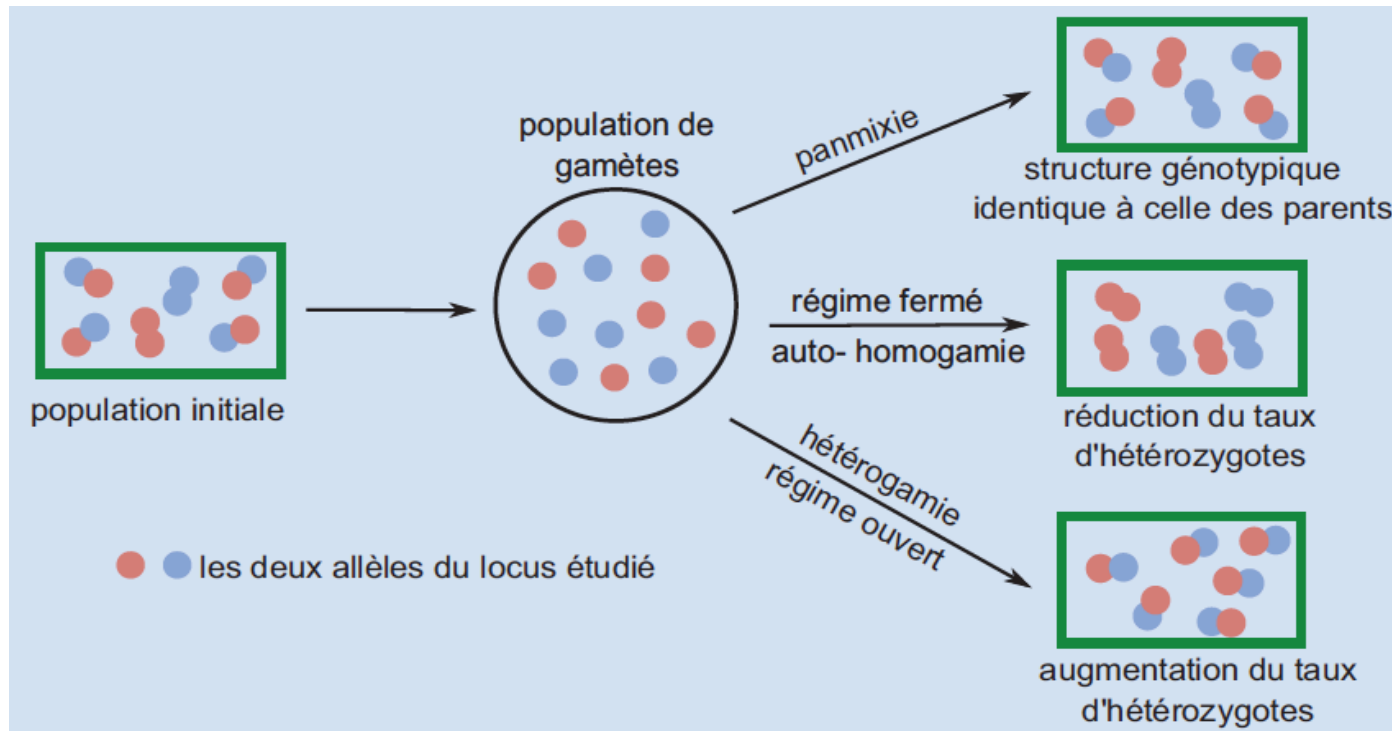


**Autogamie, homogamie ou consanguinité : systèmes fermés** limitant la rencontre aléatoire des gamètes et conduisant à l'homozygotie totale; ils s'opposent à la panmixie.

**Hétérogamie : système ouvert** permettant des croisements qui conduisent à un taux d'hétérozygotes supérieur à celui attendu par le modèle de H-W. L'hétérogamie favorise les gènes de la forme la plus rare.

Le régime ne peut être défini que pour un locus donné. Dans la population humaine, les 3 cas décrits sont retrouvés :

- Panmixie pour les groupes sanguins,
- Hétérogamie pour le déterminisme du sexe
- Une certaine homogamie pour la couleur de la peau.



## III.2 LES ENSEIGNEMENTS DU MÉLANISME INDUSTRIEL DE LA PHALÈNE DU BOULEAU

### III.2.1 La découverte du phénomène

### III.2.2 Les mécanismes de sélection

*A. Les données du pattern de distribution*

*B. Le rôle des migrations*

### III.2.3 La valeur sélective d'un trait dépend de sa fréquence dans l'environnement.

Découverte du « mélanisme industriel » en Angleterre fin du XIX<sup>ème</sup>.  
Insecte lépidoptère nocturne, la phalène du bouleau ou *Biston betularia* (L.).

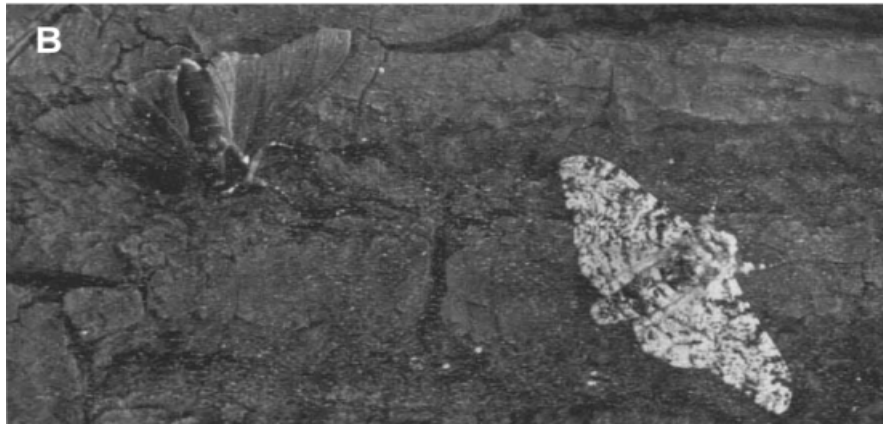
C'est l'une des premières démonstrations de la sélection naturelle

Années 1952-56, étude quantitative du « mélanisme industriel » par Kettlewell

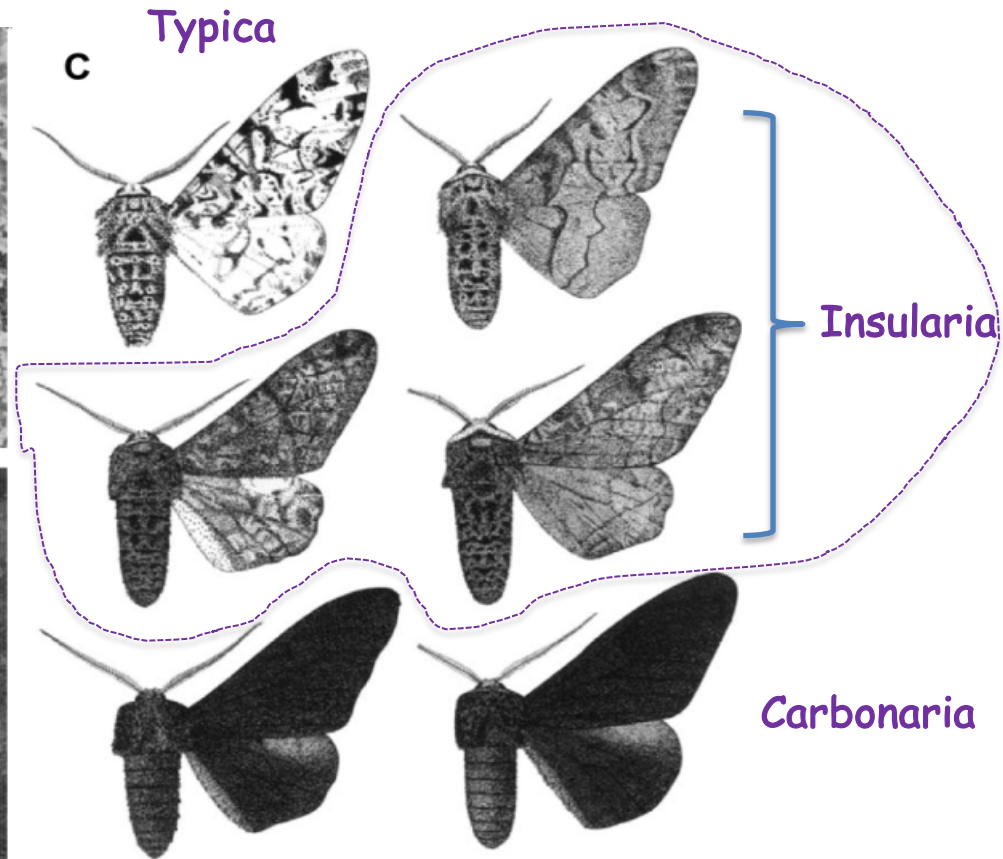
Expériences classiques de captures-marquages-relâchés-recaptures sur les papillons mâles

## Mecavol 22: Les morphotypes la Phalène du bouleau *Biston betularia*

A gauche : Forme typique (cercle en bas) et mélanique (en haut) reposant sur un tronc recouvert de lichens dans une zone non polluée



B : Forme mélanique (en haut à gauche) et typique (en bas à droite) reposant sur un tronc dépourvu de lichens dans une zone polluée (près de Birmingham).



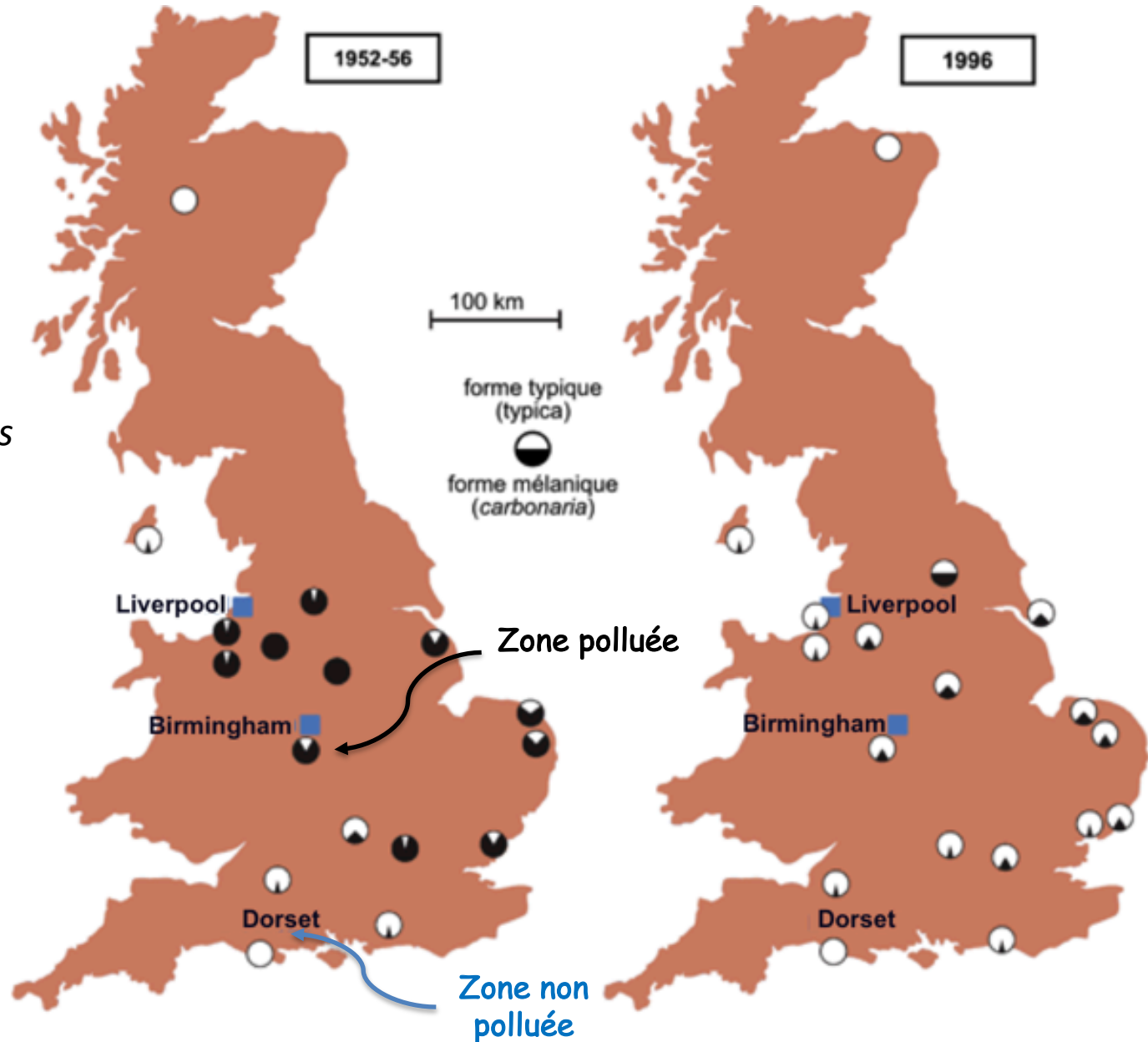
Vers 1895, dans les grands bassins houillers du nord de l'Angleterre, la forme *carbonaria* remplace presque totalement la forme typique, jusqu'alors plus fréquente. Le lien entre « mélanisation » et « industrialisation » est rapidement suggéré

## Mecavol 23: Évolution de la distribution géographique des variants de *Biston betularia* au Royaume-Uni (d'après Grant et coll., 1998, modifié).

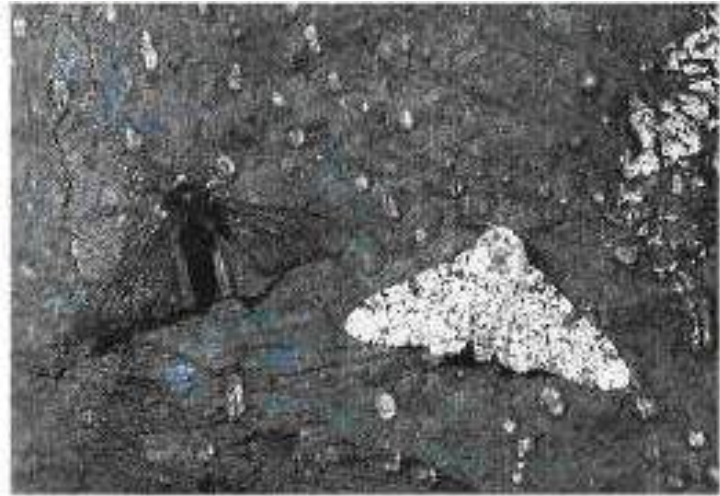
La partie noire des disques représente la fréquence des variants mélaniques dans chaque localité.

La partie blanche correspond à la fréquence combinée des formes typiques et intermédiaires.

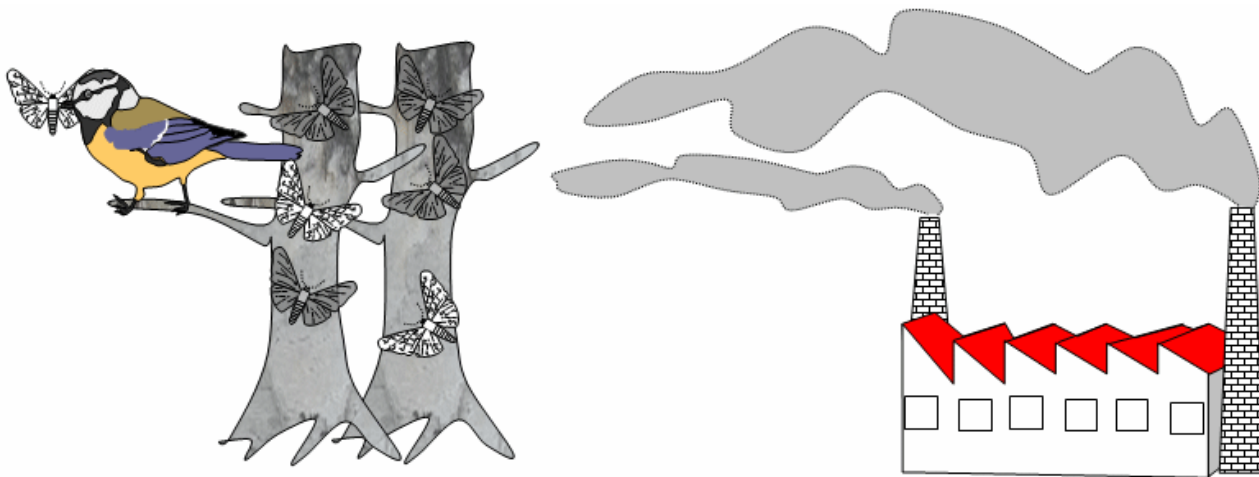
La diminution de la forme mélanique en 1996 est associée au déclin de l'activité industrielle et aux mesures environnementales.



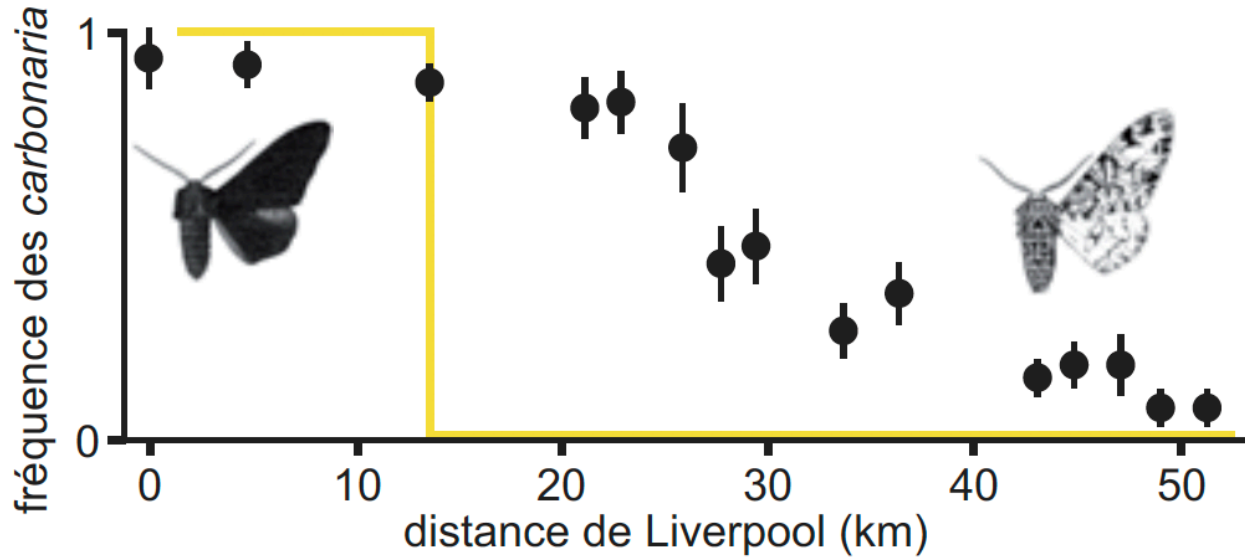
*Phoenicurus phoenicurus*



La prédation exercée par le rouge queue sur le morphe le plus visible (i.e moins cryptique)



**Mecavol 24: Cline observé et modèle théorique de prédation expliquant la répartition du mélanisme industriel chez *Biston betularia* (modifiés d'après Kettlewell, 1957, Berry, 1990, Gouyon et coll. 1997).**



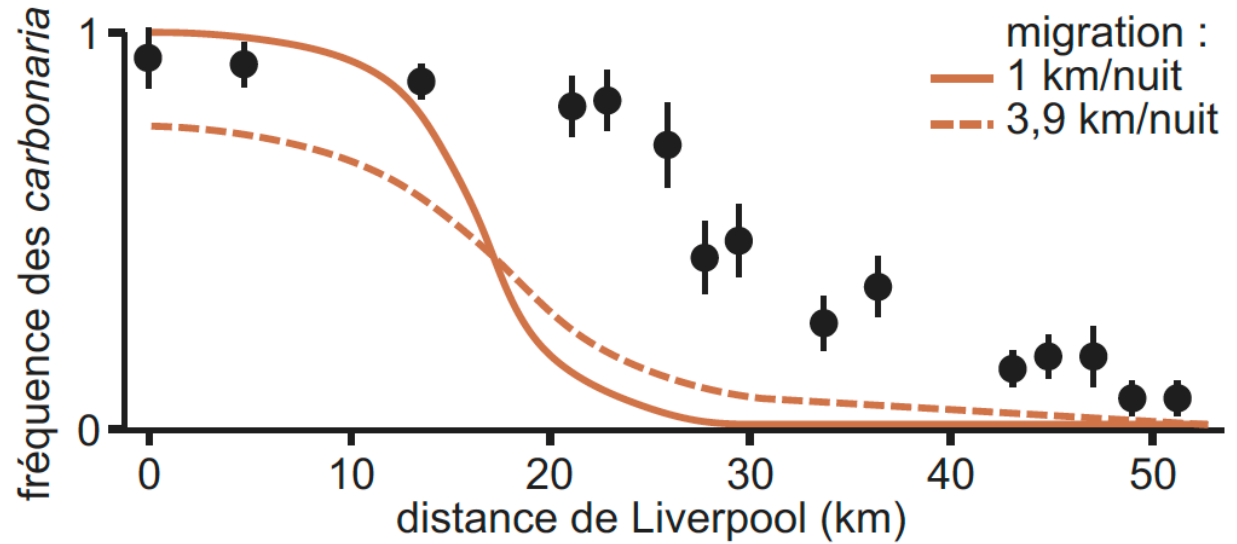
*Cline NNE-SSW de fréquence de la forme carbonaria (ronds noirs) et valeur de la prédation (ligne brisée) sur chacune des formes le long d'un transect entre Liverpool (zone urbaine polluée) et le nord du pays de Galles (zone rurale).  
Barres verticales: erreur standard.*



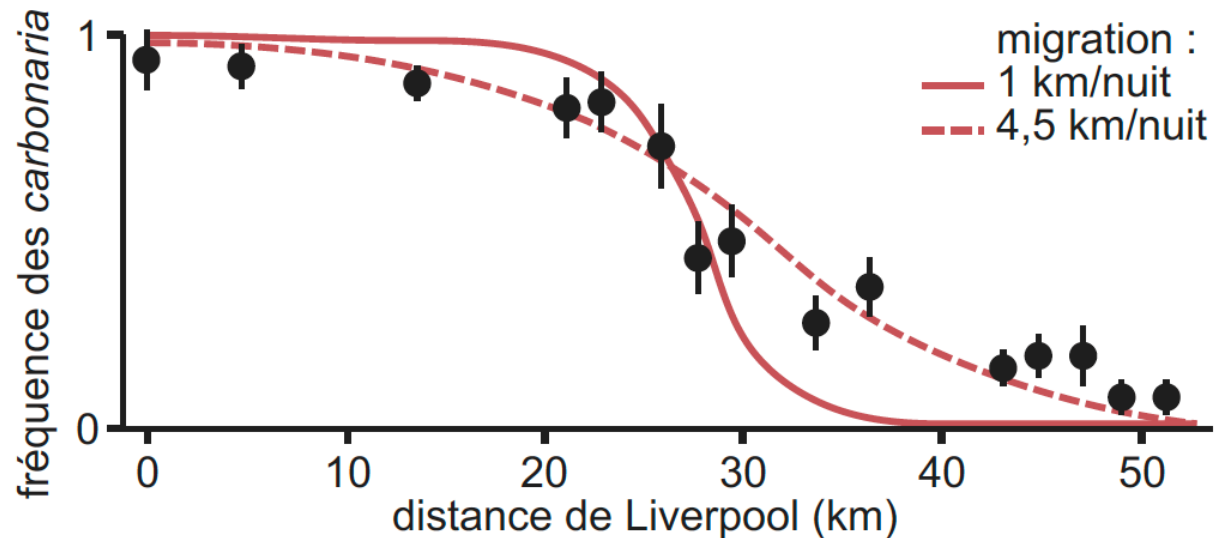
**Mecavol 25: Modèles théoriques expliquant le cline observé chez *Biston betularia* (modifiés d'après Kettlewell, 1957, Berry, 1990, Gouyon et coll. 1997).**

*La valeur sélective relative des typica est de 0,86. Barres verticales: erreur standard.*

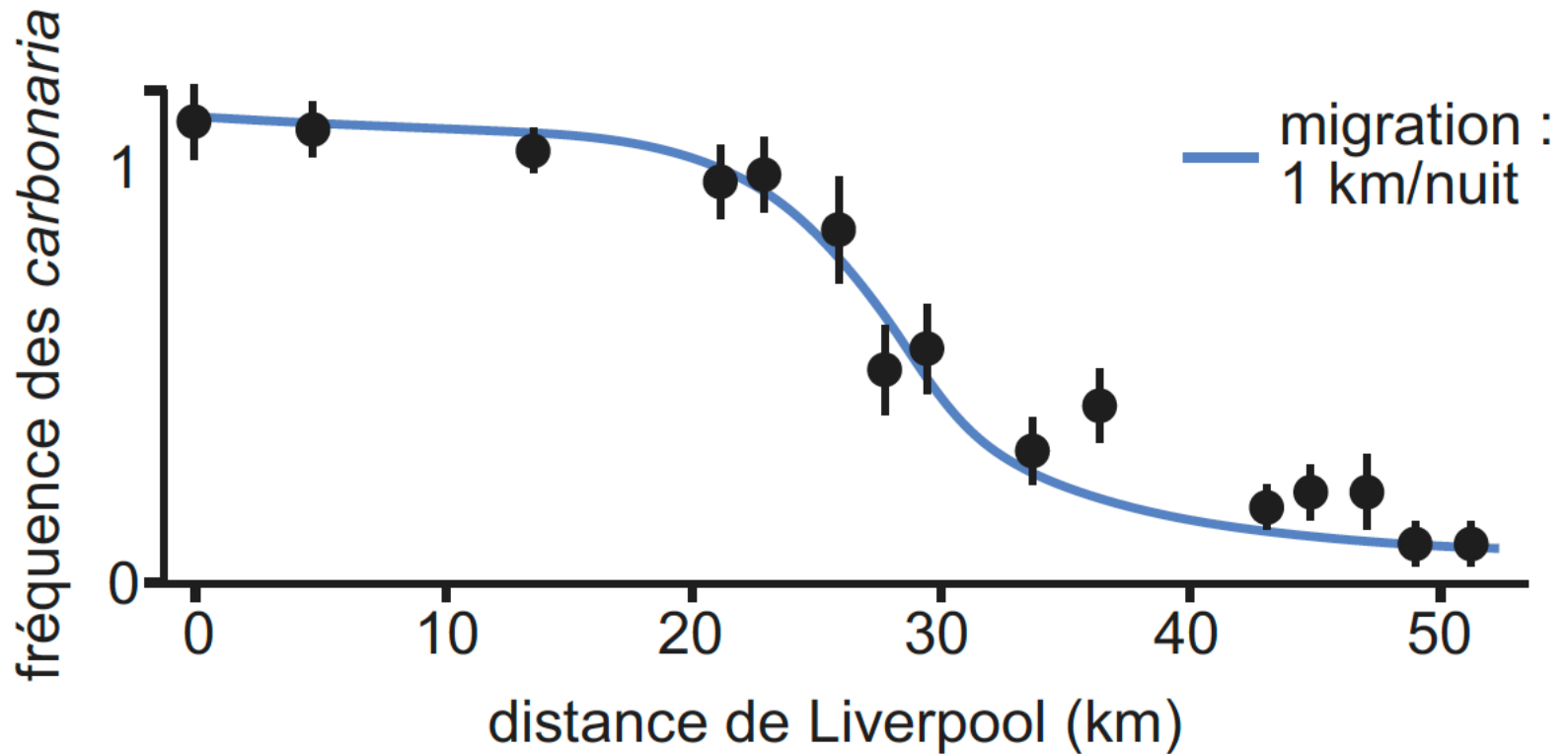
*(a) Modèle incluant  
prédation et  
migration*



*(b) Modèle incluant  
prédation et migration et  
sélection non visuelle*



Mecavol 26: Modèle théorique incluant une sélection fréquence-dépendante pour expliquer la répartition du mélanisme industriel chez *Biston betularia* (modifié d'après Kettlewell, 1957, Berry, 1990, Gouyon et coll. 1997).





La valeur sélective d'un caractère dépend de paramètres complexes : pression de prédation, fréquence de ce caractère dans la population

La phalène du bouleau illustre une adaptation rapide aux changements environnementaux d'origine anthropique et principalement contrôlés par la prédation.

Résultats de Kettlewell toujours très discutés, notamment l'oubli du morphotype *Insularia* dans la démonstration.

3 allèles (C, t, i) impliqués: *Carbonaria* (CC, Ct, Ci), *typica* (tt) et *insularia* gris foncé et gris clair (respectivement ii et it).

Quel est le lien entre les modalités de sélection, l'évolution des fréquences alléliques dans les populations et l'adaptation ?

Comment s'opère le tri génétique au sein de la structure génétique d'une population ?

# IV. LES PROCESSUS À L'ORIGINE D'UNE PRESSION ÉVOLUTIVE

## IV.2. LA SÉLECTION EXERCE UN TRI GÉNÉTIQUE ORIENTÉ

### IV.2.1 La fitness ou valeur sélective

*A. Le calcul de la fitness*

*B. L'orientation de la sélection*

**Mecavol 27 Extrait de « *L'origine des espèces par le moyen de la sélection naturelle, ou la préservation des races favorisées dans la lutte pour la vie* » 1859, Charles Darwin**

« *Pouvons-nous douter [...] que les individus ayant quelque avantage, aussi léger soit-il, sur les autres, auraient une meilleure chance de survie et de procréer leurs caractères ? D'autre part, nous pouvons être sûrs que n'importe quelle variation du moindre degré nuisible serait indéniablement détruite. C'est cette conservation de variations favorables et le rejet des variations nuisibles, que j'appelle - **Sélection Naturelle** - » (C. Darwin, 1859).*

## Mecavol 27: Valeur sélective absolue et relative : un exemple de calcul.

Soit une population de papillons présentant un polymorphisme de coloration alaire. On observe trois types de couleurs codées par deux allèles co-dominants (NN = noir, JJ = jaune et NJ = brun). Dans cette population la prédation par les oiseaux est stable et s'exerce différenciellement selon le phénotype. Les chercheurs ont démontré que 45% des papillons noirs, 90% des papillons bruns et 10% des papillons jaunes arrivent à l'âge adulte et sont aptes à se reproduire. Calculez les valeurs sélectives absolues  $w$  et relatives  $\omega$  et le coefficient de sélection  $s$  et remplissez le tableau ci-dessous.

	Papillon noir NN	Papillon brun NJ	Papillon jaune JJ
<b>Valeur sélective absolue <math>w</math></b>			
<b>Valeur sélective relative <math>\omega</math></b>			
<b>Coefficient de sélection <math>s</math></b>			

	Papillon noir NN	Papillon brun NJ	Papillon jaune JJ
<b>Valeur sélective absolue <math>w</math></b>	<b>0,45</b>	<b>0,9</b>	<b>0,1</b>
<b>Valeur sélective relative <math>\omega</math></b>	<b><math>0,45/0,9 = 0,5</math></b>	<b><math>0,9/0,9 = 1</math></b>	<b><math>0,1/0,9 = 0,1</math></b>
<b>Coefficient de sélection <math>s</math></b>	$\omega_{NN} = 1 - s$ d'où $s = 1 - 0,5 = 0,5$		$\omega_{JJ} = 1 - s'$ d'où $s' = 1 - 0,1 = 0,9$

**Plus  $s$  est élevé , plus la sélection est importante**

Population di-allélique ( $A, a$ ) avec  $f_{(A)} = p$  et  $f_{(a)} = q$  avec  $p + q = 1$

Supposons des différences de viabilité ou de fertilité entre génotypes  $\rightarrow f_{(A)}$  et  $f_{(a)}$  seront modifiées chez les adultes reproducteurs.

La viabilité relative des trois génotypes étant différentes, leurs **valeurs sélectives absolues** indépendantes notés  $w_1, w_2$  et  $w_3$  sera différente (s'il n'y a pas de sélection,  $w_1 = w_2 = w_3$ ).

Génotypes	AA	Aa	aa
Fréquences	$w_1 p^2$	$w_2 2pq$	$w_3 q^2$

En considérant que la valeur sélective absolue totale de la population est:

$$w = w_1 p^2 + w_2 2pq + w_3 q^2$$

Estimons les nouvelles fréquences alléliques (= proportions de gamètes produits)

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

Rappel:  $p = P + 1/2H$  et  $q = Q + 1/2H$

Soit un gène ayant deux allèles notés A et a avec  $F(A) = p$  et  $F(a) = q$  tels  $p + q = 1$ .

$\Delta p$  = variation de fréquence allélique p due à la pression de sélection.

Le signe de  $\Delta p$  nous donne l'évolution des fréquences alléliques de génération en génération. Sous l'effet de la sélection,  $F(A)$  augmente si  $\Delta p > 0$  et diminue si  $\Delta p < 0$ . Pour  $\Delta p = 0$ , la population est à l'équilibre. Le signe de  $\Delta p$  dépend des valeurs sélectives. Par convention, on attribue la valeur de 1 à la fitness la plus grande.

Le calcul est basé sur le fait que  $p$  et  $q$  sont des fréquences et que  $p + q = 1$  :

$$\Delta p = p' - p = \frac{w_1 p^2 + w_2 pq}{w} - p = \frac{1}{w} [w_1 p^2 + w_2 pq - p(w_1 p^2 + 2w_2 pq + w_3 q^2)]$$

On factorise par  $p$  :

$$= \frac{p}{w} [w_1 p + w_2 q - w_1 p^2 - 2w_2 pq - w_3 q^2]$$

$$= \frac{p}{w} [w_1(p - p^2) + w_2 q(1 - 2p) - w_3 q^2]$$

or  $p - p^2 = p(1 - p) = pq$ . On peut donc factoriser le crochet par  $q$  :

$$\Delta p = \frac{pq}{w} [w_1 p + w_2(1 - 2p) - w_3 q]$$

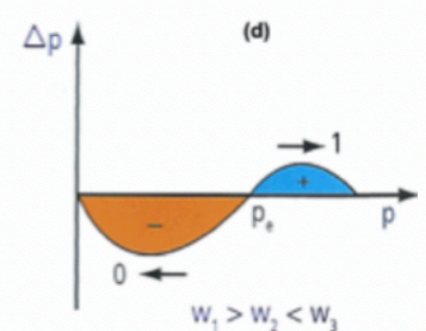
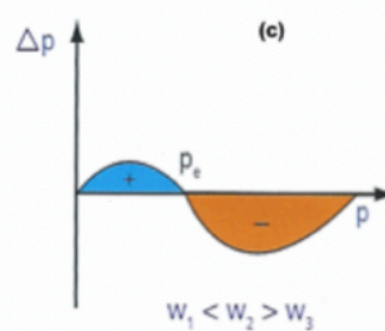
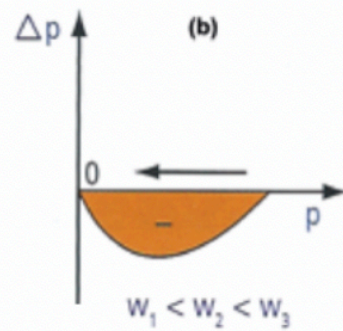
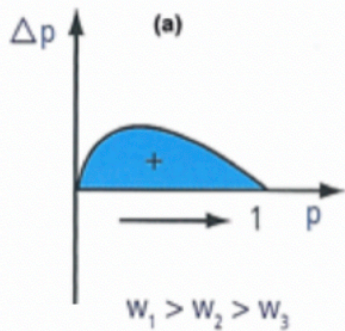
Reste à voir que  $1 - 2p = 1 - p - p = q - p$ . On arrive ainsi à :

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

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

La formule montre que le signe de  $\Delta p$  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	$\Delta P$	$P_{lim}$
<b>Cas (a)</b>	$w_1 > w_2 > w_3$	+	+	$> 0$	1
<b>Cas (b)</b>	$w_1 < w_2 < w_3$	-	-	$< 0$	0
<b>Cas (c)</b>	$w_1 < w_2 > w_3$	-	+	si $p > p_e : \Delta p < 0$ si $p < p_e : \Delta p > 0$	$p_e$ $p_e$
<b>Cas (d)</b>	$w_1 > w_2 < w_3$	+	-	si $p > p_e : \Delta p > 0$ si $p < p_e : \Delta p < 0$	1 0



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

# IV. LES PROCESSUS À L'ORIGINE D'UNE PRESSION ÉVOLUTIVE

## IV.2. LA SÉLECTION EXERCE UN TRI GÉNÉTIQUE ORIENTÉ

### IV.2.1 La fitness ou valeur sélective

*A. Le calcul de la fitness*

*B. L'orientation de la sélection*

### IV.2.2 Les différentes modalités de sélection

*A. La sélection directionnelle*

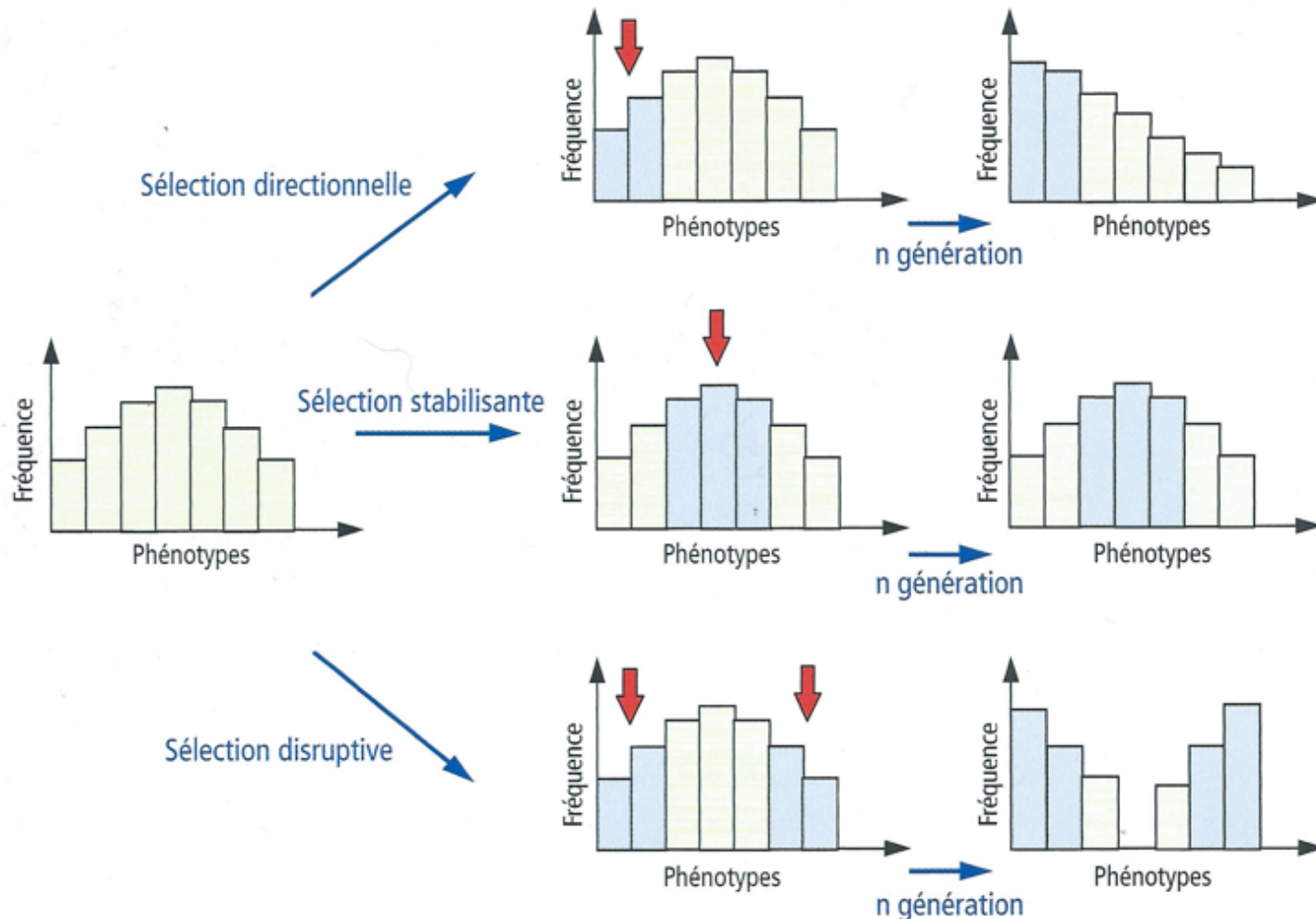
*B. La sélection stabilisatrice*

*C. La sélection diversifiante*



## Mecavol 29 : Les formes de sélection (in M. Harry, Maloine, 2008)

Sélection directionnelle : les individus s' écartant du phénotype moyen présente la plus grande valeur sélective ; Sélection stabilisante : les individus présentant le phénotype moyen présente la plus grande valeur sélective ; Sélection disruptive : les individus présentant des phénotypes extrêmes, s' écartant du phénotype moyen, présentent la plus grande valeur sélective



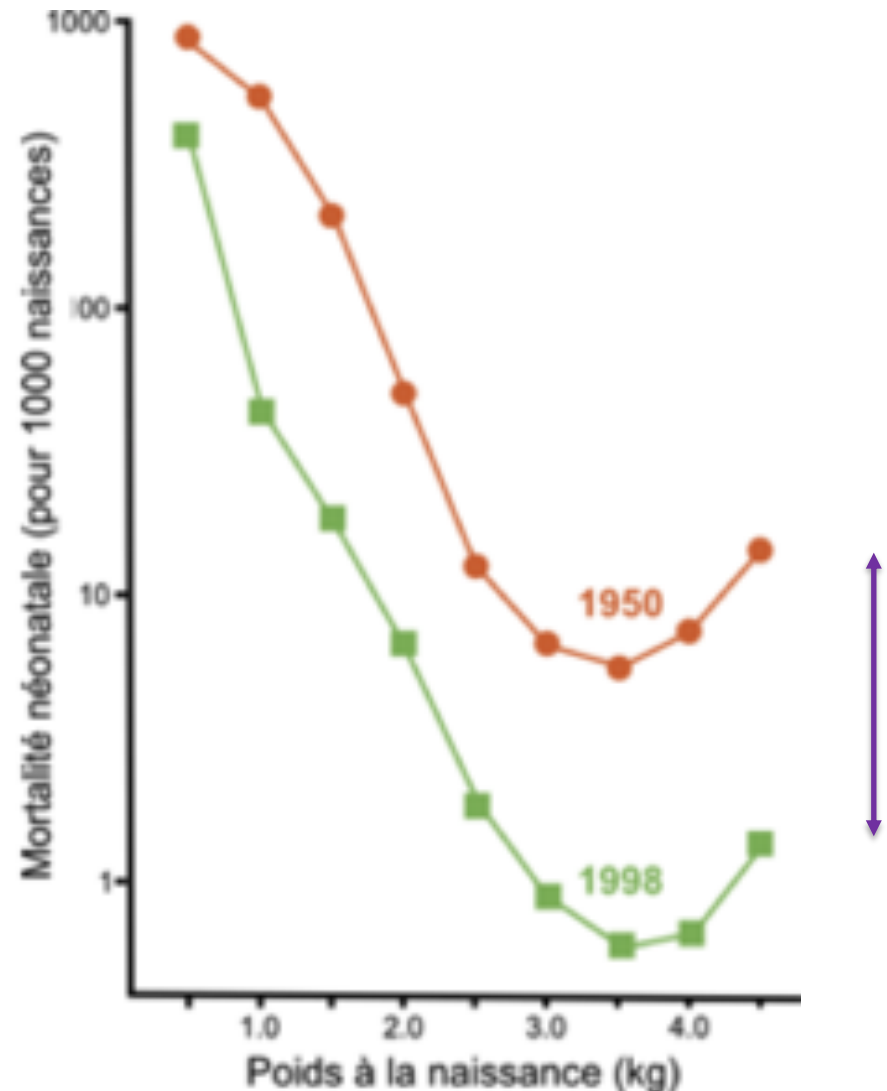
## Mecavol 30: Mortalité néonatale chez l'homme en fonction du poids au Etats-Unis en 1950 et 1998 (modifié d'après Wilcox, 2001).

Un exemple de *sélection stabilisatrice*

*Fitness* plus élevée pour les phénotypes intermédiaires

Moyenne du caractère phénotypique stable mais sa variance diminue suite à la sélection

Mortalité infantile nettement plus basse aujourd'hui quelle que soit la masse du nouveau-né →  
Augmentation de la *Fitness* de ce caractère en 50 ans



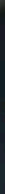
**Mecavol 31 Distribution des fréquences de la taille du bec chez trois espèces de pinsons des Galápagos (*Geospiza* sp.) vivant en sympatrie (sur l'île de Santa Cruz située dans l'archipel des Galápagos (Modifié d'après Grant et coll.,1985)**



*G. fuliginosa*



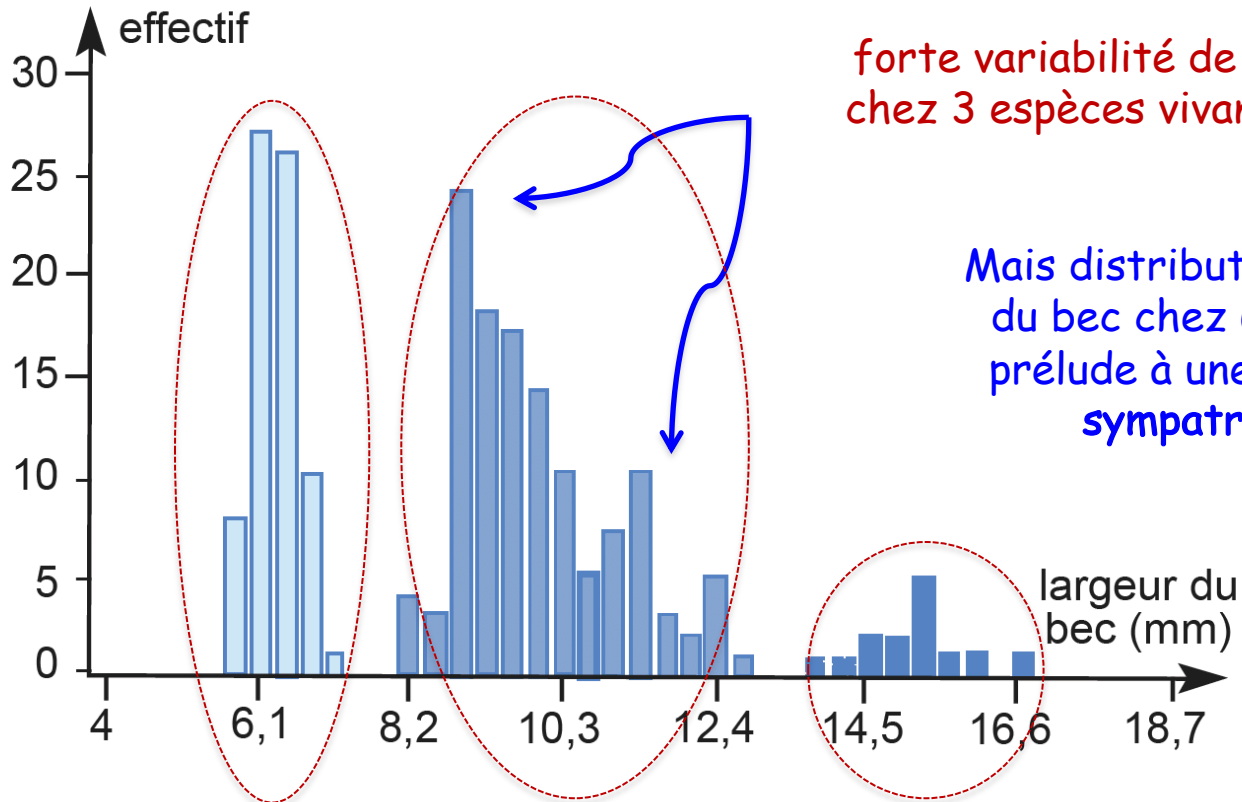
petit *G. fortis*



grand *G. fortis*



*G. magnirostris*



forte variabilité de largeur du bec chez 3 espèces vivant en sympatrie

Mais distribution bimodale du bec chez *G. fortis* → prélude à une spéciation sympatrique ?

# IV. LES PROCESSUS À L'ORIGINE D'UNE PRESSION ÉVOLUTIVE

## IV.2. LA SÉLECTION EXERCE UN TRI GÉNÉTIQUE ORIENTÉ

### IV.2.1 La fitness ou valeur sélective

*A. Le calcul de la fitness*

*B. L'orientation de la sélection*

### IV.2.2 Les différentes modalités de sélection

*A. La sélection directionnelle*

*B. La sélection stabilisatrice*

*C. La sélection diversifiante*

### IV.2.3 Sélection balancée et maintien du polymorphisme génétique

*A. La distribution du paludisme et de la drépanocytose*

*B. La sélection fréquence-dépendante*

## Mecavol 32: Comparaison des distributions géographiques du paludisme et des thalassémies en Afrique et Eurasie (Modifiée d'après Weatherall, 2008).

*Plasmodium falciparum* → paludisme (ou malaria) → nombreuses pandémies et décès.

Parasite transmis à l'homme par l'anophèle femelle: migrat° vers le foie, maturat° , puis proliférat° dans les hématies → diverses pathologies (fièvre, anémie, ...) → forte mortalité infantile (avant l'âge de reproduction !).

**Drépanocytose:** mutatio° ponctuelle du gène la chaîne  $\beta$  de la globine (Glu → Val) → HbS

En hypoxie, HbS polymérisée en fibrilles → déformat° des GR → anémie et flux sanguin perturbé.

Expression de la maladie chez les homozygotes récessifs (Hb SS): espérance de vie très diminuée / hétérozygotes (Hb AS) qui ne souffrent quasiment pas et aux homozygotes sains (Hb AA). La maladie exerce donc une **pression de sélection négative** sur HbS:  $f_{(S)}$  très faible en EU et USA

$F_{(HbS)}$  très élevée en Afrique subsaharienne, dans les zones d'endémicité du paludisme → Hyp de rôle protecteur de la mutatio° /paludisme → maintien de la mutatio° par une **pression de sélection positive**.

L'anémie falciforme ou drépanocytose confère une protect° contre le paludisme. Pourquoi ?



1. En hypoxie, le parasite ne peut pas se multiplier dans les globules rouge Hb SS ou Hb AS
2. Hématies Hb SS ou Hb AS infectées par le parasite préférentiellement éliminées par les phagocytes
3. Individus porteurs de Hb S ont un taux supérieur d'anticorps

Protection contre le paludisme

+

Absence d'effet physiopathologique majeur chez les hétérozygotes Hb AS



Avantage sélectif des hétérozygotes HbAS / homozygotes Hb AA

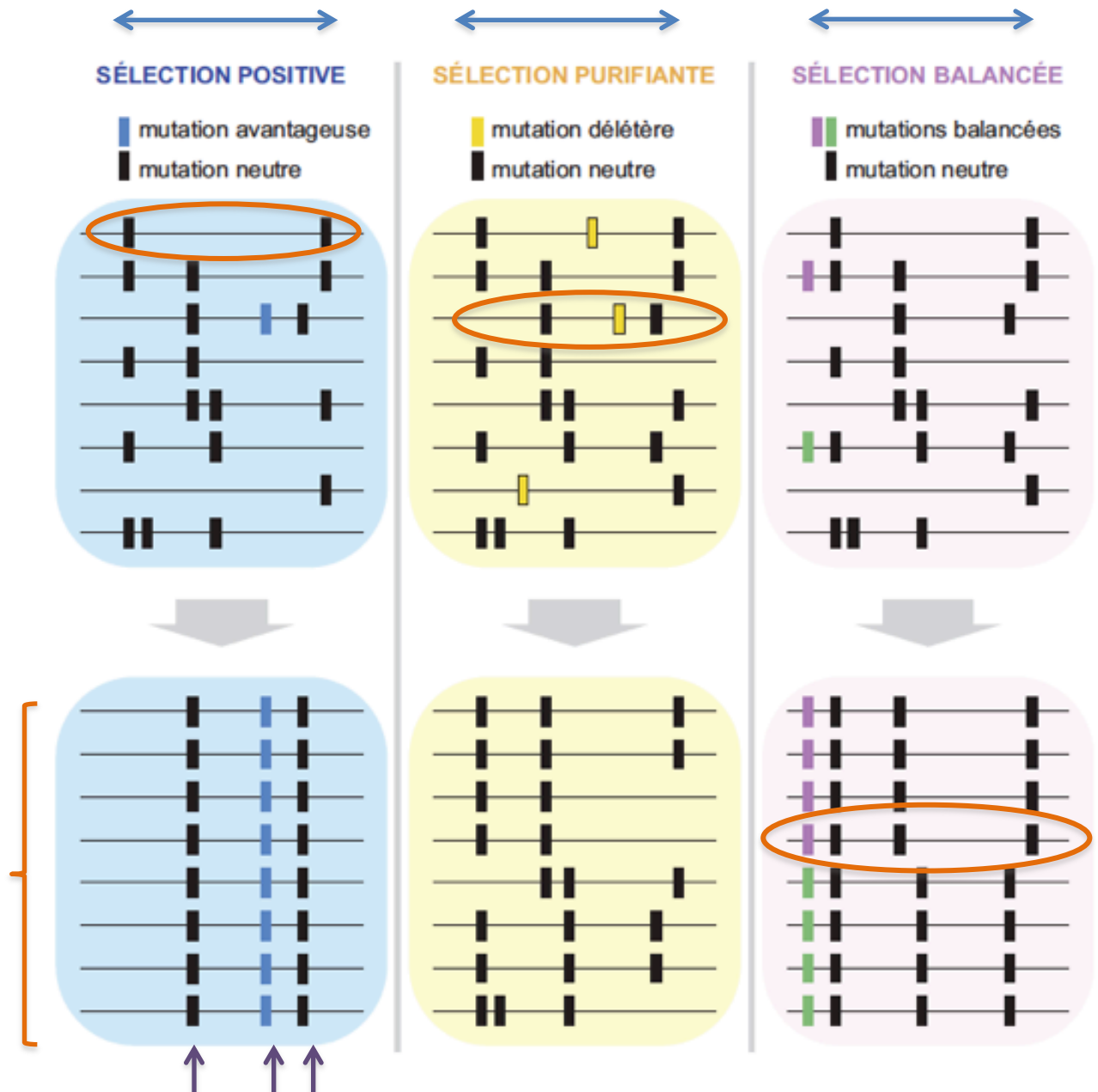
# Mecavol 33a: Les formes de sélection à l'échelle moléculaire (in Tout-En-Un, Dunod, 2014)

**Haplotype** = combinaison de nucléotides polymorphes (allèles) liés physiquement le long d'une séquence d'ADN.

Polymorphisme nucléotidique du aux mutations, favorables, défavorables ou neutres → **sélection directionnelle, stabilisatrice** ou **diversifiante**. Lorsque plusieurs mutations favorables coexistent au même **locus**, la sélection contribue à maintenir la diversité allélique en équilibre dynamique : on parle de **sélection balancée**.

Chaque ligne horizontale représente la même portion d'un gène. ←→

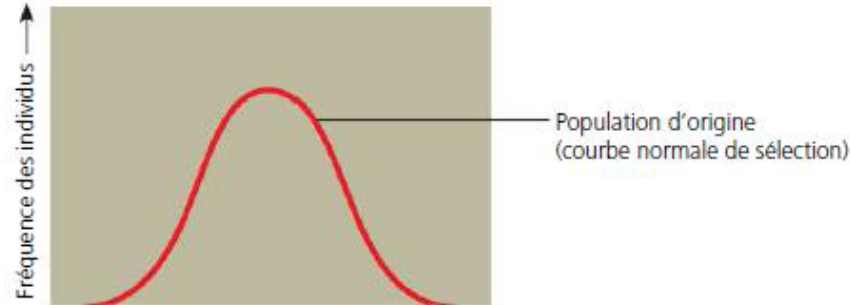
On considère ici 8 haplotypes d'individus de la même espèce.



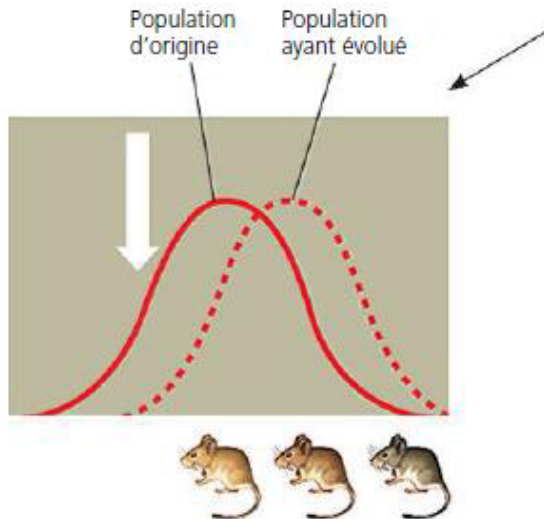
# Mecavol 33b : les différentes formes de sélection

Modalités de sélection	Spectre de fréquence des phénotypes sélectionnés	Variabilité intraspécifique	Exemples
Sélection directionnelle négative	Diminue la proportion des variants de phénotype extrême	faible variabilité	Phalène (morphes typica en environnement pollué)
Sélection directionnelle positive	Augmente la proportion des variants de phénotype extrême	faible variabilité	Phalène (morphes carbonaria en environnement pollué)
Sélection stabilisatrice	Augmente la proportion des variants de phénotype intermédiaire	Variabilité +/- forte, dépend du niveau d'hétérozygotie	Masse des nouveaux-nés et mortalité néonatale
Sélection divergente	Augmente la proportion des variants de phénotype extrême	forte variabilité	Taille du bec des pinsons du Galapagos
Sélection balancée	Maintient la proportion des variants de phénotype intermédiaire	forte variabilité	Système paludisme-Drépanocytose
Sélection fréquence-dépendante	Augmente ou diminue la proportion de variants de phénotypes extrêmes selon qu'il y a avantage du rare ou du fréquent.	variabilité +/- forte	Système proie-prédateur

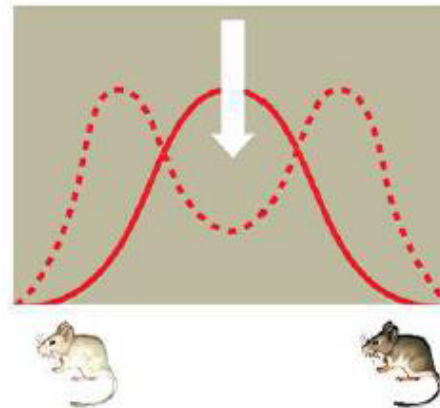




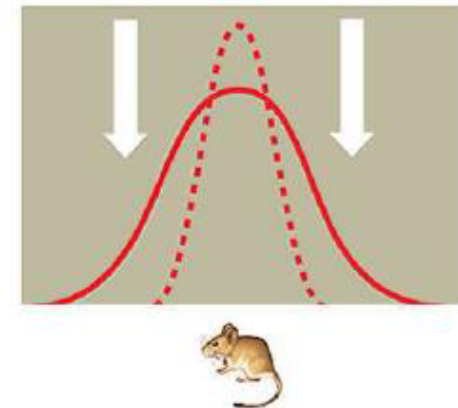
Phénotypes (couleur du pelage)



**(a) La sélection directionnelle** modifie la composition générale de la population en favorisant les phénotypes situés à une seule extrémité de la distribution. Dans ce cas-ci, elle favorise les individus plus sombres, parce que ceux-ci vivent entre les roches foncées, ce qui les camoufle des prédateurs.



**(b) La sélection divergente** favorise les deux phénotypes extrêmes : les fréquences relatives des souris sylvestres au pelage très clair et très foncé ont augmenté. Ces individus ont colonisé un habitat hétérogène, par exemple le sous-bois foncé d'une forêt de feuillus ou de conifères parsemée de nombreuses clairières aux teintes plus nuancées, ce qui désavantage les souris aux couleurs intermédiaires.



**(c) La sélection stabilisante** élimine les phénotypes extrêmes de la population et favorise les individus aux couleurs intermédiaires. Si le milieu se compose de roches ni très foncées ni très pâles, les souris très foncées ou très pâles seront désavantagées par la sélection.

**Les modes de sélection naturelle.** Ces illustrations indiquent trois modalités possibles de l'évolution d'une population imaginaire de souris sylvestres (*Peromyscus maniculatus*) qui présentent une variation héréditaire pour la couleur du pelage (teinte claire à teinte foncée).

Les graphiques montrent les changements qui se produisent au fil du temps dans la fréquence des individus dont la couleur du pelage est différente. Les flèches blanches symbolisent l'action exercée par la sélection naturelle contre certains phénotypes.

# IV. LES PROCESSUS À L'ORIGINE D'UNE PRESSION ÉVOLUTIVE

## IV.2. LA SÉLECTION EXERCE UN TRI GÉNÉTIQUE ORIENTÉ

### IV.2.1 La fitness ou valeur sélective

*A. Le calcul de la fitness*

*B. L'orientation de la sélection*

### IV.2.2 Les différentes modalités de sélection

*A. La sélection directionnelle*

*B. La sélection stabilisatrice*

*C. La sélection diversifiante*

### IV.2.3 Sélection balancée et maintien du polymorphisme génétique

*A. La distribution du paludisme et de la drépanocytose*

*B. La sélection fréquence-dépendante*

### IV.2.4 Adaptation et sélection adaptative

*A. Les enseignements de la spécialisation trophique chez *Drosophila pachea**

*B. Adaptation, acclimatation et plasticité phénotypique*

Drosophile du désert mexicain, strictement inféodée aux cactus *Pachycereus* sp: spécialisat° trophique associée à une résistance aux alcaloïdes produits pas la plante.

Drosophile incapable de transformer le cholestérol → biosynthèse des hormones stéroïdes impossible. La mouche ne peut survivre qu'en présence de lathostérol, phytostéroïde dérivé du cholestérol.

**Cactus senita  
(*Pachycereus* sp)  
et *Drosophila*  
*pachea***



Dans le désert du Sonora, le cactus est la seule plante à produire du lathostérol → drosophile totalement dépendante à son hôte. La perte d'une activité métabolique est donc compensée par une étroite spécialisation trophique.

*D. pachea* vit mieux en présence du lathostérol que d'autres espèces de drosophiles apparentées qui utilisent le cholestérol : la mutat° semble donc apporter un avantage sélectif et l'acquisit° de ce caractère dérivé constitue une adaptation à un nouvel environnement (ici une nouvelle plante-hôte). Avantage à court terme lié à la spécialisat° trophique peut être fatal à long terme si disparit° des cactus → le processus adaptatif est un état instable.

1



Port en drapeau d'un pin maritime (1)

Les graines d'un pin du littoral, dont le port est en drapeau, semées dans un milieu abrité du vent donnent des descendants à port équilibré (2)

Le port en drapeau n'est donc pas un caractère héréditaire.

Il s'agit d'une **accommodation** et non d'une **adaptation** qui illustre la **plasticité végétale**.

2



Il ne s'agit donc pas d'un **écotype** mais d'un **écophène**. La forme de l'arbre dépend des contraintes physiques du milieu sans modification de son génome

## Mecavol 34: La notion d'acclimatation ou accomodation : l'expérience de Bonnier

Une touffe de marguerite (*Leucanthemum vulgare*, Astéracées) de la région parisienne est fragmentée en deux ; l'une est cultivée sur place (A), l'autre en montagne sous climat alpin (B).

Les individus nouvellement formés par multiplication végétative (donc par reproduction conforme ou mitose) sont grands en plaine (A) et nains en altitude (B). Leurs phénotypes diffèrent alors qu'ils possèdent le même génotype.

**La plante B est un accommodat ou écophène.**

**Phénotype non héréditaire** acquis par une espèce en réponse aux conditions du milieu



# Bilan

La sélection naturelle affecte la distribution des fréquences alléliques au sein des populations.

Elle fait varier le nombre d'allèles présents ainsi que leur temps de résidence → affecte l'hétérozygotie.

Elle a un impact sur la divergence entre populations.

Au niveau moléculaire, la sélection affecte le maintien des mutations et donc leur proportion → modification du génome.

La sélection naturelle contribue à expliquer l'adaptation mais de nombreux processus évolutifs ne sont pas adaptatifs.

Les modifications entraînées par la « sélection adaptative » ne sont pas systématiquement optimales.

Il n'y a pas de stratégie adaptative tout comme il n'y a pas de finalité à l'évolution

## **IV.3. LA DÉRIVE GÉNÉTIQUE OPÈRE UN TRI GÉNÉTIQUE ALÉATOIRE**

**IV.3.1 L'expérience de Buri (1956)**

**IV.3.2 Modélisation de la dérive génétique**

**IV.3.3 L'effectif efficace d'une population**

**IV.3.4 Les traits neutres subissent uniquement l'action de la dérive**



# LA DÉRIVE GÉNÉTIQUE AU SEIN D' UNE POPULATION

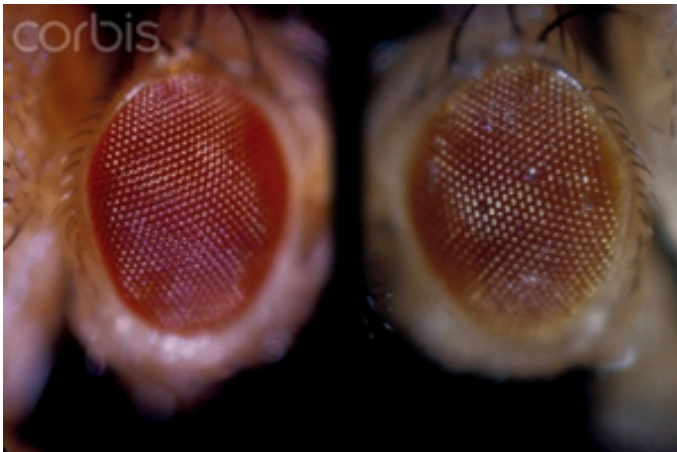


*Drosophila melanogaster*

## Expérience de Buri (1956)

107 "populations" de 8 ♂ bw75/bw et 8 ♀ bw75/bw

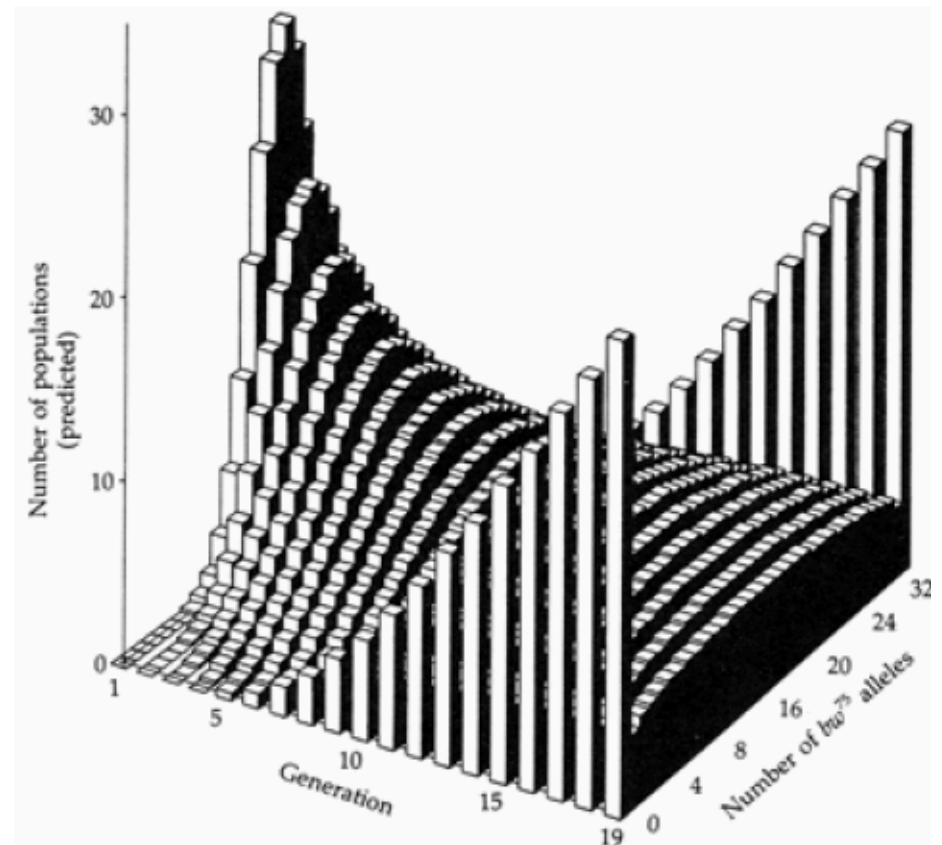
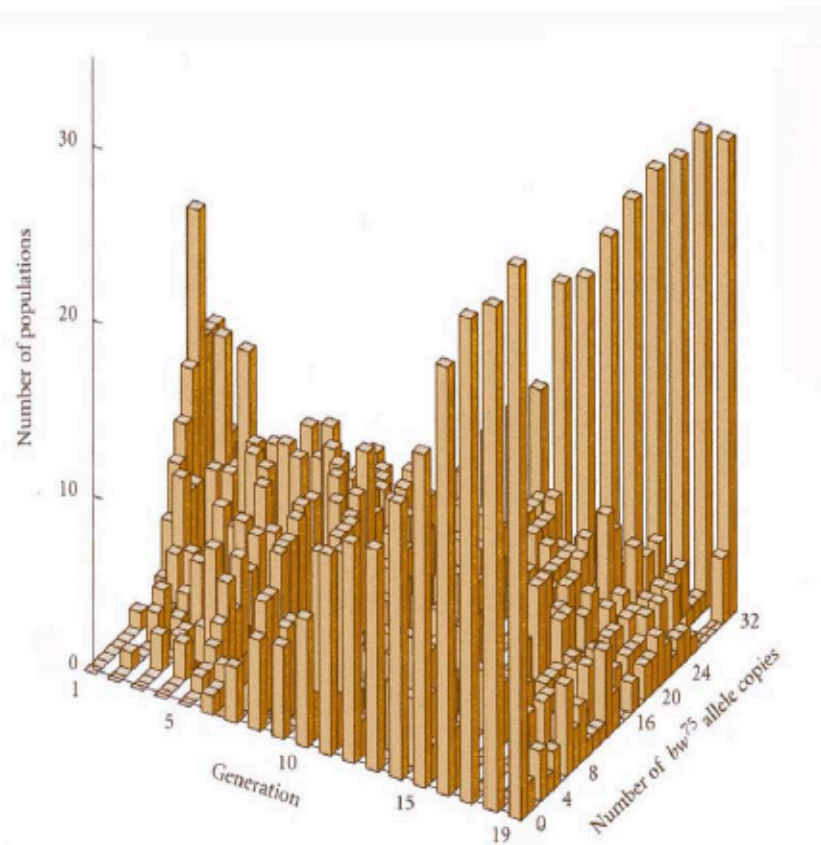
A chaque génération, on tire aléatoirement 8 ♂ et 8 ♀



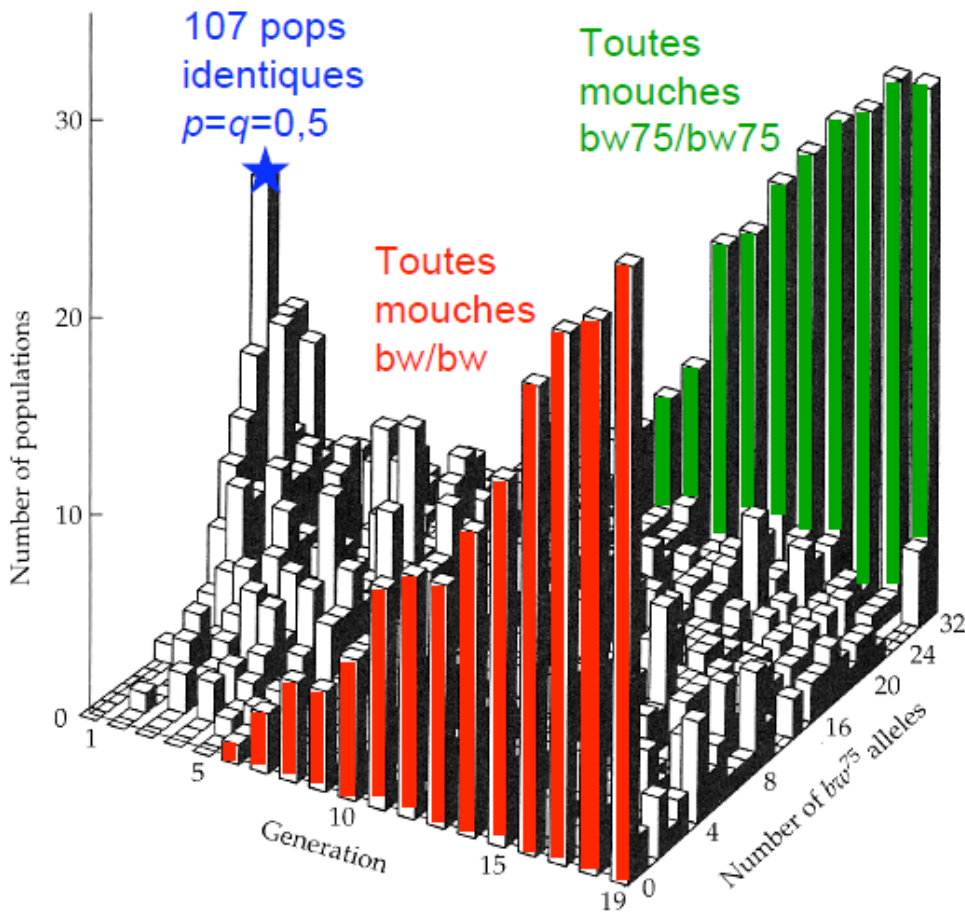
Phénotypes sauvage (oeil rouge, bw/bw, à gauche) et mutant (oeil marron, bw75/bw75, à droite)

Bw: brown eye



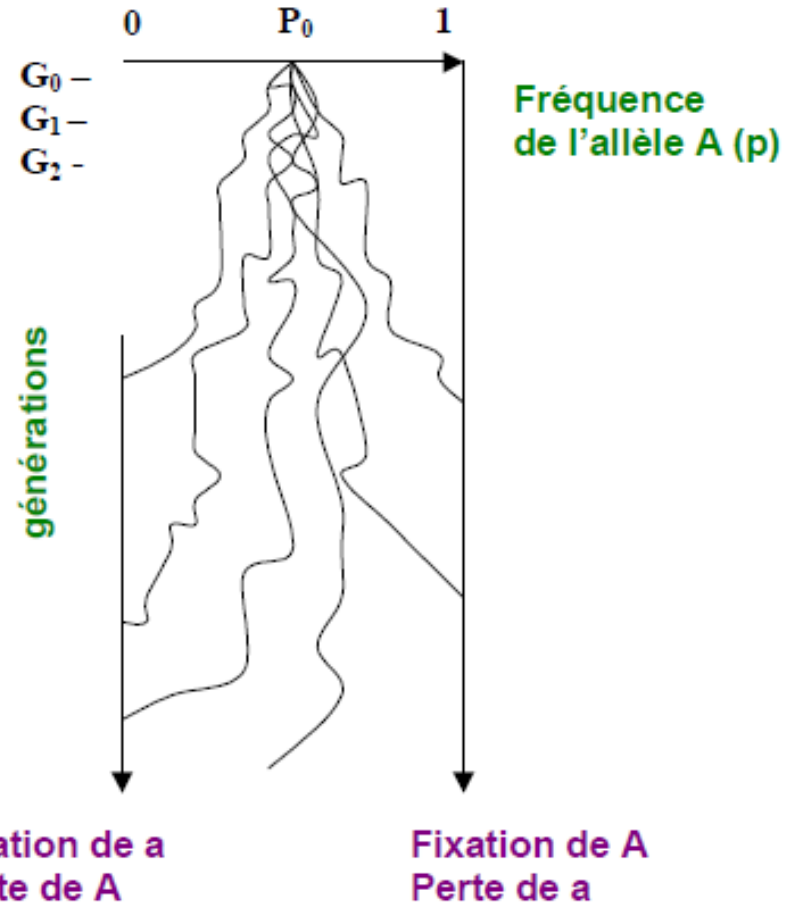


- Population initialement dimorphe (fréquences alléliques = 0,5)
- Au fil du temps, la variation à l'intérieur des populations diminue
- La différenciation entre populations augmente
- Ceci s'exprime par une diminution de la proportion d'hétérozygotes au niveau global (effet Wahlund)



Mecavol 35 Évolution de la fréquence allélique dans une population d'effectif fini illustrée par l'expérience de Buri (in Tout-En-Un, Dunod, 2014).

L'effet d'échantillonnage introduit une variation aléatoire de la fréquence des allèles au fil des générations. Cette fluctuation constitue la dérive génétique



## II.3.2 Modélisation de la dérive génétique

Soit une population d'organismes diploïdes:

- effectif fini et constant  $N$ , à générations séparées,
- conditions du modèle de Hardy-Weinberg (0 mutatio<sup>o</sup> isolée, 0 sélectio<sup>o</sup> et panmictique).
- Soit  $F_0$  la fréquence des allèles  $A$  dans la génération de départ.

La génération suivante représente un tirage au hasard de  $N$  couples de gamètes, soit  $2N$  gènes. Le nombre  $X_1$  d'allèles  $A$  dans cette nouvelle génération est une variable aléatoire dont la loi est une binomiale de paramètre  $2N$  et  $F_0$

$$\text{Espérance : } E(X_1) = 2N \cdot F_0$$

$$\text{Variance : } \text{Var}(X_1) = 2N \cdot F_0 \cdot (1 - F_0)$$

L'ampleur des écarts attendus par rapport à la fréquence initiale est mesurée par la variance :

$$\text{Var}(F_n) = E(F_n - F_0)^2$$

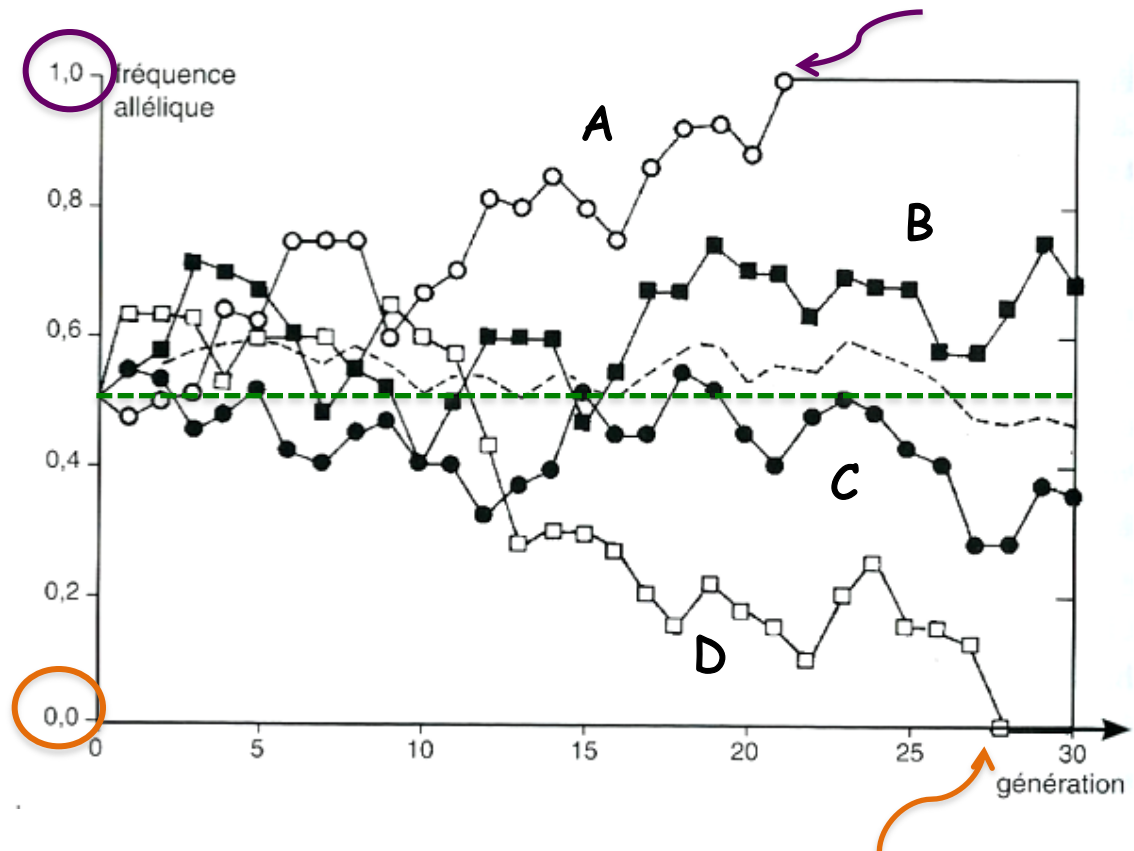
**L'effet d'échantillonnage introduit une variation aléatoire de la fréquence des gènes au fil des générations. Cette fluctuation = dérive génétique**

Ainsi, si à partir d'une même population initiale, on suivait l'évolution d'une infinité de populations identiques en taille, la fréquence moyenne de l'allèle  $A$  resterait égale à la fréquence initiale  $F_0$  dans l'ensemble des populations.

En revanche, dans chaque population prise indépendamment, la fréquence de  $A$  varie de façon stochastique, ce qui conduit à faire diverger les populations. Ainsi, si un allèle est présent dans une population avec une fréquence  $F_0$ , il va envahir la population avec une probabilité  $F_0$  ou disparaître avec une probabilité  $(1-F_0)$  sous le seul effet du hasard.

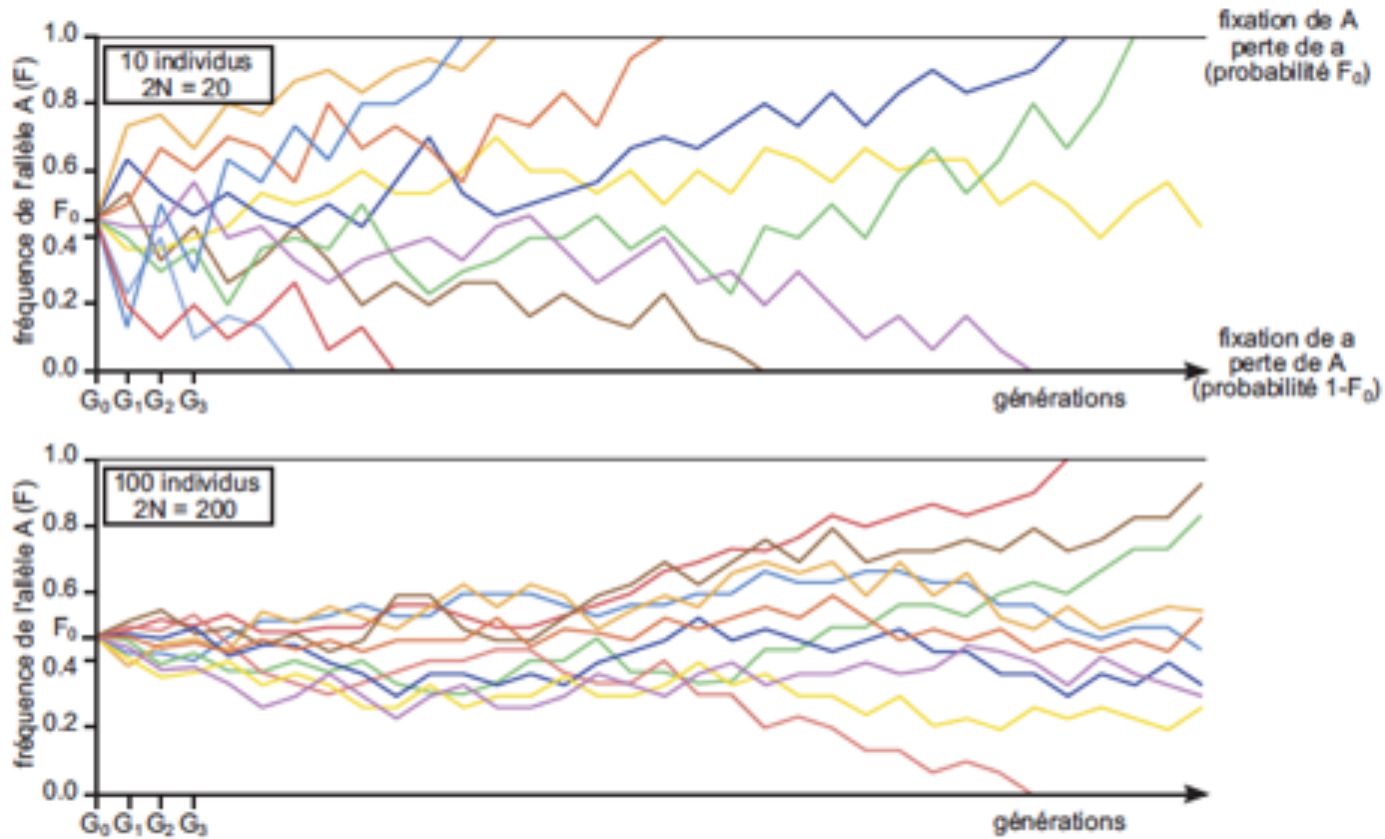
Évolution de la fréquence allélique dans quatre répliques d'une population de 25 individus. Entre  $1/2N$  et  $(2N-1)/2N$ , les fréquences varient de manière aléatoire. La moyenne des fréquences est indiquée par la ligne en tirets.

Chaque courbe représente une population (A, B, C ou D)



### Mecavol 36: Effet des fluctuations aléatoires de la fréquence d'un locus bi-allélique (A,a).

Série de populations ayant au départ une même fréquence initiale ( $F_0$ ) et comportant soit 10 individus (en haut), soit 100 individus (en bas). L'homogénéisation génétique d'une population a d'autant plus de chance de se produire que celle-ci est de faible effectif.



Les fréquences alléliques fluctuent d'autant plus que la population est petite.  
Chaque population diverge de façon indépendante.

La variance augmente au cours du temps  $\rightarrow$  la dérive conduit à une #ciation génétique progressive de chaque population.

La dérive agit sur n'importe quel variant, neutre ou soumis à sélection.

Une population  
1 couleur =  $f(A)$  pour 1 individu

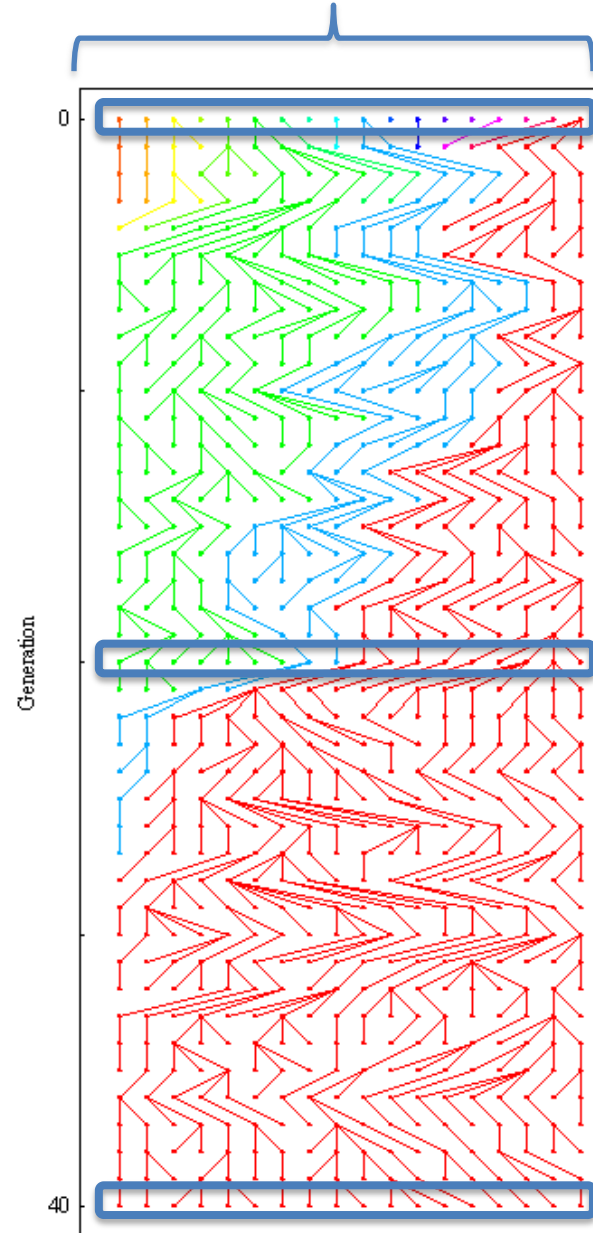
# Le modèle de Wright-Fisher

- Une population de taille constante, dans laquelle les individus se reproduisent une unique fois et au même moment (générations non chevauchantes)
- Chaque gène à une génération est la copie d'un gène de la génération précédente.
- En l'absence de mutation et de sélection, les fréquences alléliques dérivent (augmentent et diminuent) inévitablement jusqu'à la fixation d'un allèle.
- La dérive conduit donc à la perte de variation génétique à l'intérieur des populations.

## Effectif efficace

Définition 1 : Nombre d'individus participant effectivement à la reproduction

Définition 2 : Taille de la population pour laquelle la dérive s'effectue à taux constant



# Effectif efficace de consanguinité

- La perte de variabilité due à la dérive entraîne une augmentation de l'identité entre gènes (de façon ultime tous les gènes d'une population finie sont des copies d'un même gène ancêtre ; ils sont tous identiques par descendance ; la population est entièrement consanguine)
- On peut mesurer la perte de variation à l'intérieur d'une population par le coefficient de consanguinité
- Le coefficient de consanguinité ( $F$ ), ou homozygotie, est la probabilité que deux gènes tirés au hasard sont des copies du même gène ancêtre



#### IV.3.4 Les traits neutres subissent uniquement l'action de la dérive

Jusqu'aux années 1960, polymorphisme chez les diploïdes = résultat d'interactions avantageuses entre allèles → maintien des hétérozygotes expliqué par l'effet d'hétérosis ou vigueur hybride **MAIS**

Maintien d'une telle variabilité → un coût reproductif (ou fardeau génétique) lié à l'élimination permanente, par sélection, d'individus porteurs de mutations de valeurs sélectives variables →

En 1980, Kimura propose la **théorie neutraliste de l'évolution moléculaire** : la plupart des polymorphismes seraient « neutres » car

- ✓ ils n'ont pas d'effet sur la survie ou la reproduction,
- ✓ ils sont seulement influencés par les changements aléatoires des fréquences alléliques dus à la dérive génétique.

Modèles mathématiques complexes et reposent sur :

- ✓ un taux de mutation constant dans le temps,
- ✓ une taille de population stable,
- ✓ un équilibre entre mutation et dérive

Évolution par dérive génétique d'allèles sélectivement neutres (ADN non codant, 3<sup>ème</sup> codon, mutations synonymes) explique majorité des polymorphismes moléculaires.

Prédiction de cette théorie : nombre de substitutions dans le génome augmente linéairement avec le temps → nombre de mutations qui sépare deux séquences fournit une estimation de leur temps de divergence : c'est l'hypothèse de l'horloge moléculaire.

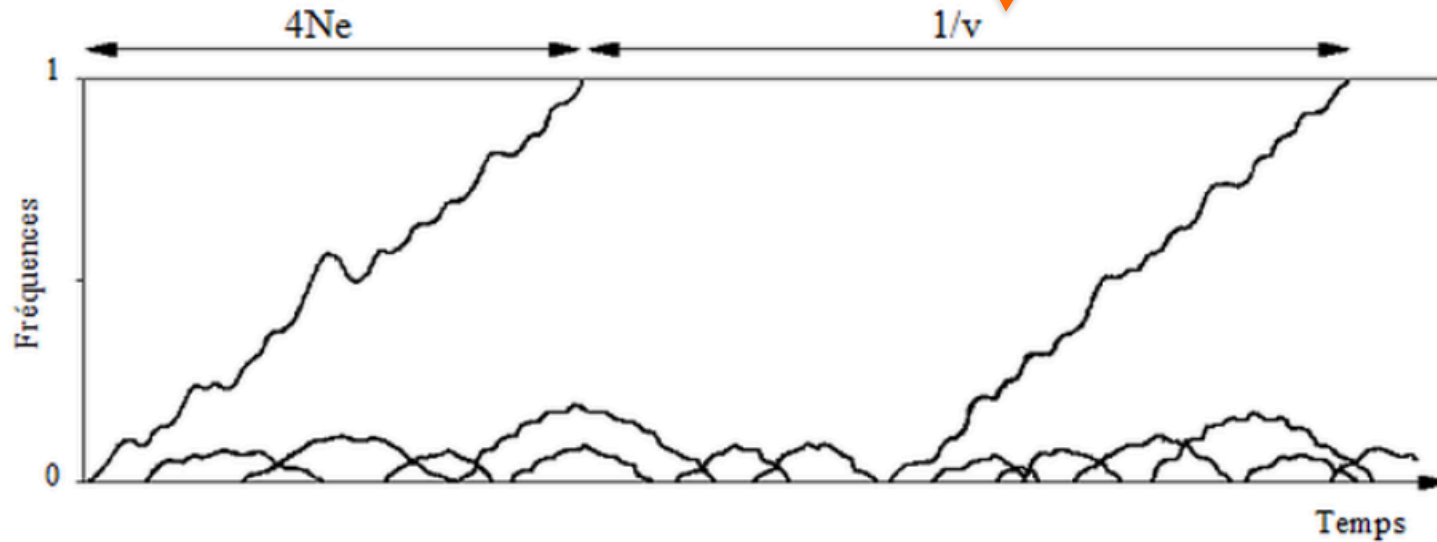


Motoo Kimura (1979)

Théorie neutraliste de l'évolution moléculaire

Nbr de G entre  
appart° et fixat°

Nbr de G entre 2  
fixat° successives

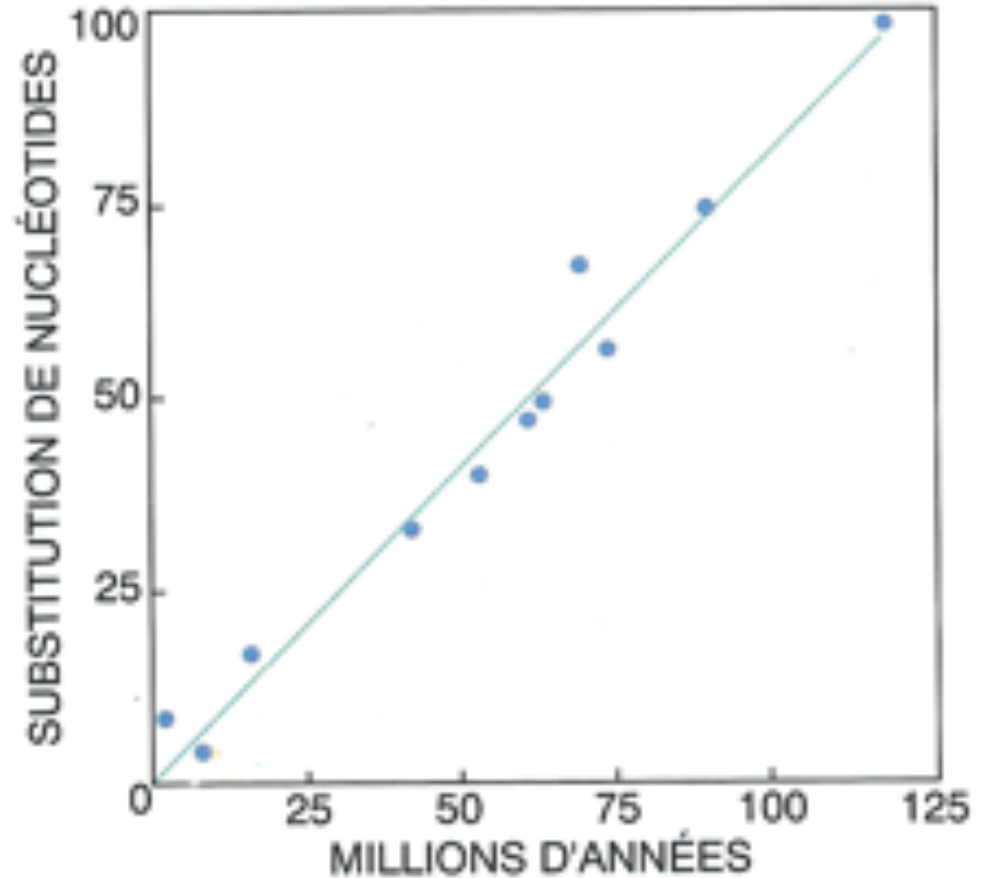


**Allure de l'apparition, de la disparition et de la fixation d'allèles mutants au cours du temps.**  
*Le nombre moyen de générations qui s'écoulent entre l'apparition et la fixation d'un allèle est égal à quatre fois l'effectif efficace de la population,  $4Ne$ . Le nombre de générations séparant deux fixations successives est égal à l'inverse du taux de mutation  $v$  (modifié d'après Kimura 1980).*

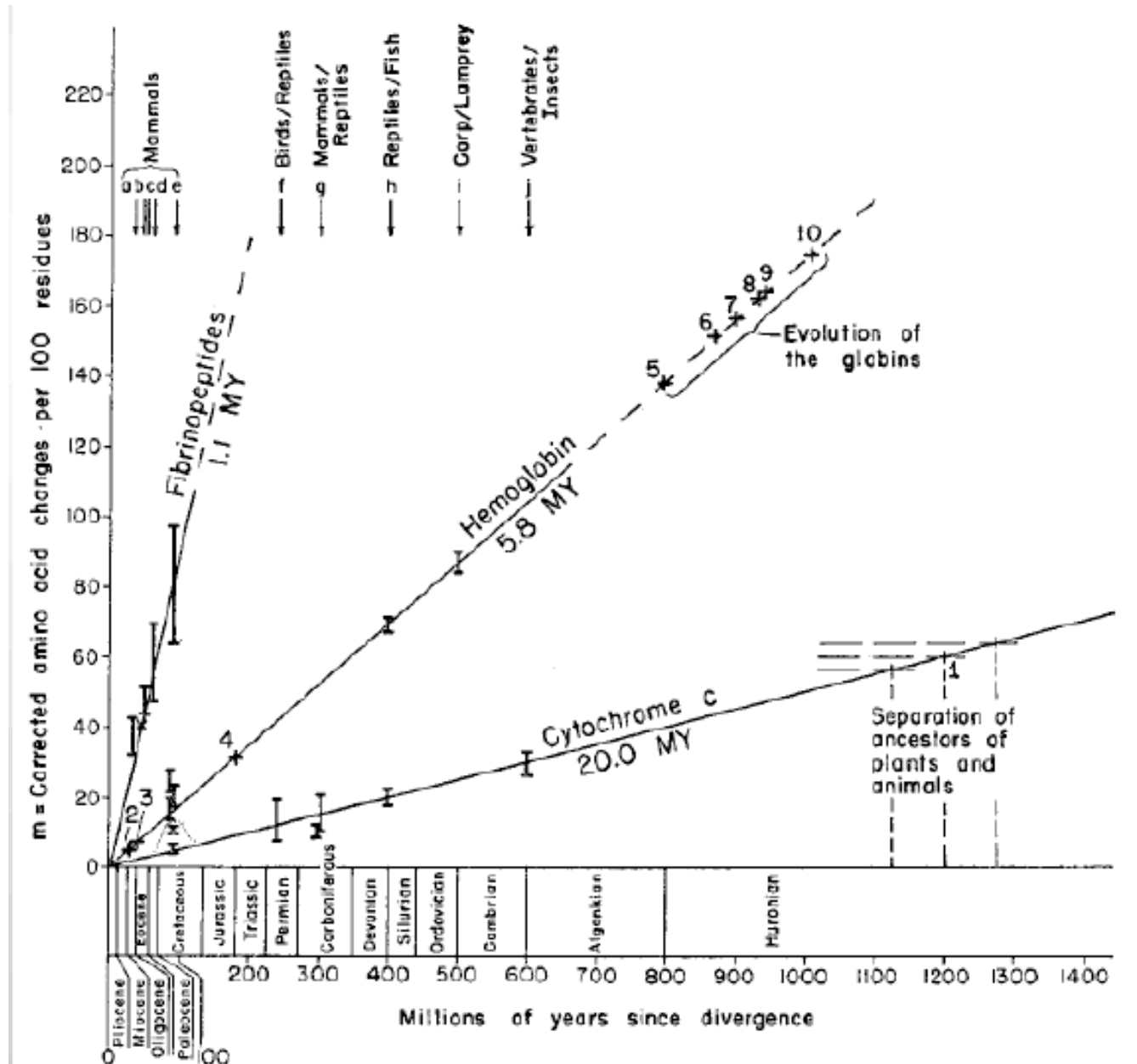
## Mecavol 37 L' horloge moléculaire (in L' évolution, H. Le Guyader, Bibliothèque Pour La Science, 1998, modifié)

Le nombre de substitutions de nucléotides, estimé à partir du nombre total d' AA différents dans 7 protéines de 16 paires de mammifères, est représenté en fonction du temps évolué depuis la divergence des espèces de chaque paire.

Les points sont presque alignés, suggérant une constance approximative du taux d'évolution moléculaire.



L'horloge moléculaire avance à un rythme différent selon les gènes, ou selon la nature des sites.



La sélection aléatoire des allèles dans les gamètes constitue un processus d'échantillonnage à l'origine de variations de la fréquence des gènes: c'est la dérive génétique.

Plus la taille de la population est faible, plus la dérive génétique est grande.

L'effectif efficace ( $N_e$ ) est la taille d'une population idéale, d'effectif  $N$  constant constituée d'individus hermaphrodites sans différence sélective, se croisant simultanément et au hasard, où la dérive s'effectuerait à un taux constant.

$$N_e = 4.N_m.N_f / (N_m + N_f)$$

$$N_e = 4.N_m.N_f / (N_m + N_f)$$

Dans ces conditions, le temps de fixation d'une mutation vaut :  $T = 4.N_e$

Les populations isolées géographiquement, présentent un polymorphisme propre, représentatif du pool de gènes porté par les premiers migrants : c'est l'effet de fondation.

La plupart des polymorphismes seraient neutres : c'est la théorie neutraliste de l'évolution.

#### IV.4. LES MIGRATIONS PARTICIPENT AU FLUX GÉNIQUE

#### IV.5. EFFET FONDATEUR ET GOULOT D'ÉTRANGLEMENT

Effectifs rarement constants des populations naturelles : sécheresse, inondation, épidémie... → réduction drastique de l'effectif efficace pendant plusieurs générations →:

- ✓ un ré-échantillonnage du pool de gènes : des allèles rares peuvent devenir très fréquents,
- ✓ une réduction de la diversité allélique en lien avec le ré-échantillonnage,
- ✓ une perte secondaire par dérive, de la diversité génétique.

Parfois migration et dérive cumulent leurs effets : effet fondateur.



## Eléphant de mer nordique (Macrorhine)



L'éléphant de mer du Nord est un miraculé. (< 1 000 individus avant protection au début du 20<sup>ème</sup> siècle). C'est sur l'île mexicaine de Guadalupe que les derniers éléphants de mer du nord avaient trouvé refuge. Actuellement > 100 000 individus, mais un cas de repeuplement à partir d'une si petite population est un fait rarissime.

**Pb: la diversité génétique de l'espèce sera-t-elle suffisante pour résister aux menaces futures (changements climatiques, maladies) ?**

Les éléphants de mer ont été intensément chassés durant le 19<sup>ème</sup> siècle, ce qui les amena au **bord de l'extinction**. C'est surtout la graisse, qui pouvait être fondue pour **faire de l'huile**, qui suscitait les convoitises, d'autant qu'on la trouve en quantité énorme sur un seul spécimen d'éléphant de mer mâle.



**Goulots démographiques = goulots d'étranglement ou effet *bottleneck***

**Effet de fondation = cas particulier de dérive génétique liée à un goulot démographique**

Pour une population fondatrice, la probabilité d'homozygotie dépend du nombre d'individus fondateurs et des fréquences alléliques initiales.

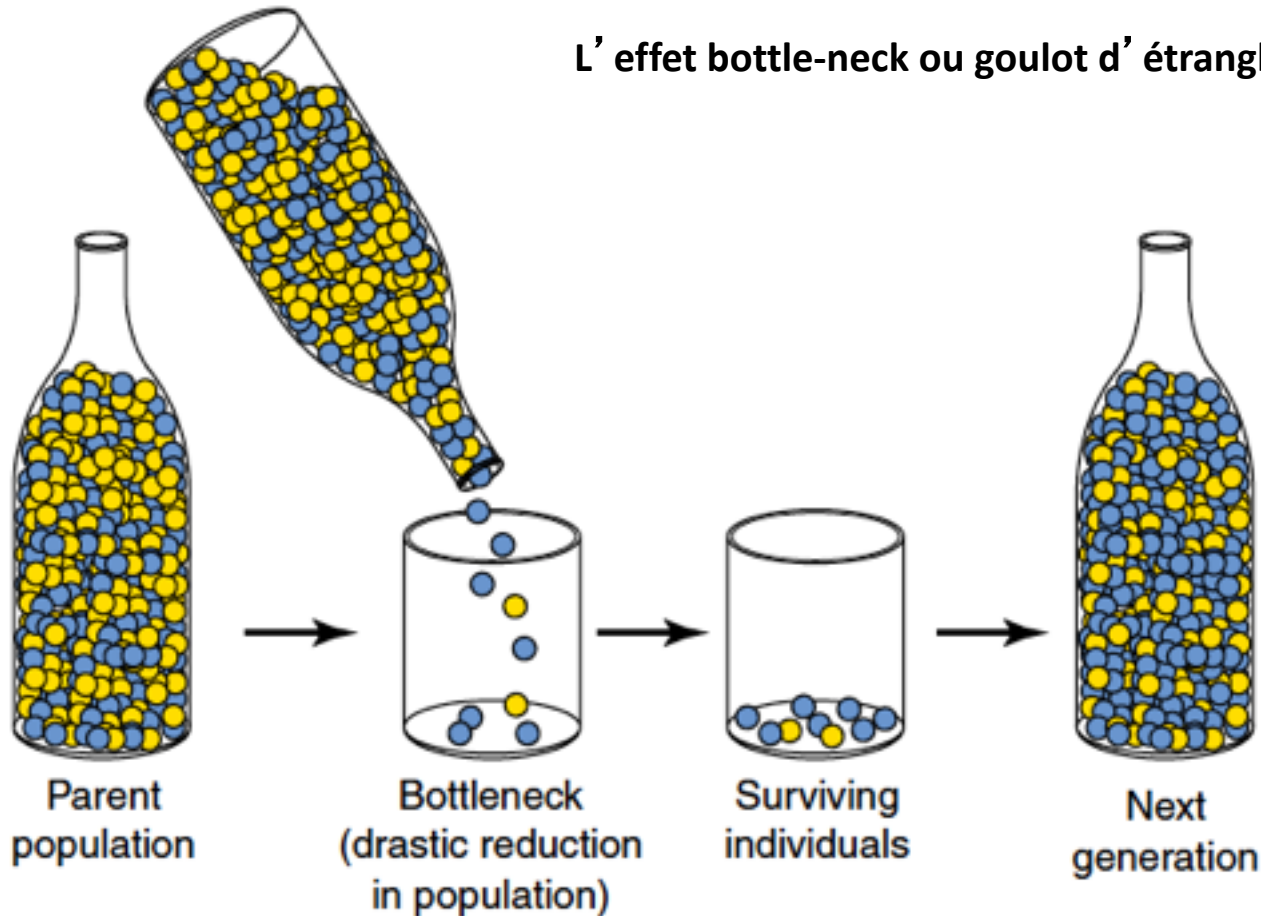
Hasard de l'échantillonnage → compos<sup>o</sup> allélique des migrants peut être très # / populat<sup>o</sup> d'origine.

Si isolement maintenu → évolut<sup>o</sup> très divergente de la nouvelle population → Spéciat<sup>o</sup> possible.



*La population parentale contient un nombre presque égal d'individus clairs et foncés. Par hasard, les quelques individus qui contribuent à la génération suivante sont majoritairement foncés. L'étranglement se forme parce qu'un si petit nombre d'individus constitue la nouvelle génération. Cela peut se produire après une catastrophe (épidémie, ouragan dévastateur..)*

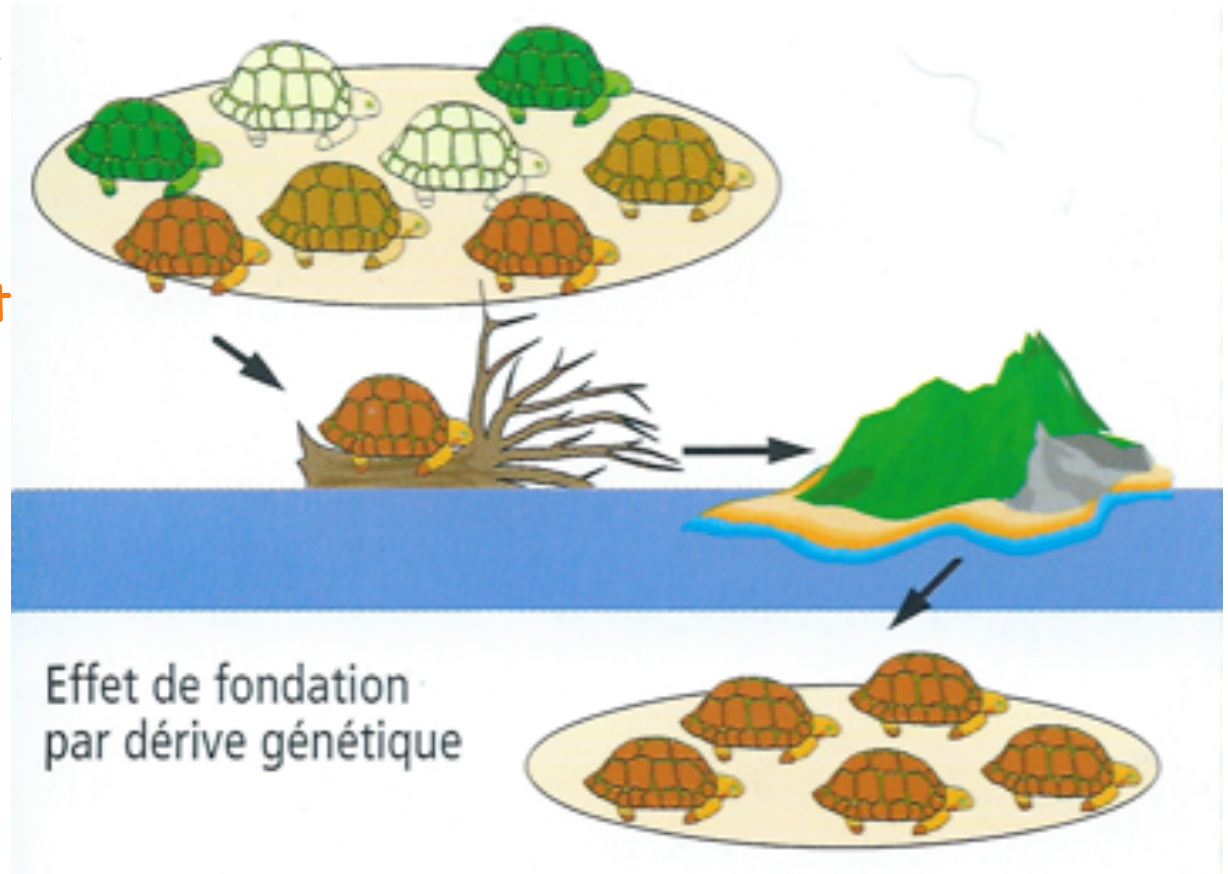
L'effet bottle-neck ou goulot d'étranglement (in Raven, 2007)



**Mecavol 38a: Effet de fondation par dérive génétique (in M. Harry, Maloine 2008).**

La composition génétique de la population fille sera différente de celle de la population mère suite à un effet de fondation par une seule femelle fécondée.

Si population sous dérive génétique portant des allèles délétères à forte fréquence et si les migrants en sont porteurs



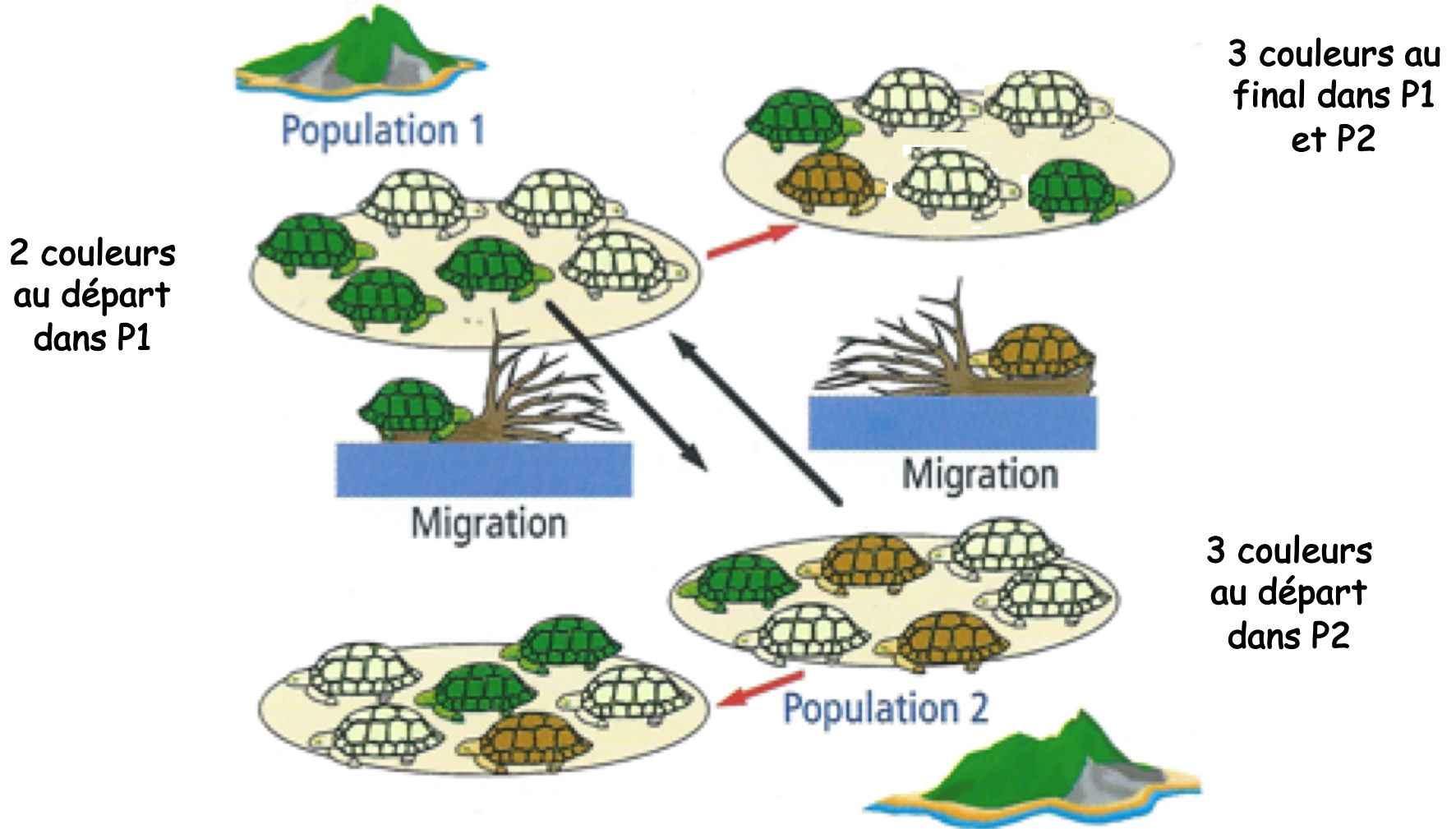
Alors forte prévalence de certaines maladies génétiques dans la population nouvellement fondée

Réacquisition de variabilité par migration et/ou mutation

### Mecavol 38b: Rôle des migrations dans l'atténuation de la divergence génétique (in M. Harry, 2008).

L'échange d'individus atténue la divergence génétique. Les trois couleurs sont représentées dans les deux populations au final. Notez que la diversité de la population 1 a augmenté car elle comporte un morphe de plus.

*Code couleur des flèches: noir = migration; orange = devenir de chaque population après migrations*



# Pic glandivore *Melanerpes formicivorus*

Non, je ne glande pas mais je veille au grain !!

Etude d'une population isolée dans les montagnes du centre du nouveau Mexique. Simulation informatique montre que:

- ✓ si la population complètement isolée, extinct° < vingtaine d'années (mauvaise reproduct° par expl).
- ✓ Mais un taux d'immigrat° même faible -> prolonge survie..

Cet **effet de sauvetage** peut être bidirectionnel: années de fort taux d'accroissement → population devient source et peut alimenter une autre population puits.

En fait les migrations permettent de maintenir un taux d'hétérozygotie suffisant dans les sous-populations.



## IV.4. LES MIGRATIONS PARTICIPENT AU FLUX GÉNIQUE

## IV.5. EFFET FONDATEUR ET GOULOT D'ÉTRANGLEMENT

## **IV.6., LE MODÈLE DE LA REINE ROUGE ET LE CONCEPT DE COÉVOLUTION**

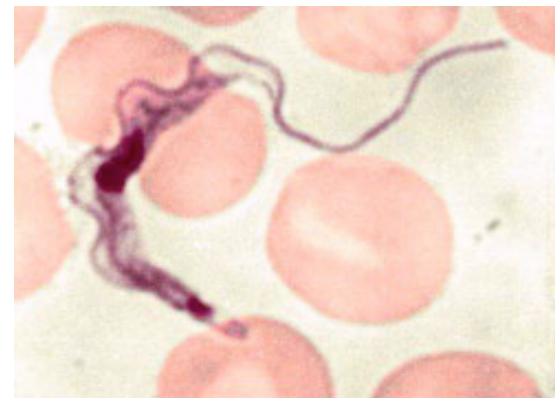
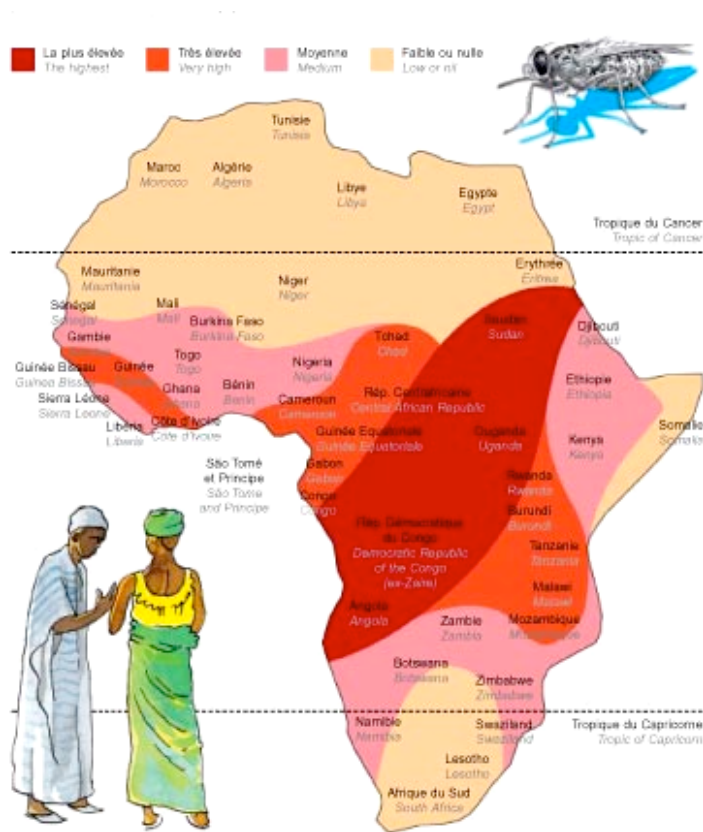
### **IV.6.1 Les enseignements de l'interaction trypanosome – homme**

### **IV.6.2 Le modèle de la reine rouge**

### **IV.6.3 Les concepts de coévolution et cospéciation**

# COÉVOLUTION ET MODÈLE DE LA REINE ROUGE

Dans un système hôte-parasite, les deux espèces, en modifiant l'environnement biotique, exercent l'une sur l'autre des pressions sélectives. Chaque fois que l'hôte s'adapte (ex. : nouveau mécanisme de défense), le parasite est « contraint » de s'adapter (ex. : mécanisme permettant de contourner le nouveau mécanisme de défense de l'hôte). De tels ensembles « sélection - nouvelle pression de sélection » sont appelés couramment « courses aux armements », une métaphore qui souligne que face à une arme, une parade défensive est systématiquement trouvée... mais seulement pour un temps avant l'invention d'une nouvelle arme offensive. Nous illustrons ce concept à partir de l'exemple du trypanosome.

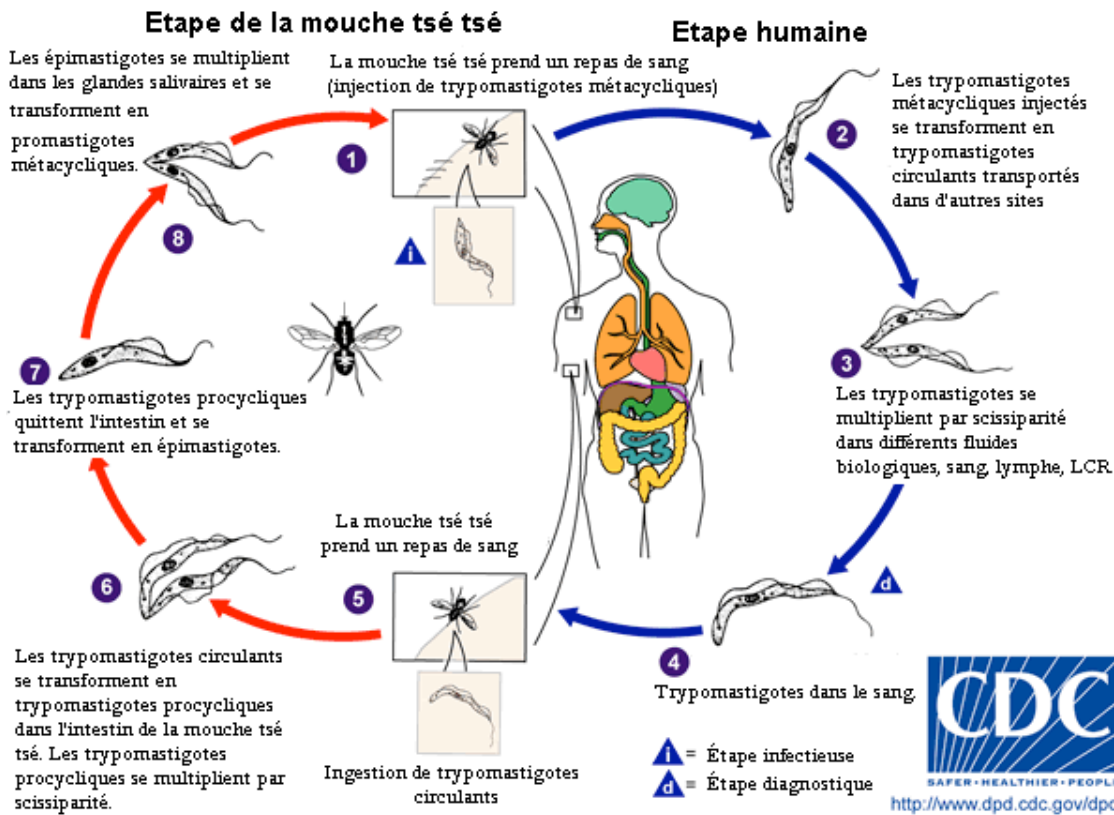




*Trypanosoma brucei*, organisme eucaryote responsable de la maladie du sommeil.

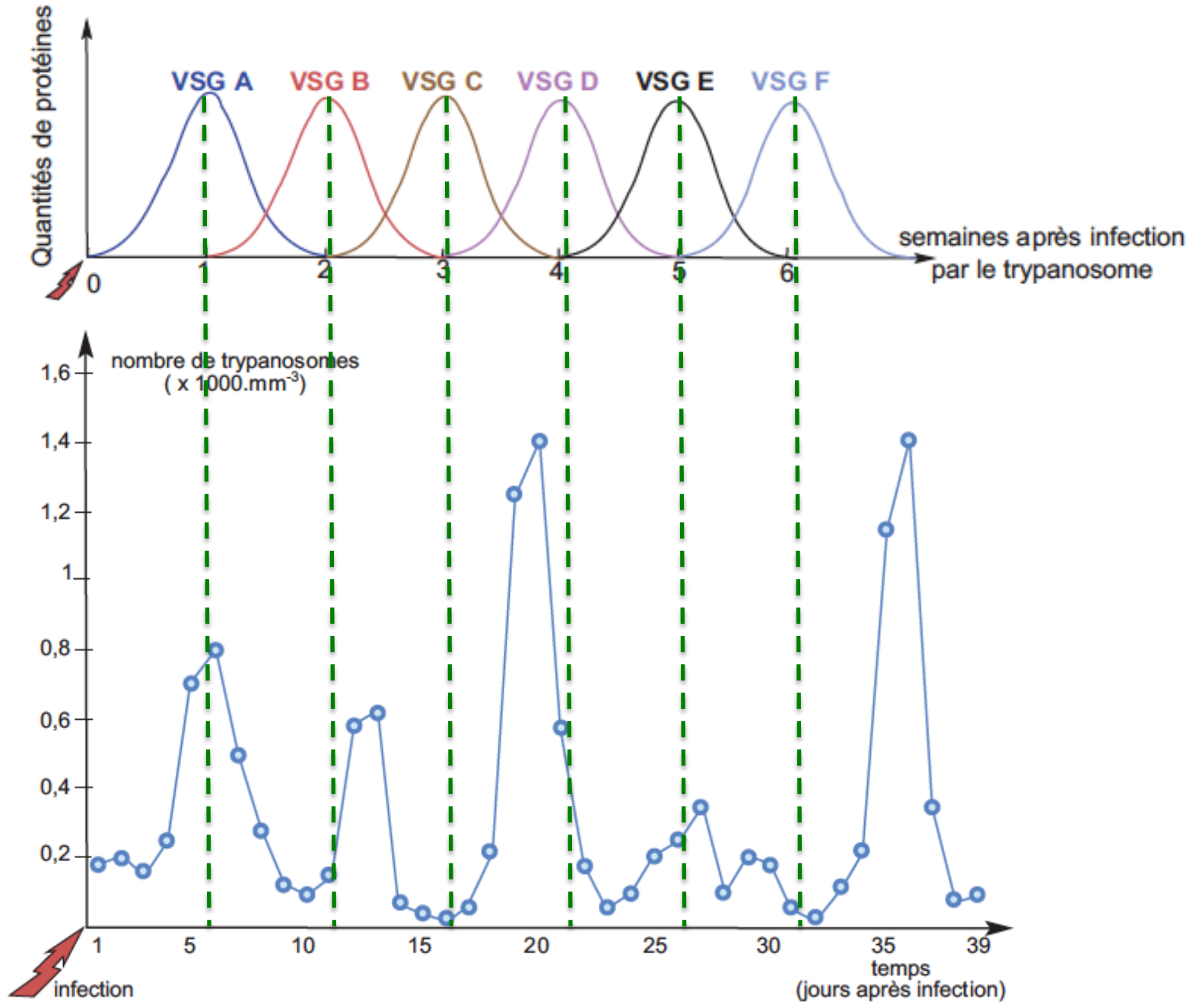
Transmis à l'homme par la mouche tsé-tsé (*Glossina*), hématoophage.

Forme intracellulaire immobile retrouvée dans les ganglions lymphatiques chez l'homme et forme très mobile extracellulaire (flagelle et membrane ondulante). Cette forme extracellulaire, libre, existe aussi chez le vecteur. En piquant un sujet infecté, la glossine aspire des trypanosomes qui subissent un cycle complexe. La glossine peut alors infecter de nouveaux sujets à chaque nouvelle piqûre.

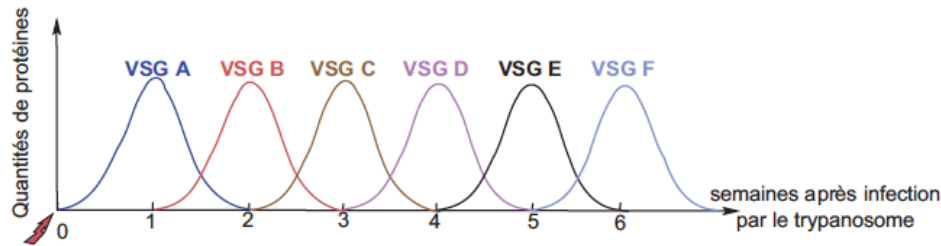


Chez l'homme, prolifération dans le sang où il échappe à la réponse immunitaire grâce à un revêtement de glycoprotéines variables de surface, les VSG. Il existe plusieurs formes de VSG notées VSGA, VSGB... mais le parasite n'est revêtu que d'une seule forme à la fois

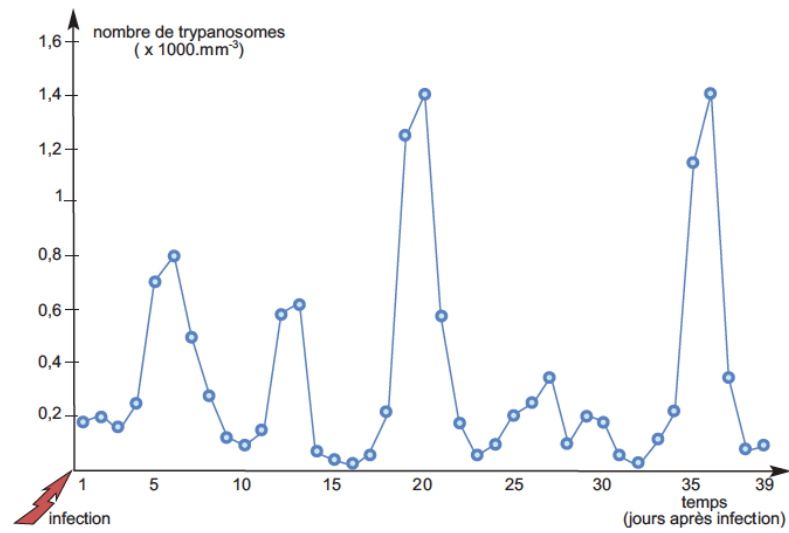
Mecavol 39 :  
 Etude d'un  
 exemple : La  
 relation  
 trypanosome -  
 homme (in  
 Dunod, Tout-  
 En-Un, 2018)



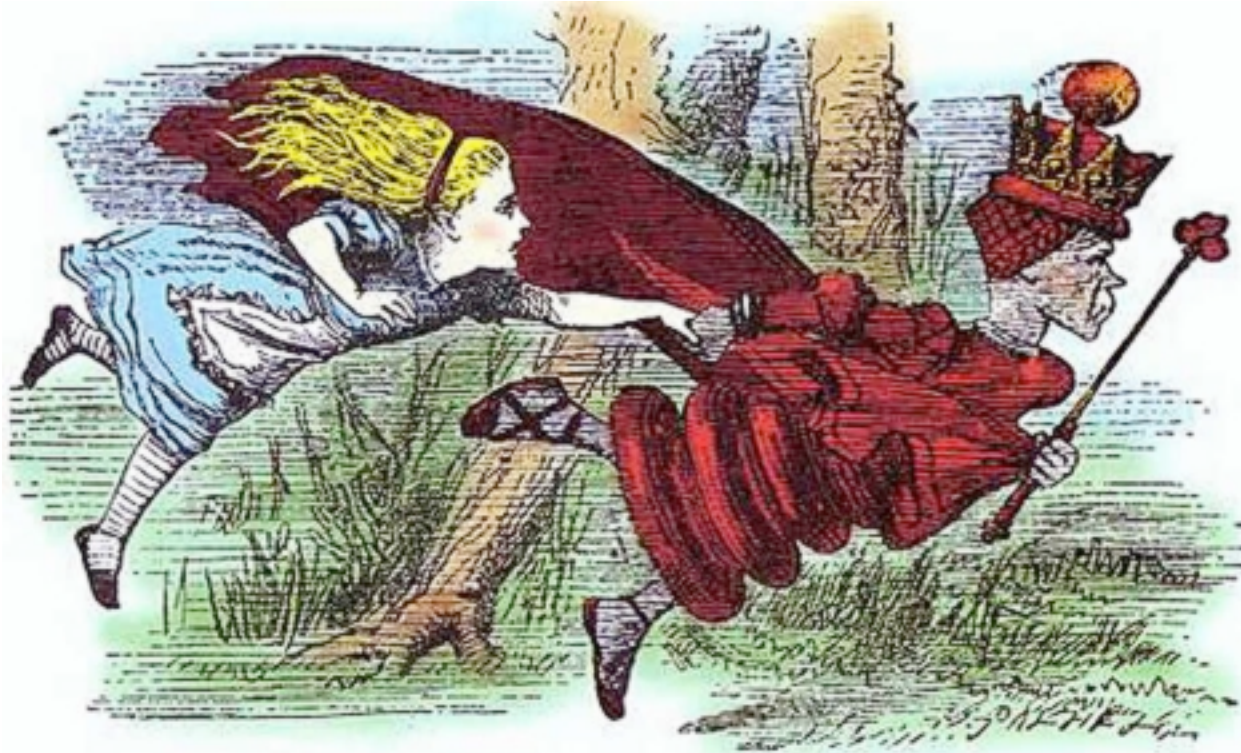
Variation du nombre de parasites cyclique (période d'environ 1 semaine).  
 Augmentation = phase de prolifération et diminution = défense immunitaire de l'hôte. Disparition temporaire = échappement au système immunitaire qui finit par reprendre le dessus jusqu'au cycle suivant.  
 Succession prolifération-destruction synchronisée à celle des protéines VSG.  
 Des anticorps sont produits contre la VSG (type "A") et entraînent l'élimination du parasite. Mais une nouvelle VSG (type "B"), qui elle n'est pas encore reconnue par les anticorps, permet de constituer un nouveau manteau, permettant au trypanosome d'échapper au système immunitaire. Ce dernier produit des anticorps en permanence dont certains reconnaissent la protéine VSG B et la détruisent.



« Course à l'armement » entre un système sophistiqué de variation antigénique (protéines VSG du parasite) et un mécanisme de défense (anticorps de l'hôte), l'un dominant l'autre de façon cyclique.  
 Cet exemple illustre donc bien le modèle de la Reine Rouge

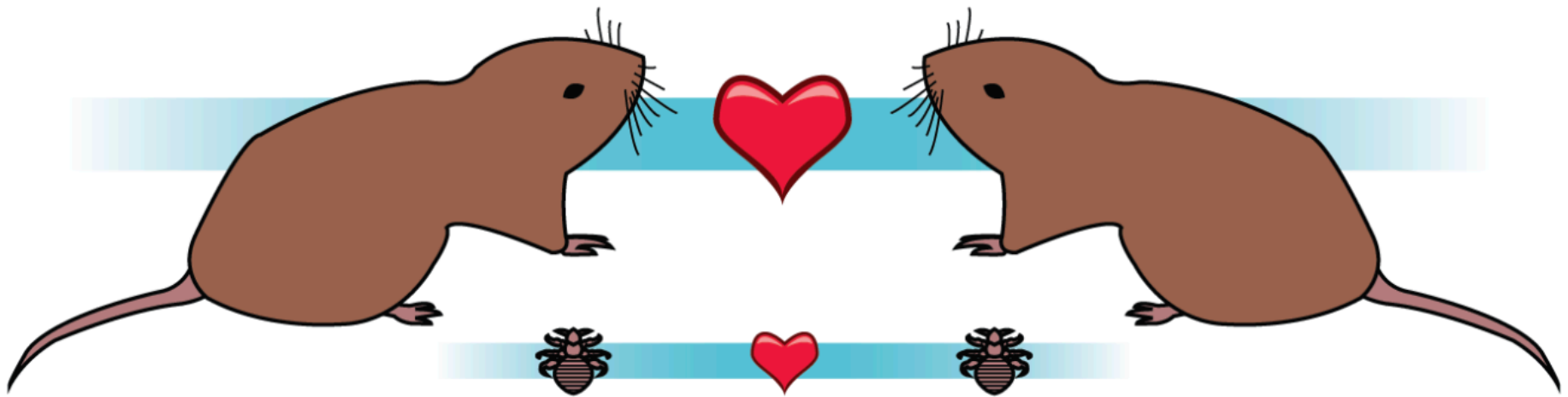


La Reine rouge est un personnage du roman " Alice au pays des merveilles " (1865) de l' écrivain anglais Lewis Carroll. Lors du second voyage d' Alice, " De l' autre coté du miroir " (1872), la Reine rouge apparaît. Elle prend Alice par la main et elles courent ensemble extrêmement vite. Lorsqu' elles s' arrêtent, le paysage n' a pas changé. La Reine explique alors qu' elles se trouvent dans un pays très rapide où il faut courir vite pour rester à la même place !



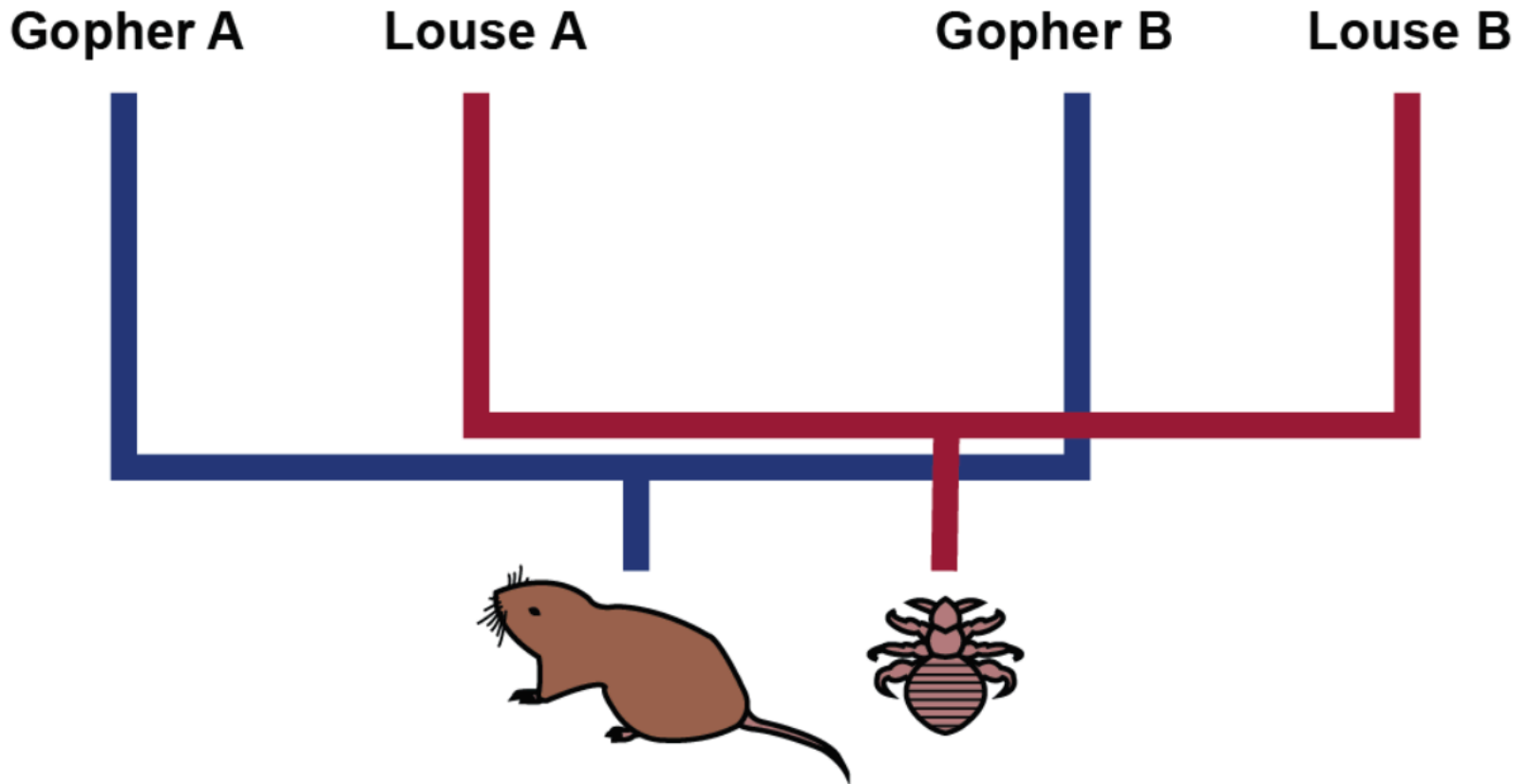
Métaphore reprise dans les années 70 par Van Valen. Il proposa ainsi une nouvelle vision de l' évolution des espèces : toutes les espèces « courent » aussi vite que possible afin de « résister » aux modifications de l' environnement (biotique) mais quoi qu' elles fassent, elles finiront par disparaître. Selon Van Valen, la **force qui a permis l' évolution des espèces est due essentiellement aux interactions entre les êtres vivants** : chaque fois qu' une espèce s' adapte à un facteur, quel qu' il soit, il modifie l' environnement biotique pour les espèces qui l' entourent. Le parasitisme est un exemple flagrant de cette théorie.

Soit une espèce de pou vivant sur une espèce de spermophile (gopher), rongeur phytophage. Lorsque les spermophiles se réunissent pour s'accoupler, les poux ont la possibilité de **changer de spermophiles et peut-être de s'accoupler avec des poux sur un autre spermophile**. L'accouplement des spermophiles permet ainsi aux gènes de circuler à travers les espèces de poux.

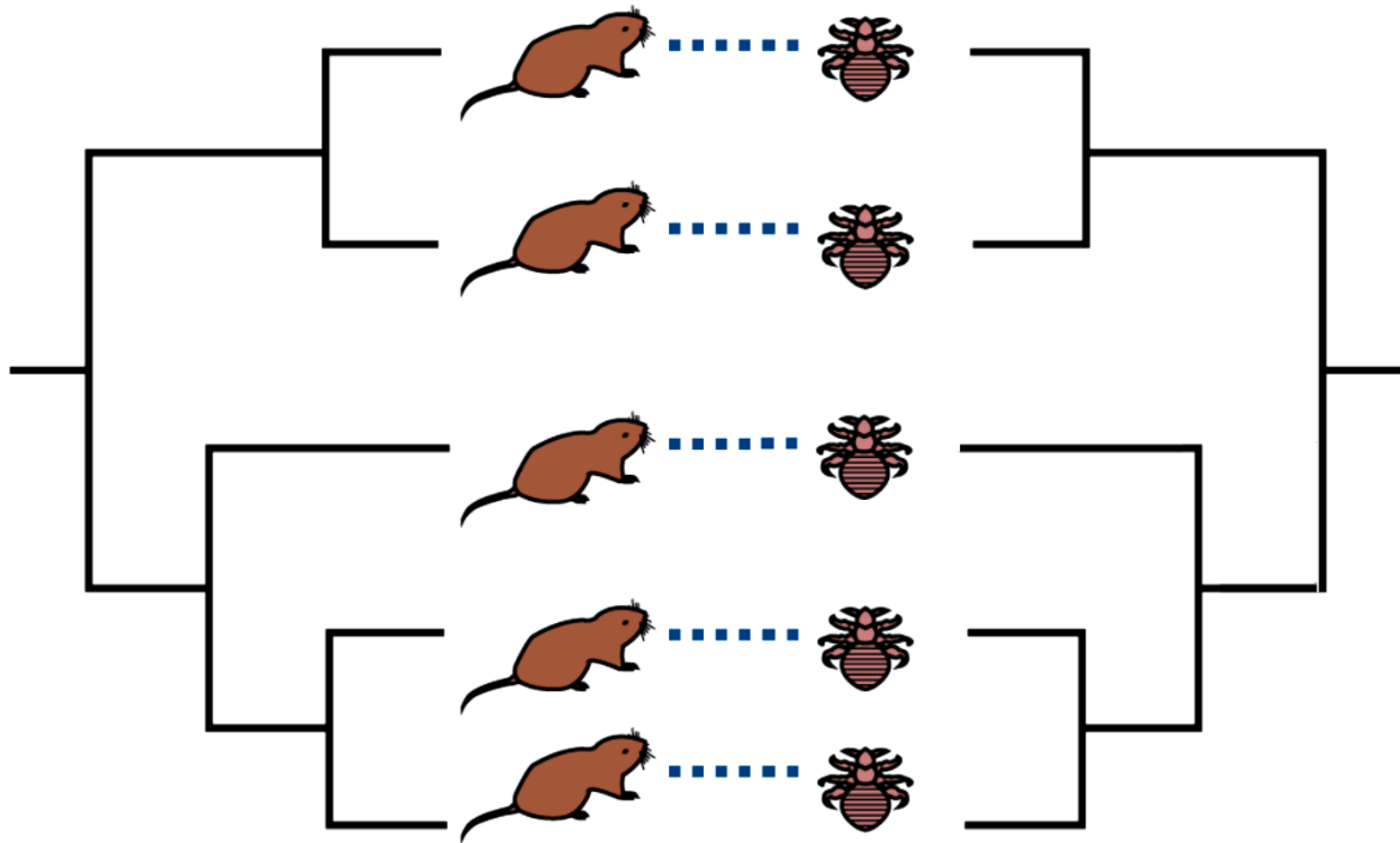


Imaginons ce qui peut arriver aux poux si la lignée de spermophiles se divise en 2 lignées A et B :

1. Les poux ont peu d'occasions de changer de spermophile, et les poux de la lignée du gopher A ne s'accouplent pas avec les poux vivant sur la lignée de gopher B.
2. Cet isolement «géographique» des lignées de poux peut également les amener à s'isoler sur le plan de la reproduction et, par conséquent, à séparer les espèces.



Les biologistes évolutionnistes peuvent souvent dire quand les lignées se sont cospéciées parce que la phylogénie du parasite « reflétera » la phylogénie de l'hôte.

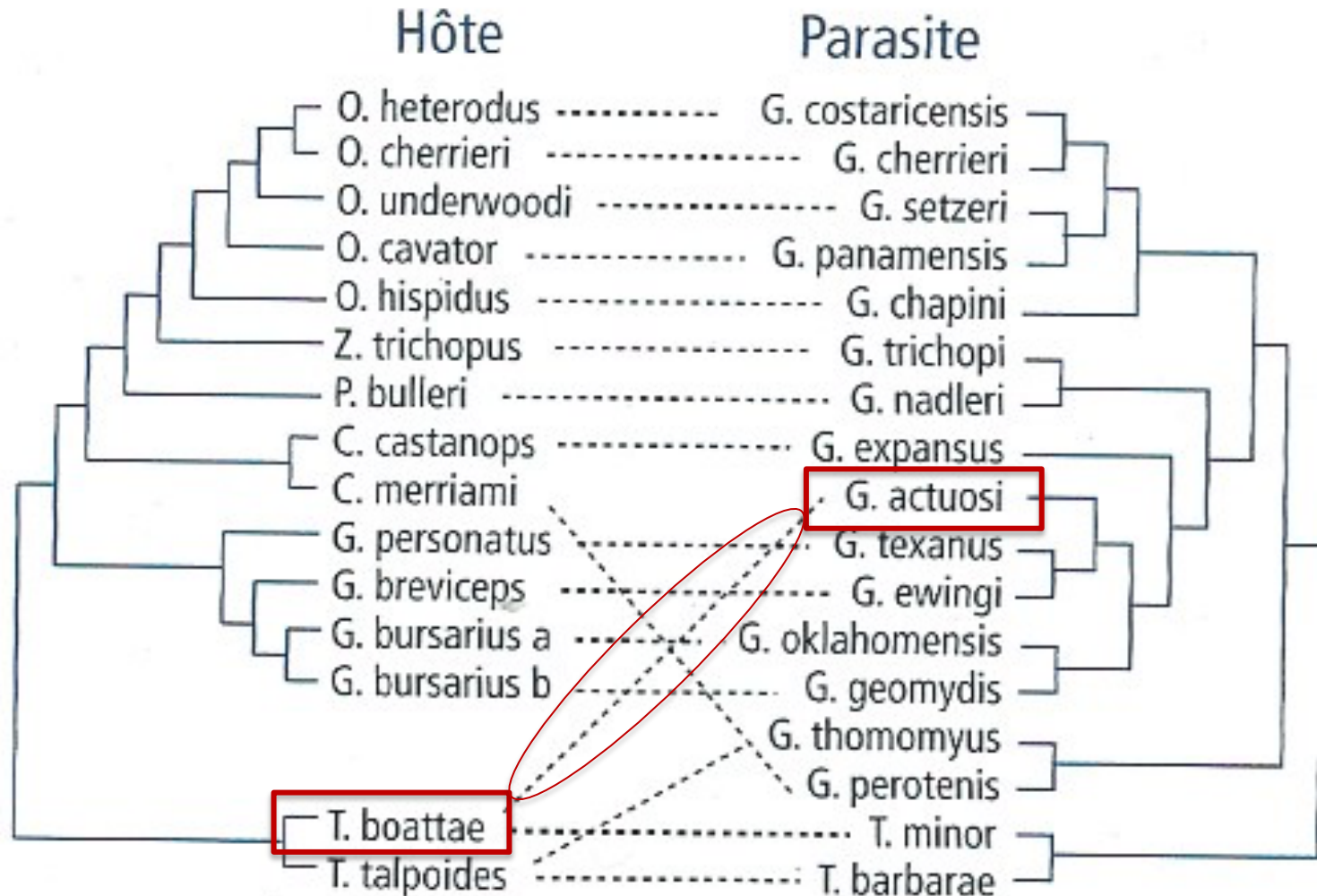


### Cospéciation

Si l'association entre deux espèces est très étroite, elles peuvent se **spécialiser en parallèle**. Cela est susceptible de se produire entre les parasites et leurs hôtes.

# Mecavol 40a La cophylogénie des rongeurs (Geomyidae) et de leurs parasites (Geomydoecus) (d'après M. Harry, Génétique moléculaire et évolutive 2<sup>e</sup> ed, 2008)

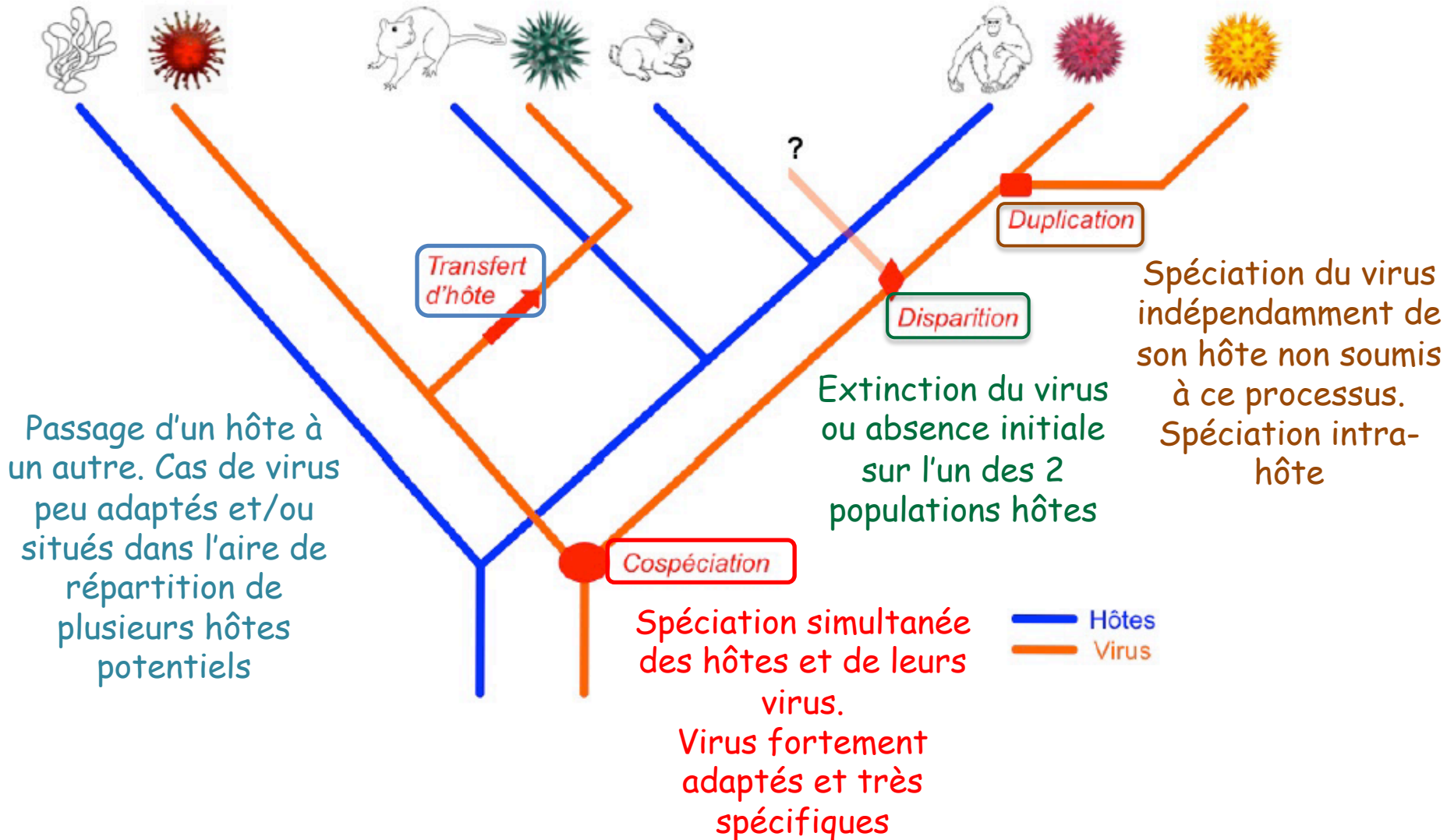
La phylogénie établie par Hafnet et coll (1994) montre une prédominance d'événements de cospéciation et **quelques changements d'hotes comme le parasitisme de T.boattae par G. actuosi par exemple.**





# Mecavol 40b La cospéciation (d'après L.Bellec, et Yves Desdevises, Quand virus et hôtes évoluent ensemble)

## Les 4 évènements co-phylogénétiques : cospéciation, transfert d'hôte, duplication et disparition



## CONCLUSION

Biodiversité = ensemble de toutes les variations du vivant

Espèce = unité fondamentale. Concept particulièrement difficile à utiliser chez les procaryotes → limites de la notion.

Plusieurs définitions du concept d'espèce.

Espèce biologique fondée sur l'interfécondité entre individus.

Espèce écologique = unité rassemblant les individus ayant les mêmes capacités à exploiter des ressources identiques.

Espèce phylogénétique = groupe monophylétique d'individus partageant une « relation d'ascendance et de descendance ».

Processus qui conduit à la formation d'une espèce = spéciation.

**Spéciation allopatrique** : géographie à l'origine d'une rupture du flux génique au sein d'une population de départ.

**Spéciation sympatrique** : une population se scinde en deux sans séparation préalable de son aire de répartition.

**Zones d'hybridation** = zones de reproduction entre populations génétiquement différentes, constituent une limite à ces isolements.

**Spéciation par hybridation-polyploïdisation** = processus extrêmement rapide d'isolement de deux espèces dans une niche écologique similaire et en sympatrie.

A un instant précis, une population possède une composition génétique donnée : on peut caractériser la fréquence des différents génotypes mais aussi celle d'un allèle.

Modèle de Hardy-Weinberg = approche simplifiée de l'évolution de cette structure génétique au fil des générations.

Population est à l'équilibre = structure génétique ne varie pas d'une génération à l'autre : polymorphisme constant dans le tps.

Sélection naturelle affecte la distribution des fréquences alléliques au sein des populations dont elle modifie les phénotypes → impact sur la divergence entre populations. C'est un tri orienté qui contribue à expliquer l'adaptation mais de nombreux processus évolutifs ne sont pas adaptatifs.

Sélection aléatoire des allèles à l'origine de variations de leur fréquence au sein d'une population = **dérive génétique**. Il s'agit d'un **tri aléatoire** qui découle des recombinaisons en méiose et du hasard de la rencontre des gamètes.

Son importance dépend de l'**effectif efficace**, taille idéale d'une population dans laquelle la dérive s'effectuerait à taux constant.

Les populations isolées géographiquement, présentent un polymorphisme propre, image du pool de gènes porté par les premiers migrants : c'est l'**effet de fondation**. La plupart des polymorphismes seraient neutres et n'auraient que peu d'effets sur l'évolution moléculaire : c'est la **théorie neutraliste**.

L'action conjuguée de la dérive génique et de la sélection crée de la variabilité au sein des populations conduisant ainsi aux différentes espèces.

Il y a coévolution si par des modifications génétiques, le jeu de la sélection conduit à des modifications sinon conjointes tout au moins réciproques de patrimoines héréditaires des deux espèces (M. Harry).

La coévolution constitue le plus souvent une hypothèse plutôt qu'un cas avéré et ne doit pas être confondue avec la cospéciation, spécialisation en parallèle de deux espèces dont l'association est très étroite, situation particulièrement susceptible de se produire entre les parasites et leurs hôtes.

La plupart des crises géologiques majeures (Ordovicienne, Dévonienne, Permienne, Triasique et Crétacé) conduisent à la disparition de certaines lignées et ont été suivies de très importantes diversifications au sein de phylums.

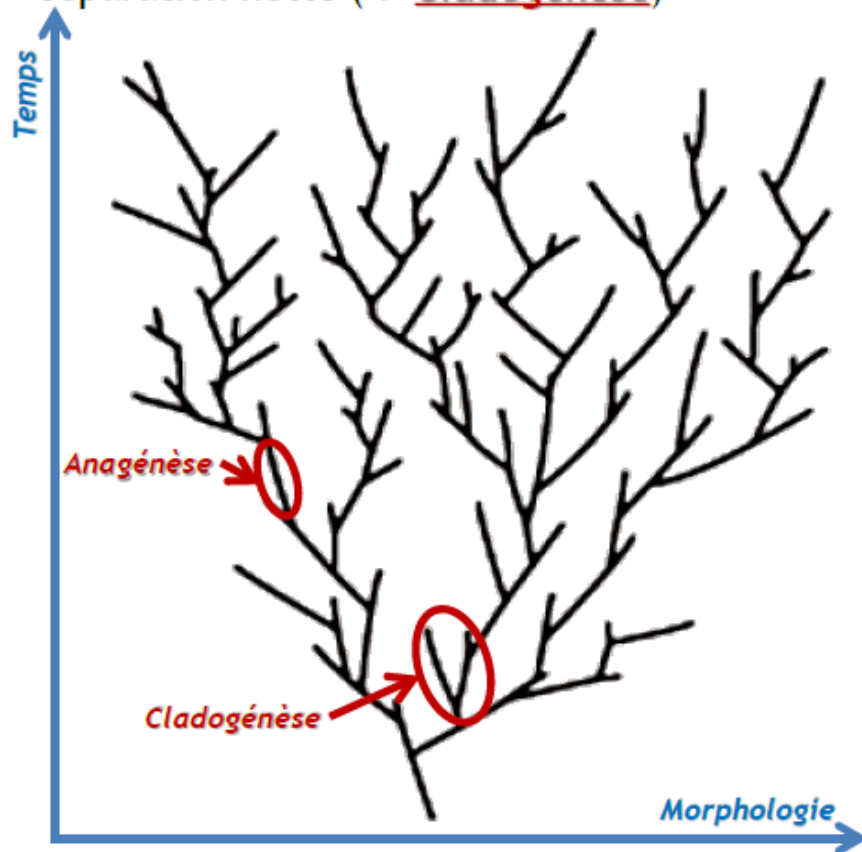
# Les rythmes de l'Evolution

## **Gradualisme phylogénétique :**

La spéciation est lente, uniforme, et graduelle

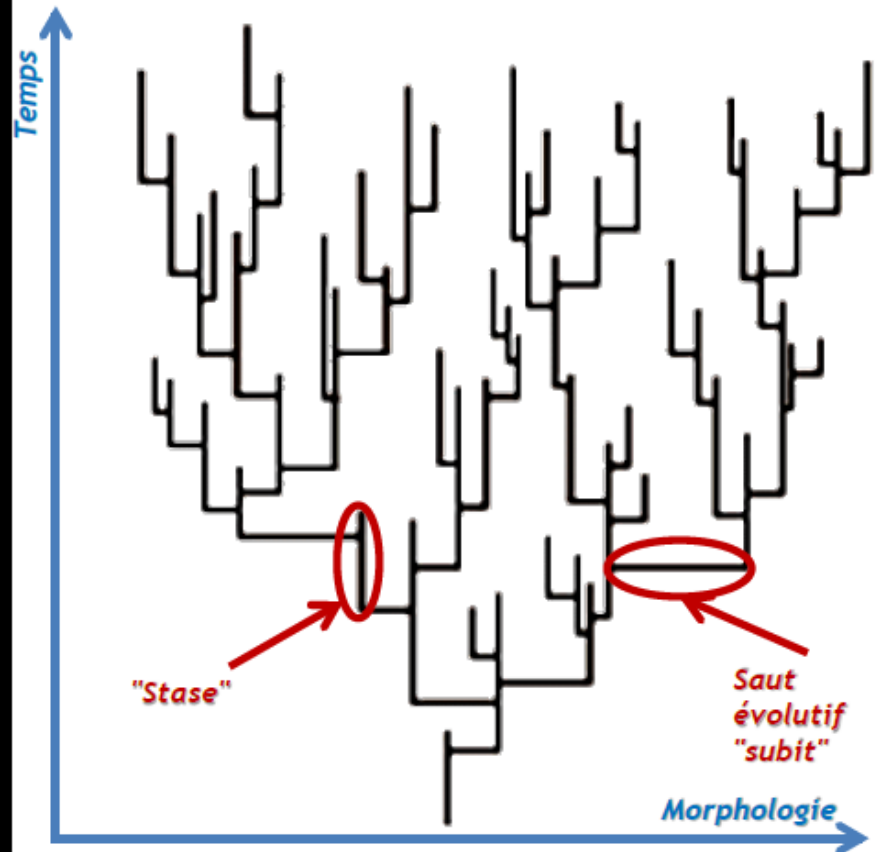
→ Transformation douce d'une espèce entière en une nouvelle (→ Anagénèse)

→ Pas de délimitation claire entre espèce ancestrale et espèce-fille jusqu'à une séparation nette (→ Cladogénèse)



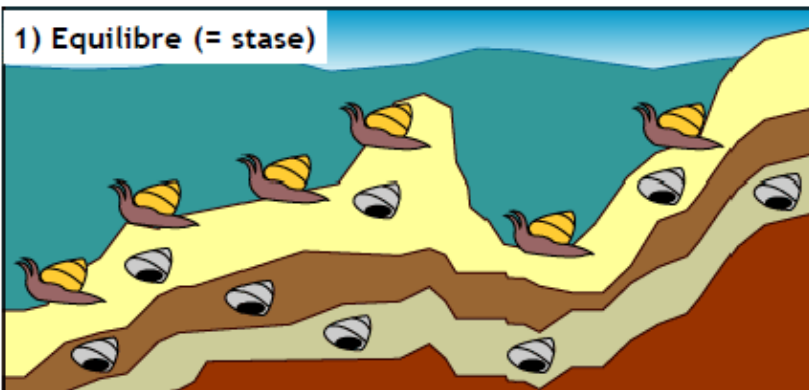
## **Equilibre ponctués :** (S. J. Gould & N. Eldredge)

Evolution comprend de *longues périodes d'équilibre* ("stase"), ou quasi-équilibre (→ *hiatus fossilifères*), *ponctuées de brèves périodes de changements importants* (spéciations ou extinctions, lors de grands bouleversements environnementaux passés)



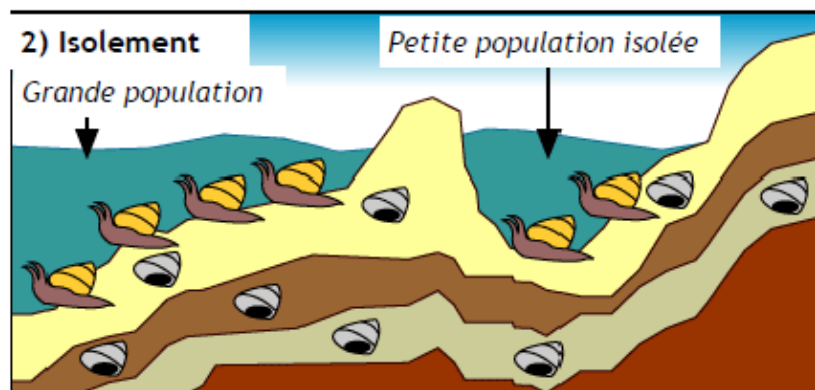


# Les équilibres ponctués : fonctionnement



Stase dans une population de mollusque : vie, mort, et fossilisation pendant quelques 100aines de milliers d'années

→ (Très) faible évolution observable depuis les données fossiles



Isolement : Une chute du niveau des mers crée un lac et isole un faible effectif d'individus du reste de la population

### 3) Sélection forte et changement rapide

Temps (nombreuses générations) →



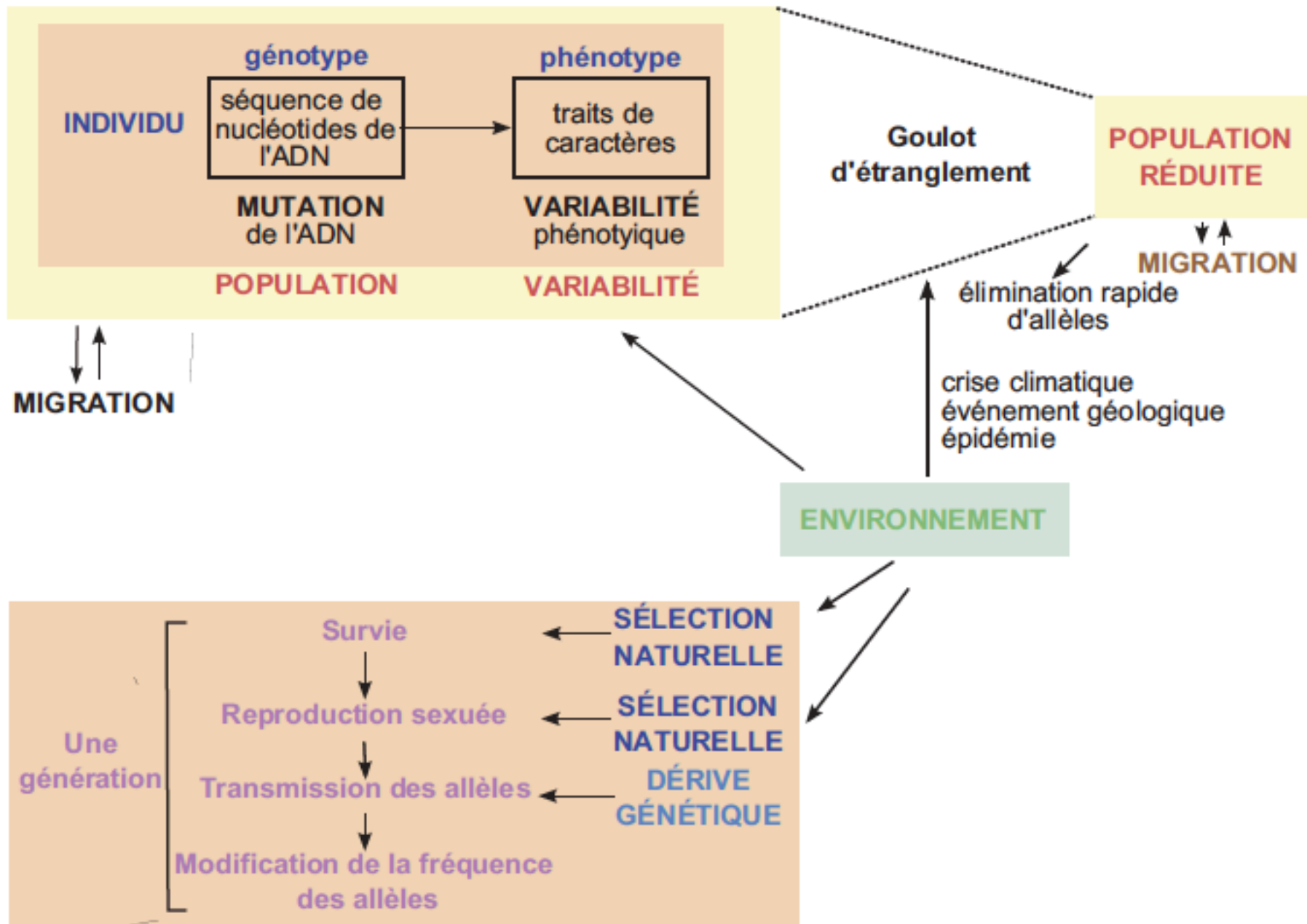
Petite population isolée :  
Nouvel environnement → Pressions de sélection nouvelles et fortes

Petite taille → dérive génétique forte

= Changements évolutifs rapides (spéciation péripatrique)



Petite population + changements survenus rapidement + localisation isolée = Aucune conservation des fossiles des formes intermédiaires



**L'utilisation d'un modèle n'a de sens que sous certaines hypothèses ! Enoncer le problème au départ.**

«S'il n'y a pas de solution c'est qu'il n'y a pas de problème. »

